

Demandas conflitantes entre crescimento e sobrevivência em ambientes com diferentes disponibilidades de recursos e sua interação com a micro biota do solo

Daniela Zanelato
Aluna mestrado

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira
Orientador

Demandas conflitantes entre crescimento e sobrevivência em ambientes com diferentes disponibilidades de recursos e sua interação com a micro biota do solo

Resumo

Demandas conflitantes em um contexto de comunidades ecológicas representam a diferenciação de nicho entre as espécies, e são utilizadas como explicação para padrões de diversidade de espécies. Dentro do contexto de nicho sucessional, diferenças interespecíficas de tolerância ao sombreamento e tolerância à escassez de nutrientes são apontadas como responsáveis pelos diferentes desempenhos das plântulas em ambientes com disponibilidades de recursos contrastantes. As principais explicações para desempenhos diferenciados de plântulas em ambientes com disponibilidade de recurso contrastantes estão concentradas na questão da demanda conflitante entre sobrevivência e crescimento. O presente estudo tem por objetivo investigar como esta demanda conflitante é afetada pela disponibilidade de recursos e sua interação com a micro biota, e como isso está relacionado com a estruturação das comunidades. Para tanto, o modelo de estudo serão duas florestas de restinga, contrastantes em relação à abertura de dossel, disponibilidade de nutrientes e comunidade de plântulas.

Introdução

Demandas conflitantes (trade-offs) são comumente utilizadas em ecologia para explicar as limitações que impedem que um tipo de organismo seja bem sucedido em qualquer tipo de situação ambiental, ou seja, que possa ao mesmo tempo ser muito eficiente, por exemplo, no uso de recursos, dispersão e resistência aos inimigos. Dessa forma, os benefícios conseguidos pelo bom desempenho em relação a um tipo de variável se refletem em prejuízo no desempenho em relação a um outro tipo de variável, e neste contexto de comunidade, refletem a diferenciação de nicho entre as espécies. É sugerido ainda que a diferenciação de nichos, exibida como demanda conflitante entre as espécies, seja uma explicação convincente para os padrões de diversidade entre as espécies (Kneitel & Chase 2004).

Rees *et al.* (2001), em uma revisão sobre estudos de longa duração em dinâmica de vegetação, apontam a existência de duas explicações para a manutenção nas comunidades vegetais de espécies iniciais do processo de sucessão. Primeiramente, por possuírem altas fecundidade e capacidade de dispersão, estas espécies alcançam e se estabelecem em áreas de distúrbio recente antes das tardias (hipótese da demanda conflitante entre competição e colonização). Já a segunda explicação é que, por se desenvolverem rapidamente em condições de alta disponibilidade de recursos, como luz em ambientes que sofreram distúrbio recentemente, podem se sobressair temporariamente em relação às tardias, mesmo que ambas cheguem ao local ao mesmo tempo (hipótese de nicho sucessional). Estes autores acreditam que a segunda hipótese seja mais importante para ambientes florestais, uma vez que as espécies tardias são abundantes e com potencial para colonizar clareiras.

A maior relevância da questão de nicho sucessional em relação à de colonização-competição aparece em diversos estudos, quando sugerem que diferenças interespecíficas de tolerância ao sombreamento são responsáveis pelo desempenho diferenciado das plântulas em ambientes de luz contrastantes (Kobe 1999, Walters & Reich 1996, Baraloto *et al* 2005, Souza & Válio 2001). Isso já é reconhecido desde a antiga classificação das espécies em pioneiras e clímax (Whitmore 1989), apesar de hoje ser citada a existência de um continuum de tolerância ao sombreamento entre as espécies tropicais (Souza e Válio 2001). Existem estudos que afirmam que solos mais ricos suportam uma maior diversidade de espécies com diferentes tolerâncias ao sombreamento (Coomes *et al* 2009), sendo que mesmo na ausência de grandes contrastes de

luminosidade é possível ocorrer partição do gradiente de luz entre as plântulas (Montgomery & Chazdon 2002).

Valladares & Niinemets (2008), em uma ampla revisão sobre tolerância ao sombreamento, destacam dois mecanismos sugeridos na literatura para explicá-la: hipótese do ganho de carbono e hipótese de tolerância ao estresse. A primeira prevê que a tolerância ao sombreamento é conseguida através de maximização da fotossíntese e minimização das perdas respiratórias, ou seja, uma captura e uso de energia mais eficiente nas espécies que se destacam na sombra. Dentro desta hipótese surge outra que sugere uma demanda conflitante entre sobrevivência em baixa luminosidade e crescimento em alta luminosidade, ou seja, espécies capazes de sobreviver bem na sombra não apresentam vantagem de crescimento quando a luz não é limitante (Canham 1989). Assim, a tolerância ao sombreamento estaria relacionada a um crescimento mais lento.

Já a hipótese de tolerância ao estresse sugere que a tolerância ao sombreamento é conseguida devido a uma maior capacidade de algumas espécies resistirem ao estresse biótico e abiótico no sub-bosque sombreado. Valladares & Niinemets (2008) reforçam que a tolerância ao sombreamento parece depender de ambas as hipóteses, que são conciliadas, por exemplo quando se leva em consideração a grande variedade de metabólitos secundários acumulados nas plantas e seus papéis na defesa contra fungos e herbívoros (Mayer 2004). Assim, o investimento nestes compostos pode ser um processo dispendioso para as plantas, potencialmente conseguido às custas de investimento em crescimento (Kitajima 1994), que por outro lado traria uma grande vantagem na resistência a patógenos presentes no sub-bosque.

Alguns estudos corroboram a hipótese do ganho de carbono, e sugerem uma demanda conflitante entre sobrevivência na sombra e crescimento em clareiras (Baraloto *et al.* 2005, Kunstler *et al.* 2009). Myers & Kitajima (2007), através de uma abordagem experimental com espécies arbóreas tropicais, verificaram que o estoque de carboidratos em caules e raízes aumentou a sobrevivência à longo prazo das plântulas na sombra, por permitir que suportassem períodos de estresse biótico e abiótico. Neste estudo, as espécies tolerantes ao sombreamento foram pouco impactadas pelos tratamentos de redução de luz e desfolhação completa, enquanto que as duas menos tolerantes ao sombreamento apresentaram 100% de mortalidade.

Apesar da polêmica em relação às taxas de crescimento específicas (Sack & Grubb 2001, Kitajima & Bolker 2003, Sack & Grubb 2003), parece haver um consenso de que a demanda conflitante entre taxas relativas de crescimento altas em alta irradiância e sobrevivência em baixa irradiância seja um bom mecanismo para explicar a coexistência entre as espécies (Sack & Grubb 2003).

Porém, muitos estudos também parecem embasar a segunda hipótese (tolerância ao estresse) ao apontarem os patógenos presentes no solo como a principal causa de mortalidade em condições sombreadas (MacCarthy-Neumann & Kobe 2008, Augspurger & Kelly 1984, Augspurger 1984, Packer & Clay 2000, Augspurger & Wilkinson 2007), especialmente em altas densidades (Bell *et al.* 2006, Freckleton & Lewis 2006). Assim, os patógenos atuam como uma poderosa força evolutiva, sendo a resistência diferenciada entre populações capaz de gerar adaptação local (Burdon *et al.* 2006). Há estudos que apontam a tolerância diferenciada a patógenos como um fator importante (Augspurger & Wilkinson 2007), sendo que sua

presença é capaz de alterar o padrão de alocação de recursos entre parte aérea e raízes das plantas (Mill & Bever 1998).

Porém, é preciso levar em conta também a importância das associações positivas entre plantas e a micro biota do solo, como destacado por van der Heijden & Horton (2009). Nesta revisão, os autores destacam o papel chave das teias micorrízicas por facilitarem o estabelecimento de plântulas e alterarem as interações planta-planta. E, além disso, a vantagem deste tipo de associação, para as plantas, depende da disponibilidade de nutrientes do local, sendo mais vantajoso o saldo final da relação quando em escassez de nutrientes (van der Heijden *et al.* 2008). Estes mesmos autores enfatizam os vários papéis que a micro biota do solo como um todo exerce sobre os ecossistemas terrestres, especialmente na diversidade e produtividade, destacando que os micróbios do solo podem atuar tanto através de relações positivas ou mutualísticas (micorrizas e bactérias fixadoras de nitrogênio) quanto negativas ou patogênicas com as plantas, e que o impacto da micro biota sobre os processos ecossistêmicos é ainda pouco compreendido.

Chapin (1980), em uma ampla revisão sobre o uso de nutrientes por plantas não cultivadas, conclui que apesar de haver diversas adaptações que aumentam a eficiência com que as plantas capturam nutrientes ou os utilizam em seu próprio crescimento e reprodução, nenhuma espécie exibe todas estas características juntas. Ou seja, percebe que há uma demanda conflitante (apesar de não utilizar este termo) entre certas características relacionadas à nutrição vegetal e certas características fisiológicas da planta, como por exemplo, entre a capacidade de absorção de nutrientes pelas raízes e a taxa de crescimento da planta. Assim, essas demandas conflitantes seriam capazes de gerar estratégias diferenciadas de uso dos recursos, adaptadas a diferentes condições de disponibilidades de nutrientes.

Desse modo, habitats com fertilidade alta a moderada seriam mais eficientemente explorados por espécies com altas taxas de crescimento, o que por sua vez implica em altas taxas fotossintéticas. Essas altas taxas por sua vez implicariam em alta concentração foliar de nitrogênio e fósforo, que não podem ser mantidas em escassez de nutrientes, sendo que nestas situações a planta ficaria mais sujeita a outros tipos de estresses (Chapin 1980). Já os solos inférteis seriam melhor explorados por espécies de crescimento lento, com baixas capacidades fotossintéticas e de absorção de nutrientes. Estas espécies tolerantes à escassez de nutrientes maximizariam a aquisição de nutrientes através da grande biomassa de raízes e da sua associação com micorrizas. Se por um lado não são capazes de aumentar suas taxas de crescimento em resposta a aumentos da concentração de nutrientes momentâneos, estas espécies podem manter suas taxas metabólicas normalmente, mesmo em condições de escassez nutritiva (Chapin 1980). Esta linha de raciocínio se insere dentro do que Valladares & Niinemets (2008) chamam de hipóteses de ganho de carbono, uma vez que esta prevê o uso mais eficiente de energia pelas plantas que se destacam em situações de escassez de recurso. Chapin (1980) reconhece que estas duas estratégias de uso dos nutrientes são na verdade extremos de um continuum de tipos de plantas que ocupam a variedade total de valores de fertilidade do solo existentes.

Em um estudo experimental com plântulas de seis espécies arbóreas temperadas, Latham (1992) encontrou grandes diferenças interespecíficas nas taxas de crescimento e padrões de alocação de recursos em resposta às variações experimentais de luz e nutrientes minerais. Neste estudo, o ranqueamento de quatro espécies em relação às medidas de crescimento variou significativamente entre os diferentes tratamentos de

adição de nutrientes. Como estas medidas de crescimento são associadas à habilidade competitiva, as mudanças nos ranques de desempenho destas quatro espécies com as variações dos níveis de recursos podem ser traduzidas como diferenças nas habilidades competitivas entre estas espécies, pelo menos no estágio de plântula. Estas conclusões são coerentes com as estratégias de nutrição diferenciadas de sendo beneficiadas em diferentes disponibilidades de recursos citadas por Chapin (1980).

Além disso, experimentos de adição de nutrientes em locais com diferentes históricos de uso, em savanas de carvalhos, verificaram que após vários anos de experimento houve grande diminuição da riqueza nas parcelas com maior adição de nitrogênio (Tilman 1987, Tilman 1993). Este autor atribui a diminuição da riqueza com o aumento da disponibilidade de nutrientes tanto ao menor recrutamento de novas espécies (devido à inibição da germinação e/ou diminuição da sobrevivência das plântulas pelo acúmulo de serrapilheira) quanto à maior perda de espécies existentes, via exclusão competitiva (Tilman 1993). Assim, condições de maior disponibilidade de recursos levariam ao domínio de algumas poucas espécies, competitivamente superiores às demais. Inclusive, um estudo que removeu experimentalmente a competição das raízes, em um ambiente de disponibilidade de nitrogênio bastante baixa, verificou aumento das taxas de crescimento aéreo das plântulas e juvenis submetidas ao tratamento, e a magnitude das respostas foi similar tanto em áreas de clareira quanto sob-bosque e entre as espécies (Coomes & Grubb 1998).

Assim, pela literatura citada percebe-se um paralelo entre as demandas conflitantes em relação ao uso de nutrientes e em relação ao uso da luminosidade disponível, uma vez que a baixa disponibilidade de qualquer um destes dois recursos está associada a espécies que utilizam o recurso de maneira mais eficiente, por exemplo, através de baixas taxas de crescimento; enquanto que em alta disponibilidade de recurso é possível o melhor desempenho de espécies não tão eficientes em relação ao uso do recurso escasso, mas que apresentam vantagem pelas suas maiores taxas de crescimento. Assim, quando o recurso não é limitante as espécies que usam muito deste recurso abundante, e assim alcançam altas de crescimento, poderiam excluir aquelas que usam o recurso de maneira mais comedida e que, por causa disso crescem mais lentamente. Isso tudo se resume em uma demanda conflitante entre crescimento em alta disponibilidade de recurso e sobrevivência em baixa disponibilidade de recurso.

Além disso, de acordo com a literatura citada, percebe-se a grande relevância das interações com a microbiota de solo na modulação da demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência, e que o saldo das interações pode variar de acordo com a disponibilidade de recursos. Por exemplo, em ambientes de maior sombreamento (escassez de luz) é citada a importância das interações negativas (patógenos) restringindo as espécies capazes obterem bom desempenho nestes ambientes, através de uma demanda conflitante entre crescimento e investimento em proteção. Mas por outro lado em ambientes com escassez de nutrientes é citada a importância das interações positivas (micorrizas) em melhorar o desempenho das plantas, porém nem todas as espécies são capazes de estabelecer relações mutualísticas com fungos micorrízicos.

Em um estudo que investigou padrões de diversidade em ambientes com disponibilidade de recursos contrastantes, Faria (2008) encontrou diferenças significativas na abundância e diversidade da comunidade de plântulas de duas florestas de restinga próximas entre si e localizadas na Ilha do Cardoso, litoral sul de

São Paulo. A floresta de restinga alta possui um dossel mais fechado e com árvores mais altas, além de maior nível de matéria orgânica no solo que a floresta de restinga baixa. Apesar da comunidade arbórea adulta da restinga alta apresentar maior diversidade de espécies e maior abundância de indivíduos que a da restinga baixa, esse padrão se inverte quando analisada a comunidade de plântulas. A autora propõe que a restinga baixa seja menos limitante para a germinação e estabelecimento das plântulas devido à maior disponibilidade de luz. Porém devido à limitação de recursos (nutrientes) neste ambiente, espera-se que ocorra mortalidade dependente da densidade a partir do estágio juvenil, quando as reservas das plântulas já estiverem esgotadas.

Porém, diversos estudos mostram que a germinação não é primariamente limitada pela luz em florestas tropicais e que espécies de diferentes níveis sucessionais (inclusive as pioneiras) são capazes de germinar tanto sob dossel fechado quanto em ambientes de maior luminosidade (Souza e Válio 2001, Kyereh *et al.* 1999). A indiferença em relação à luz para germinação é descrita inclusive para *Ternstroemia brasiliensis* (Pires *et al.* 2009), uma espécie arbórea bastante abundante na área de estudo de Faria (2008). Assim, como já descrito anteriormente, a questão das diferenças interespecíficas de investimento em sobrevivência ou crescimento parece ser mais determinante para o estabelecimento diferenciado das plântulas que as restrições de germinação.

Dobson & Crawley (1994) em uma revisão sobre o papel dos patógenos na estruturação de comunidades animais e vegetais, sugerem que a maior mortalidade de plântulas em áreas de grande sombreamento, deve-se ao fato de que a luz solar (talvez seu componente ultra-violeta) e a maior temperatura nas áreas de maior luminosidade sejam importantes na mortalidade de fungos patógenos. Sugerem ainda que o balanço energético de plantas que crescem em áreas de maior luminosidade pode permitir que sejam mais eficientes na defesa contra patógenos. Deste modo, as condições mais sombreadas da restinga alta podem ser propícias para que o saldo final das interações com a micro biota seja negativo. É ainda bastante citado na literatura o papel de espécies de Oomycetos, como *Pythium* sp., *Phytophthora* sp. e *Fusarium* sp. como agentes causadores de uma doença chamada Tombamento (“damping-off”), que afeta e leva à morte de plântulas. Sua dispersão é realizada através de zoósporos flagelados, que nadam e são, portanto favorecidos em condições úmidas, causando, por exemplo, o apodrecimento das raízes (Barnes 1968).

Porém, é preciso levar em conta também que, além das florestas de restinga alta e baixa diferirem em relação à abertura do dossel, também diferem em relação à disponibilidade de nutrientes, sendo que a restinga alta é um ambiente de maior disponibilidade de nutrientes, como matéria orgânica, fósforo, potássio, cálcio e magnésio que a restinga baixa (Sugiyama 1998, Faria 2008). Portanto a restinga alta seria menos estressante em relação à disponibilidade de nutrientes, apesar de aparentemente ser mais estressante em relação ao nível de sombreamento. Apesar das questões envolvendo demandas conflitantes serem já bem descritas na literatura, como foi citado anteriormente, ainda são raros os estudos que levam em conta as demandas conflitantes em relação a diferentes tipos de solo (Baraloto *et al.* 2006).

E, além disso, pelo exposto anteriormente, o saldo final das interações das plantas com a biota do solo pode ser tanto negativo (mortalidade causado por patógenos) quanto positivo (facilitação da tomada de nutrientes por fungos micorrízicos), e essas interações são fortemente dependentes do ambiente abiótico,

especialmente da disponibilidade de luz e de nutrientes. E qual destas interações, se é que alguma delas, é mais relevante na estruturação da comunidade de plantas em áreas de restinga é ainda uma questão ainda inexplorada.

Assim, o presente estudo tem por objetivo responder às seguintes questões:

As demandas conflitantes entre crescimento e sobrevivência são moduladas por ambientes com diferentes disponibilidades de recursos e pela interação com a micro biota do solo?

As demandas conflitantes entre crescimento e sobrevivência explicam os diferentes padrões de diversidade encontrados por Faria (2008), pelo menos em relação às espécies mais abundantes em cada um dos dois ambientes?

Qual dos fatores (disponibilidade de nutrientes ou interação com a micro biota de solo) atua mais intensamente na demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência das plântulas?

Sugerimos então três hipóteses concorrentes:

- A) A demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência é modulada primariamente pela disponibilidade de recursos limitantes.
- B) A demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência é modulada primariamente pelas interações com a micro biota.
- C) A demanda conflitante entre crescimento e sobrevivência é modulada conjuntamente pela disponibilidade de recursos e a interação com a micro biota, sendo que em condições de baixa disponibilidade de nutrientes as interações positivas sejam dominantes.

E as seguintes predições para cada uma das hipóteses:

A:

1) As espécies dominantes na restinga baixa apresentem maiores taxas de sobrevivência em solo com menor disponibilidade de nutrientes, e menores taxas de crescimento que as espécies dominantes na restinga alta.

2) A presença ou ausência de microbiota não cause diferenças nas taxas de crescimento e sobrevivência de cada espécie.

B :

1) Tanto espécies dominantes na restinga baixa quanto na alta respondam de maneira semelhante à ausência de micro biota, diminuindo suas sobrevivências se o saldo das interações for predominantemente positivo ou aumentando suas sobrevivências se o saldo das interações for predominantemente negativo.

2) As diferentes disponibilidades de nutrientes não alterem as sobrevivência das espécies

C:

1) No solo da restinga baixa, por apresentar escassez de nutrientes, o saldo das interações da micro biota seja primariamente positivo, e portanto na ausência desta micro biota a sobrevivência e crescimento das espécies seja prejudicado (tanto as dominantes na restinga baixa quanto na alta), principalmente das espécies mais abundantes na restinga baixa. Já no solo da restinga alta sem micro biota o desempenho das espécies abundantes na restinga baixa possa ser melhor, já que apesar da falta das interações positivas, os nutrientes seriam menos limitantes nestas condições.

2) No solo da restinga alta o saldo das interações com a micro biota seria primariamente negativo, uma vez que em condição maior disponibilidade de nutrientes as interações positivas não trariam vantagem adaptativa tão intensa quanto em escassez de nutrientes. Assim, em solo da restinga alta com a micro biota presente as espécies dominantes na restinga baixa apresentariam menores taxas de sobrevivência que as dominantes na restinga alta, adaptadas ao saldo negativo das interações.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo será conduzido na Ilha do Cardoso, onde o LabTrop (Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais) já tem uma série de estudos em andamento, inclusive um viveiro de mudas de espécies de restinga. O Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), situa-se no extremo sul do litoral do Estado de São Paulo no município de Cananéia (25°03'05"– 25°18'18"S, 47°53'48" – 48°05'42"W) e no complexo estuarino lagunar Iguape-Cananéia-Paranaguá (Barros *et al.* 1991, Plano Estadual de Gerenciamento Costeiro 1998).

As duas florestas de restinga estudadas estão localizadas ao norte da Ilha do Cardoso, próximas ao Núcleo Perequê do PEIC. A Floresta de Restinga Alta faz parte de uma parcela permanente de 10,24 ha do Projeto Parcelas Permanentes. A Floresta de Restinga Baixa fica no entorno de duas trilhas (Didática e das Almas), paralela à estrada de Captação, distante no máximo 1 km da parcela permanente da Floresta de Restinga Alta (Faria 2008). Mapas e informações mais detalhas sobre a Ilha do Cardoso e a localização das áreas de estudo podem ser obtidos em Faria (2008).

Abordagem observacional

De modo a verificar se o padrão de diversidade descrito em Faria (2008) apresenta uma tendência a se manter constante ao longo do tempo, e para poder definir quais são as espécies mais abundantes em cada ambiente atualmente no estágio de plântula, será dada continuidade aos censos iniciados por esta autora.

Serão utilizadas 270 parcelas de plântulas (180 na restinga alta e 90 na restinga baixa) de 1x1 m cada, as mesmas utilizadas em Faria (2008). As parcelas estão organizadas em grupos de três, portanto a unidade amostral será 3 m². Todos os indivíduos arbóreos, com altura inferior a 50 cm foram identificados e mapeados. Os dados já vêm sendo coletados para estas parcelas desde 2006/2007 e, portanto será possível

utilizar os resultados já existentes e acompanhar as mortalidades e recrutamentos nos dois ambientes. As plântulas não são retiradas das parcelas.

Para cada conjunto de 3 parcelas será registrado o número total de indivíduos e espécies. Será calculado para cada espécie, em cada ambiente: sua abundância total, abundância relativa, frequência, taxa de mortalidade e taxa de recrutamento durante os períodos de observações.

Abordagem experimental

De modo a verificar como se comportam as taxas de sobrevivência e crescimento das espécies mais abundantes em cada uma das florestas, em condições diferenciadas de disponibilidades de nutrientes e na presença/ausência da micro biota, será realizado um experimento, fora da mata, com os solos provenientes das duas florestas, além de um solo controle estéril. O experimento será realizado na Ilha do Cardoso, próximo ao Viveiro de Mudas do LabTrop, de modo a facilitar a manutenção, coleta de solos da restinga e beneficiamento das sementes utilizadas.

O solo proveniente da restinga alta representa a condição de alta disponibilidade de nutrientes, enquanto que o proveniente da restinga baixa representa a condição de baixa disponibilidade de nutrientes, como já é bem documentado por Sugiyama (1998) e Faria (2008). Ambos os solos serão considerados com presença de micro biota, e os solos controle serão retirados também das duas florestas separadamente, e esterilizados em auto-clave.

Será utilizado um único nível de sombreamento, intermediário ao encontrado nas duas florestas, uma vez que no objetivo não é testar o efeito da luminosidade, mas apenas reproduzir uma condição de sombreamento que seja semelhante ao encontrado nas florestas, e que portanto, teoricamente seria favorável à possível ação dos patógenos. O sombreamento será feito utilizando-se sombrite, uma tela de nylon escuro.

Os solos para o experimento serão retirados das duas florestas de restinga, sendo coletadas 10 amostras em cada uma das florestas, e cada amostra composta de 3 sub-amostras. Os pontos em que serão coletadas cada uma das amostras serão escolhidos em áreas ao redor Parcela Permanente (onde estão as parcelas da restinga alta), uma vez que não é permitido retirar solo de dentro dela, e em áreas próximas às parcelas da restinga baixa. As três sub-amostras de cada amostra serão acondicionadas juntas, em saco plástico, e posteriormente serão divididas ao meio, sendo uma das metades utilizada diretamente para germinar as plantas e a outra enviada primeiramente para esterilização por auto-clave na Universidade de São Paulo. Os solos serão colocados em tubetes para o cultivo das plântulas, uma vez que a manipulação é facilitada com este tipo de recipiente, sendo possível individualizar cada plântula. Os tubetes serão arranjados em uma espécie de suporte, chamado bandeja de tubetes, cabendo no máximo 226 tubetes em cada bandeja.

As espécies serão escolhidas de acordo com suas abundâncias nas parcelas de plântulas e a disponibilidade de sementes durante o período de estudo. A princípio escolheremos as três mais abundantes em cada um dos ambientes, mas é possível que esse número seja maior. As sementes serão esterilizadas de modo a evitar interferência no tratamento de esterilização do solo. A sobrevivência será acompanhada semanalmente, e será observada a presença de sintomas de doenças (murchamento e manchas) nas plântulas

mortas. Se estes sintomas forem identificados, as plântulas poderão ser enviadas para análise em laboratório para possível detecção de patógenos. Além disso, será registrada a sobrevivência final de cada espécie, em relação ao número de sementes germinadas.

O delineamento será fatorial, com 3 fatores: fertilidade do solo (com dois níveis : alta e baixa); presença de micro biota (com dois níveis: não-esterelizados e esterilizados); e espécies (número ainda não definido). Cada bandeja de tubetes será uma unidade amostral, e em cada uma estarão presentes apenas um dos quatro tipos de solo, de modo a evitar a contaminação no momento da irrigação ou das chuvas. Os pontos onde estarão dispostas as bandejas dentro da cobertura de sombrite serão definidos aleatoriamente, e será mantida uma distância mínima de 1 metro entre as bordas de cada bandeja em relação às demais. Serão 10 bandejas para cada tipo de tratamento, totalizando 40 bandejas, e cada espécie terá 30 plântulas em cada bandeja, totalizando aproximadamente 180 plântulas por bandeja (se forem seis espécies diferentes) e 1200 plântulas de cada espécie no total.

As taxas de crescimento serão calculadas através da biomassa seca acumulada por um determinado período de tempo (Kitajima 1994), sendo o peso médio inicial das plântulas menos o peso seco médio das plântulas / idade da plântula (em semanas). Para cada unidade experimental o peso seco inicial será determinado retirando-se 10 plântulas de cada espécie (Baraloto *et al.* 2006), e o final através da retirada de todas as sobreviventes de cada bandeja. Além disso, as espécies serão ranqueadas de acordo com suas taxas de crescimento em cada uma das situações experimentais, para verificar se/em qual situação as espécies apresentam mudanças na taxa de crescimento.

Análise de dados

Para as observações das parcelas de plântulas em campo e serão realizados Testes de Permutação (Manly 1997) para verificar se o número médio de indivíduos e espécies em cada um dos ambientes é diferente. Para tanto, os dados de indivíduos e espécies dos dois ambientes são aleatorizados 1000 vezes, sem reposição, entre as duas áreas. As diferenças entre as médias observadas em campo são comparadas com a distribuição nula gerada a partir destas aleatorizações. A significância das diferenças entre as médias observadas é estimada pela proporção dos dados aleatorizados que possuem diferenças entre as médias maiores ou iguais às observadas em campo. As aleatorizações serão feitas através do Resampling Add-In for Excell v2.0 (Blank *et al.* 2000).

Para a abordagem experimental será utilizada ANOVA fatorial. Espera-se interações significativas entre o crescimento e a sobrevivência e os tratamentos de fertilidade, presença de micro biota e espécies.

Cronograma

Abaixo o cronograma de atividades que deve ser iniciado em 2010. O item coleta de dados inclui as observações de campo e experimento, sendo que este último deve acontecer principalmente a partir do 3º semestre, já que será preciso antes comprar materiais, construir estrutura e obter autorização junto ao PEIC/COTEC (sendo que o pedido já foi enviado em dezembro de 2009).

Atividade/semestre	1º	2º	3º	4º	5º
Disciplinas					

Coleta de dados					
Processamento dos dados					
Análise de dados					
Exame de qualificação					
Redação final					
Apresentação da Dissertação					

Bibliografia

- Augspurger, C. K & Kelly, C. K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*. 61:211-217.
- Augspurger, C. K. & Wilkinson, H. T. 2007. Host Specificity of Pathogenic *Pythium* Species: Implications for Tree Species Diversity. *Biotropica*. 39(6): 702–708.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light - gaps, and pathogens. *Ecology*. 65(6):1705-1712.
- Baraloto, C., Bonal, D. & Goldberg, D. E. 2006. Differential seedling growth response to soil resource availability among nine neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology*. 22:487-497.
- Baraloto, C. Goldberg, D. E. & Bonal, D. 2005. Performance Trade-offs among Tropical Tree Seedlings in Contrasting Microhabitats. *Ecology*. 86(9):2461-2472.
- Barnes, E. H. 1968. Atlas and Manual of Plant Pathology. New York : Plenum Press.
- Barros, F., Melo, M.M.R.F., Chiea, S.A.C., Kirizawa, M., Wanderley, M.G. & Jung-Mendaçolli, S.L. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. In: Melo, M.M.R.F., Barros, F., Wanderley, M.G., Kirizawa, M., Jung-Mendaçolli, S.L. & Chiea, S.A.C. (Eds.). *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso v.1*. São Paulo: Instituto de Botânica.
- Bell, T. R., Freckleton, R. P. & Lewis, O. T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters*. 9: 569–574.
- Burdon, J. J., Thrall, P. H. & Ericson, L. 2006. The Current and Future Dynamics of Disease in Plant Communities. *Annu. Rev. Phytopathol*. 44:19–39.
- Canham, C. D. Different responses to gap among shade-tolerant tree species. *Ecology*. 70(3):548-550.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst*. 11:233-60.
- Coomes, D. A. & Grubb, P. J. 1998. Responses of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest. *Ecology*. 79(3):768-782.
- Coomes, D. A., Kunstler, G., Canham, C. D. & Wright E. 2009. A greater range of shade-tolerance niches in nutrient-rich forests: an explanation for positive richness–productivity relationships? *Journal of Ecology*. 97:705–71.
- Dobson, A. & Crawley, M. 1994. Pathogens and the structure of plant communities. *TREE*. 9(10):393-398.
- Faria, M. B. B. C. 2008. Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil. Dissertação de mestrado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- Freckleton, R. P. & Lewis, O. T. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *The Royal Society*. 273: 2909-2916.

- Kitajima, K. & Bolker, B. M. 2003. Testing Performance Rank Reversals among Coexisting Species: Crossover Point Irradiance Analysis by Sack & Grubb (2001) and Alternatives. *Functional Ecology*. 17(2): 276-281.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*. 98:419-428
- Kneitel, J. M. & Chase, J. M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*. 7: 69–80.
- Kobe, R. K. 1999. Light Gradient Partitioning among Tropical Tree Species through Differential Seedling Mortality and Growth. *Ecology*. 80(1):187-201.
- Kunstler, G., Coomes, D. A. & Canham, C. D. 2009. Size-dependence of growth and mortality influence the shade tolerance of trees in a lowland temperate rain forest. *Journal of Ecology*. 97: 685–695.
- Kyereh, B., Swaine, M. D. & Thompson, J. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology*. 87:772-783.
- Latham, R. E. 1992. Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally. *Ecology*. 73(6): 2129-2144.
- Mayer, A. M. 2004. Resistance to herbivores and fungal pathogens: Variations on a common theme? A review comparing the effect of secondary metabolites, induced and constitutive, on herbivores and fungal pathogens. *Israel Journal of Plant Sciences*. 52:279–292.
- McCarthy-Neumann S. & Kobe, R. K. 2008. Tolerance of soil pathogens co-varies with shade tolerance across species of tropical tree seedlings. *Ecology*. 89(7): 1883-1892.
- Mills, K. E. & Bever, J. D. 1998. Maintenance of Diversity within Plant Communities: Soil Pathogens as Agents of Negative Feedback. *Ecology*. 79(5):1595-1601.
- Montgomery, R. A. & Chazdon, R. L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*. 131:165–174.
- Myers, J. A. & Kitajima, K. 2007. Carbohydrate storage enhances seedlings shade and estress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*. 95:383-395.
- Packer, A. & Clay, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in temperate tree. *Nature*. 404: 278-281.
- Pires, L. A., Cardoso, V. J. M., Joly, C. A. & Rodrigues, R. R. 2009. Germinação de *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (Pentaphylacaceae) de floresta de Restinga. *Acta bot. bras.* 23(1): 57-66.
- Plano Estadual de Gerenciamento Costeiro 1998. *Lei Estadual nº 10.019, de 3 de julho de 1998*. Governo do Estado de São Paulo.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. & Tilman, D. 2001. Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. *Science*. 293: 650-655.
- Sack, L. & Grubb, P. J. 2001. Why Do Species of Woody Seedlings Change Rank in Relative Growth Rate between Low and High Irradiance? *Functional Ecology*. 15(2):145-154.
- Sack, L. & Grubb, P. J. 2003. Crossovers in Seedling Relative Growth Rates between Low and High Irradiance: Analyses and Ecological Potential (Reply to Kitajima & Bolker 2003). *Functional Ecology*. 17(2):281-287.

- Souza, R. P. & Válio, I. F. M. 2001. Seed Size, Seed Germination, and Seedling Survival of Brazilian Tropical Tree Species Differing in Successional Status. *Biotropica*. 33(3): 447–457.
- Sugiyama, M. 1998. Estudo de Florestas da Restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica*. 11:119-159.
- Tilman, D. 1987 Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*. 57(3):189-214.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology*. 74(8):2179-2191.
- Valladares, F. & Niinemets, U. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39:237–57.
- van der Heijden, M. G. A. & Horton, T. R. 2009. Socialism in the soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*. 97:1139-1150.
- van der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D. & van Straalen, N. M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*. 11:296-310.
- Walters, M. B. & Reich, P. B. 1996. Are Shade Tolerance, Survival, and Growth Linked? Low Light and Nitrogen Effects on Hardwood Seedlings. *Ecology*. 77(3): 841-853.
- Whitmore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*. 70(3): 536-538.