



Artigo Original / Original Paper

Padrões espaciais de samambaias em Floresta Estacional Perenifólia na transição Amazônia-Cerrado

Spatial patterns of ferns in Evergreen Seasonal Forest in Amazonia-Cerrado transition

Nayara Dias Alves Teixeira¹, Beatriz Schwantes Marimon^{1,2,3,4}, Fernando Elias² & Ben Hur Marimon-Júnior^{2,3}

Resumo

O clima e as condições edáficas são importantes preditores dos padrões espaciais e da diversidade alfa de espécies vegetais. A distribuição espacial das populações vegetais fornece informações sobre processos ecológicos que regem as comunidades. Nesse estudo investigamos a riqueza e os padrões espaciais intra e interespecíficos de espécies de samambaias em uma Floresta Estacional Perenifólia na transição Amazônia-Cerrado. Descrevemos os padrões espaciais através da função *O'ring* univariada e bivariada. Registramos quatro espécies de samambaias (*Trichomanes pinnatum*, *Lindsaea pallida*, *Adiantum incertum* e *Campyloneurum phyllitidis*). Todas as espécies exibiram o padrão espacial intraespecífico agregado. O padrão interespecífico positivo foi observado entre as espécies *T. pinnatum* e *A. incertum*, e *L. pallida* e *A. incertum*, porém, não observamos relações espaciais entre *T. pinnatum* e *L. pallida*. A forte sazonalidade climática aliada à homogeneidade topográfica pode estar influenciando na baixa riqueza de espécies. A agregação observada para essas espécies é um indicativo de que a limitação de dispersão e a estruturação do habitat estão determinando suas distribuições espaciais. As associações espaciais positivas das espécies podem estar sendo potencializadas pelo estresse ambiental durante o período de seca. A ausência de relações espaciais pode ser um indício de que a neutralidade pode explicar parcialmente a distribuição de samambaias na floresta estudada.

Palavras-chave: associações espaciais interespecíficas, associações espaciais intraespecíficas, distribuição espacial, riqueza de espécies.

Abstract

The climate and soil conditions are important predictors of spatial patterns and alpha diversity of plant populations. The spatial distribution of plant populations provides information about ecological processes that control the communities. In this study we investigated the richness and intra and interspecific spatial patterns of ferns in an Evergreen Seasonal Forest in the Amazonia-Cerrado transition. We described the spatial patterns by the univariate and bivariate *O'ring* function. We recorded four species of ferns samambaias (*Trichomanes pinnatum*, *Lindsaea pallida*, *Adiantum incertum* e *Campyloneurum phyllitidis*). All species exhibited the intraspecific spatial pattern aggregated. A positive interspecific pattern was observed between *T. pinnatum* and *A. incertum*, and *L. pallida* and *A. incertum*, however, we did not observe spatial relations between *T. pinnatum* and *L. pallida*. The strong climatic seasonality combined with a topographic homogeneity may be influencing the low species richness. The aggregation of these species is indicative that the dispersion limitation and the habitat structuration are determining their distribution. The species positive spatial associations may be reinforced by the environmental stress during the dry season. The absence of spatial relationships may be an indication that neutrality may partially explain the distribution of ferns in the studied forest.

Key words: interspecific spatial associations, intraspecific spatial associations, spatial distribution, species richness.

¹ Universidade do Estado de Mato Grosso, Prog. Pós-graduação em Ciências Ambientais, Av. Santos Dumond s/n, Cidade Universitária, Bloco II, 78200-000, Cáceres, MT, Brasil.

² Universidade do Estado de Mato Grosso, Prog. Pós-graduação em Ecologia e Conservação, BR 158 s/n, C.P. 08, 78690-000, Nova Xavantina, MT, Brasil.

³ Universidade do Estado de Mato Grosso, Faculdade de Ciências Agrárias, Biológicas e Sociais Aplicadas, BR 158 s/n, C.P. 08, 78690-000, Nova Xavantina, MT, Brasil.

⁴ Autor para correspondência: biamarimon@unemat.br

Introdução

O grupo das samambaias representa menos de 4% das espécies da flora vascular mundial, ainda assim, essas espécies ocupam quase todos os tipos de habitats de regiões tropicais, subtropicais, temperadas, boreais e austrais (Sharpe *et al.* 2010). Essa ampla distribuição geográfica é resultante das adaptações morfoecológicas adquiridas pelas samambaias durante seu longo período evolutivo e devido a sua elevada capacidade de dispersão (Moran & Smith 2001). De modo geral, em escala global, o principal fator determinante da distribuição das samambaias é o limite de dispersão inerente a cada espécie (Tuomisto *et al.* 2003).

Variações edáficas e topográficas ao longo do habitat também são importantes preditores da distribuição espacial das samambaias em diferentes escalas (Tuomisto & Poulsen 1996, 2000; Tuomisto *et al.* 2003), bem como as relações interespecíficas de coexistência e competição (Poulsen & Balslev 1991). Por exemplo, a especialização de habitats (*e.g.*, edáfica e topográfica) reduz os níveis de competição interespecífica de espécies herbáceas e garante a coexistência de um maior número de espécies em escala local, porém a competição intraespecífica também pode interferir no padrão de distribuição de espécies e na densidade local de indivíduos (Poulsen & Balslev 1991; Rechenmacher *et al.* 2007; Chacón-Labela *et al.* 2014). Nesse caso, tal como previsto pela hipótese de Janzen-Connell, a agregação provocada pela limitação de dispersão dos propágulos é reduzida devido a exclusão de indivíduos por processos de mortalidade denso-dependentes, os quais promovem a distribuição aleatória ou regular nos indivíduos adultos (Janzen 1970; Connell 1971).

A formação de adensamentos populacionais é outro fator relevante em determinar a distribuição de samambaias devido ao aumento na capacidade de monopolizar os recursos do habitat, tais como luz, nutrientes e água, e influenciar nas relações intra e interespecíficas (Slocum *et al.* 2004, 2006; Walker & Sharpe 2010). Esses adensamentos podem ser formados por meio da dispersão limitada dos esporos e pela reprodução vegetativa (*e.g.*, apogamia, produção de gemas e ramificação de rizomas seguida da desintegração da conexão) (Richard *et al.* 2000; Sharpe *et al.* 2010). Embora as samambaias apresentem eficiência na dispersão, grande parte dos esporos não levada pelo vento, cai próxima ao indivíduo dispersor, configurando o limite de dispersão em pequenas escalas e conduzindo ao adensamento da população (Peck

et al. 1990). Contudo, a estruturação espacial dos recursos em microescala também pode gerar o adensamento das samambaias ao induzir o crescimento massivo de indivíduos, e resultar em um padrão espacial agregado, o tipo mais comum de distribuição espacial das samambaias (Karst *et al.* 2005; Schmitt & Windisch 2007; Rechenmacher *et al.* 2007; Jones *et al.* 2007; Mallmann *et al.* 2013). Desse modo, espécies de samambaias que formam adensamentos podem apresentar dissociação espacial entre si, embora essas informações sejam insuficientes para espécies de florestas tropicais devido à escassez de estudos (Richard *et al.* 2000).

A maior riqueza e diversidade de samambaias estão concentradas nas regiões de florestas tropicais úmidas, principalmente em florestas montanas, onde a elevada heterogeneidade ambiental favorece o estabelecimento de diversas formas biológicas (Tryon 1972, 1986). As florestas da borda sul-Amazônica adquirem aspecto xeromórfico e menor porte arbóreo à medida que se aproximam do clima estacional do Cerrado, por isso, são denominadas de florestas secas, estacionais ou semidecíduais (Soares 1953; Ivanauskas *et al.* 2004; Marimon *et al.* 2014). Dentre estas, destacam-se as florestas estacionais perenifólias, caracterizadas pela dominância de espécies perenes ou sempre verdes e de maior porte arbóreo em comparação com as demais fitofisionomias florestais da transição Amazônia-Cerrado, como o cerradão e as florestas estacionais semidecíduais (Ivanauskas *et al.* 2008).

O único estudo sobre samambaias realizado em florestas estacionais na transição Amazônia-Cerrado relata baixa riqueza de espécies (Forsthofer *et al.* 2013). Neste caso, a elevada sazonalidade climática na região (Alvares *et al.* 2013) e a homogeneidade do habitat, principalmente na topografia (Ivanauskas *et al.* 2004), podem explicar em parte a baixa riqueza e diversidade de espécies de samambaias nessas florestas. Em geral, a diversidade de espécies de samambaias é positivamente relacionada com o clima e com a heterogeneidade de habitats (Zuquim *et al.* 2012), isto porque a distribuição do esporófito é ligada às restrições e exigências ambientais do gametófito - fase de vida das samambaias em que ocorre a reprodução sexuada, sendo altamente dependente de umidade (Sharpe *et al.* 2010).

Nosso estudo é o primeiro a descrever os padrões espaciais intra e interespecíficos de espécies de samambaias em uma Floresta Estacional Perenifólia na transição Amazônia-Cerrado. Testamos as hipóteses de que: 1) as

espécies estudadas se distribuem de forma agregada no espaço devido à forte especialização de habitat e a limitação de dispersão dos esporos (Karst *et al.* 2005; Jones *et al.* 2007; Schimit & Windisch 2007), que favorecem a agregação intraespecífica em detrimento dos outros tipos de distribuição, e 2) as espécies estudadas encontram-se negativamente associadas no espaço, uma vez que os adensamentos populacionais de samambaias inibem o crescimento de outras espécies nas proximidades devido a competição por recursos (*e.g.*, água, luz e nutrientes) (George & Bazzaz 1999; Lyon & Sharpe 1966; Walker & Sharpe 2010).

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma Floresta Estacional Perenifolia (10°57'29,62" S, 52°10'23,7" W; 291 m de altitude) na transição entre os Biomas Amazônia e Cerrado, no município de Porto Alegre do Norte-MT. O clima da região é do tipo *Aw* de Köppen, com um período seco de abril a setembro e outro chuvoso de outubro a março (Alvares *et al.* 2013). A precipitação e temperatura médias anuais são de 1.774 mm e 26 °C, respectivamente (Hijmans *et al.* 2005). O relevo varia de plano a suave-ondulado e o solo predominante na região é do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo, geralmente profundo, distrófico, álico e com baixa capacidade de troca catiônica (Ivanauskas *et al.* 2004, 2008)

Coleta de dados

Realizamos a amostragem das samambaias no período chuvoso, em dezembro de 2015, em 25 parcelas de 20 × 20 m. Essas parcelas foram instaladas e vêm sendo monitoradas pela equipe do Laboratório de Ecologia Vegetal da Universidade do estado de Mato Grosso, por meio do PELD - Projeto Ecológico de Longa Duração (CNPq, Sítio TRAN) e pela RAINFOR - Rede Amazônica de Inventários Florestais. Em cada parcela, contabilizamos todos os indivíduos de samambaias que apresentavam porção vegetativa aparente e mensuramos as suas coordenadas métricas (X; Y) (Fig. 1). A contagem dos indivíduos nos adensamentos seguiu o método proposto por Zuquim *et al.* (2012).

A identificação foi realizada *in loco* e posteriormente confirmada através de comparações com o acervo do Herbário NX (Nova Xavantina-MT) e do Herbário do Instituto de Estudos Costeiros da Universidade Federal do Pará (Bragança-PA), onde o material testemunho encontra-se depositado.

Análise de dados

Descrevemos os padrões de distribuição espacial intra e interespecíficos das espécies estudadas através da Função *O'ring* univariada - $O11(r)$ e bivariada - $O12(r)$, respectivamente, utilizando o *software* Programita (Wiegand & Moloney 2014). Essa análise calcula a densidade média de indivíduos para diferentes classes de distâncias através de círculos com largura (r) ao redor de cada ponto (X; Y). A função calcula a probabilidade de os pontos vizinhos dispersos no espaço serem abrangidos pela largura do anel, que neste caso foi de 1 m. O modelo nulo utilizado foi o de completa aleatoriedade espacial (CSR), testado através de envelopes de confiança construídos a partir dos três maiores e menores valores obtidos por 999 simulações de Monte Carlo (Wiegand *et al.* 2013; Wiegand & Moloney 2014). Portanto, para a avaliação da distribuição espacial das espécies utilizamos valores positivos e negativos de $O11(r)$, que indicam os padrões agregado e regular, respectivamente, e valores observados entre os limites do envelope de confiança, que predizem o padrão aleatório (Wiegand & Moloney 2014). Para avaliação das relações interespecíficas utilizamos os valores de $O12(r)$, os quais predizem relação

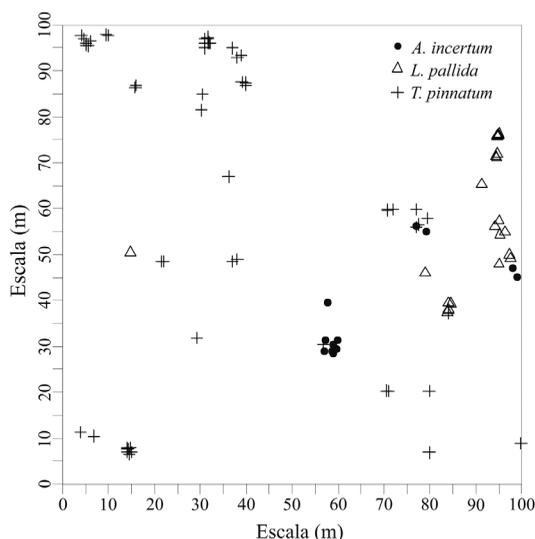


Figura 1 – Mapa da distribuição espacial de três espécies (*Adiantum incertum*, *Lindsaea pallida* e *Trichomanes pinnatum*) de samambaias em uma Floresta Estacional Perenifolia da transição Amazônia-Cerrado.

Figure 1 – Map of the spatial distribution of three fern species (*Adiantum incertum*, *Lindsaea pallida* and *Trichomanes pinnatum*) in an Evergreen Seasonal Forest in the Amazonia-Cerrado transition.

positiva ou negativa, enquanto os valores entre os limites do envelope de confiança indicam a falta de relação espacial (Wiegand & Moloney 2014). Para evitar a inflação do erro do tipo I e testar o ajuste do modelo (envelope de confiança) em prever a distribuição dos indivíduos em diferentes escalas espaciais, utilizamos o teste *Goodness-of-Fit* (GoF) a 5% de significância (Loosmore & Ford 2006).

Resultados

A densidade total de samambaias na área estudada foi de 92 indivíduos distribuídos entre quatro espécies e quatro famílias, *Trichomanes pinnatum* Hedw. - Hymenophyllaceae (56 indivíduos), *Lindsaea pallida* Klotzsch - Lindsaeaceae (22), *Adiantum incertum* Lindm. - Pteridaceae (12) e *Campyloneurum phyllitidis* (L.) C.Presl - Polypodiaceae (1). O padrão de distribuição espacial intraespecífico predominante entre as espécies foi o agregado ($r = 1000$; $p = 0,001$) (Fig. 2). Entretanto, *T. pinnatum* exibiu oscilações de regularidade entre as distâncias 31 a 47 m (Fig. 2).

Quanto aos padrões espaciais interespecíficas verificamos que *Trichomanes pinnatum* e *Adiantum incertum* estiveram positivamente associadas no espaço, assim como *Lindsaea pallida* e *A. incertum* ($r = 898$; $p < 0,05$) (Fig. 3). *T. pinnatum* esteve negativamente relacionada com *L. pallida* em algumas distâncias (12, 31–34, 36–40, 42 e 49 m) (Fig. 3), porém, essas interações pontuais não foram suficientemente fortes para estabelecer associação espacial significativa entre elas ($r = 898$; $p = 0,10$; Fig. 3).

Discussão

Riqueza e densidade

A baixa riqueza de espécies de samambaias observada pode ser um indicativo de que as características ambientais das florestas da transição Amazônia-Cerrado, tais como a homogeneidade topográfica e a acentuada sazonalidade climática (ca. de seis meses de seca) (Ackerly *et al.* 1989; Ivanauskas *et al.* 2004) podem influenciar na diversidade de espécies do grupo na floresta avaliada. A importância da sazonalidade climática e das variações no solo/topografia sobre a distribuição de espécies de samambaias também foi observada por Zuquim *et al.* (2012) em florestas das regiões norte e central da Amazônia. Devido às características evolutivas da maioria dos representantes do grupo, tais como folhas sensíveis (umidade e temperatura) e ineficiência no controle de perda e transporte de água

(Page 2002), as samambaias não suportam longos períodos de seca. Por isso, os maiores valores de riqueza de espécies de samambaias são geralmente descritos para ambientes com elevada umidade (*e.g.*, fundos de vales) e heterogeneidade topográfica (Tuomisto & Poulsen 2000) ou com variações

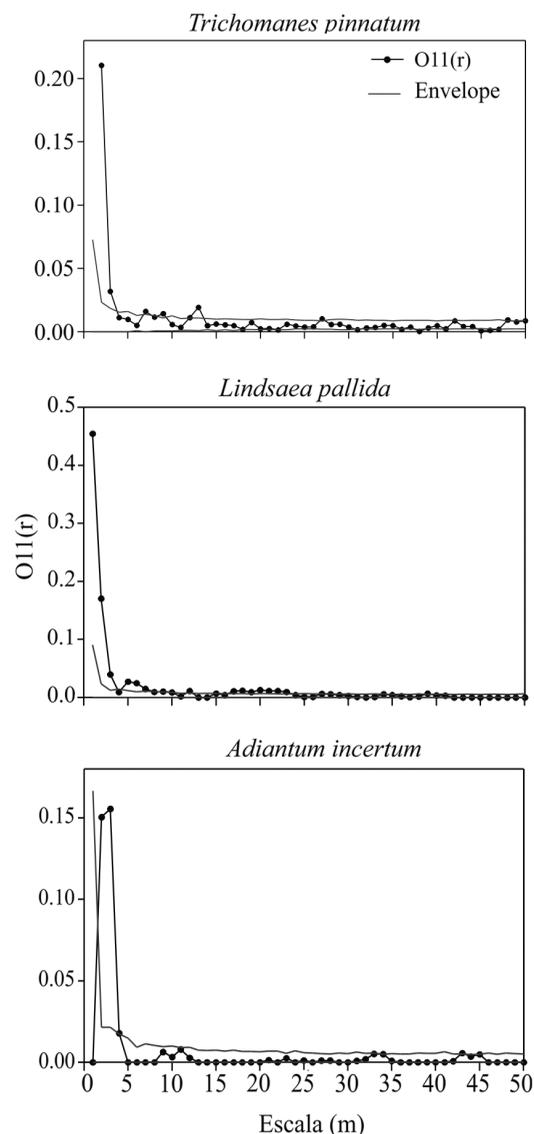


Figura 2 – Padrão de distribuição espacial intraespecífico descrito pela função *O'ring* univariada (O11) em diferentes escalas espaciais para três espécies de samambaias em uma Floresta Estacional Perenifólia da transição Amazônia-Cerrado.

Figure 2 – Intraspecific spatial distribution pattern described by the univariate *O'ring* function (O11) at different spatial scales for three fern species in an Evergreen Seasonal Forest in the Amazonia-Cerrado transition.

de luminosidade (Zuquim *et al.* 2009). Padrões semelhantes são encontrados para a vegetação arbórea em florestas da transição Amazônia-Cerrado, que exibe menor biomassa, riqueza e diversidade de espécies em comparação com as florestas das áreas centrais da Amazônia (Marimon *et al.* 2014).

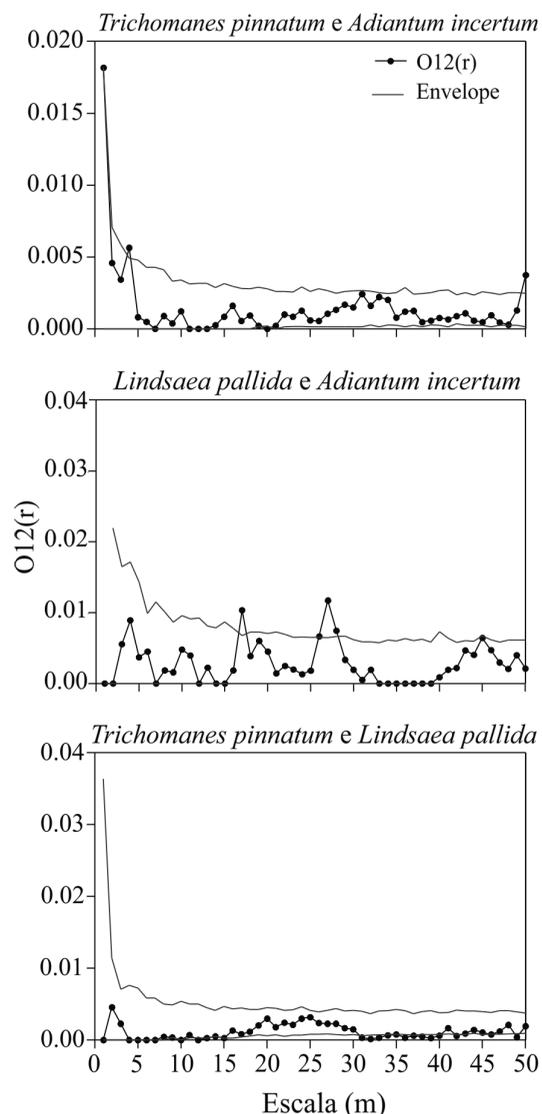


Figura 3 – Relações espaciais interespecíficas descritas pela função *O'ring* bivariada (O_{12}) em diferentes escalas espaciais para três espécies de samambaias em uma Floresta Estacional Perenifólia da transição Amazônia-Cerrado.

Figure 3 – Interspecific spatial relations described by the bivariate *O'ring* function (O_{12}) at different spatial scales for three fern species in an Evergreen Seasonal Forest in the Amazon-Cerrado transition.

A dominância de *Trichomanes pinnatum* no presente estudo demonstra a eficiência da espécie em utilizar os recursos da área, bem como sua resistência frente aos filtros ambientais locais. Essa espécie apresenta elevada plasticidade ecológica, podendo ser encontrada em diferentes tipos de florestas (Paciência & Prado 2004), solos (*e.g.*, distróficos a eutróficos; Tuomisto & Poulsen 1996) e níveis de luminosidade (Zuquim *et al.* 2009). Resultados semelhantes também foram encontrados para esta espécie em florestas centrais e no oeste da Amazônia (Tuomisto & Poulsen 2000; Zuquim *et al.* 2014).

Padrão espacial intraespecífico

A agregação intraespecífica apresentada pelas três espécies estudadas confirma a nossa hipótese inicial. Este tipo de distribuição é uma tendência comum observada para espécies de samambaias em diversas florestas tropicais e subtropicais (Rodrigues *et al.* 2004; Franz & Schmitt 2005; Lehn & Resende 2008; Blume *et al.* 2010; Chacón-Labela *et al.* 2014). A agregação intraespecífica pode ser relacionada a diferentes processos, como a limitação de dispersão dos esporos, que aumenta as chances de estabelecimento próximo à planta-mãe e determina a estrutura espacial dos indivíduos (Peck *et al.* 1990; Jones *et al.* 2007), sendo um dos mais importantes preditores da distribuição de samambaias em escala local (Zuquim *et al.* 2012). Por outro lado, a estruturação espacial dos recursos (*e.g.*, água) também promove a agregação intraespecífica, uma vez que as samambaias tendem a ocupar locais mais úmidos devido à sensibilidade ao estresse hídrico e a necessidade de água para a reprodução na fase gametofítica (Holtum 1938; Karst *et al.* 2005; Barrington 2007).

Outro fator relevante e que pode estar determinando a agregação intraespecífica dessas espécies é a formação de adensamentos (Richard *et al.* 2000). Este padrão foi observado para *Trichomanes pinnatum* e *Adiantum incertum*, que possuem raque prolífera e rizoma longo-reptante, respectivamente. Estas características favorecem o estabelecimento de clones próximos uns dos outros e conduzem à agregação intraespecífica (Windisch 1996; Sharpe *et al.* 2010). Esta característica permite utilizar melhor os recursos espacialmente estruturados, confere vantagem competitiva frente às outras espécies e geralmente responde pela elevada densidade de samambaias no interior de florestas (Windisch 1996; Pietrobom & Barros 2002). A reprodução vegetativa desempenha

importante função nos padrões espaciais de plantas, determinando a distribuição agregada em escala local (Arévalo & Fernández-Palacios 2003).

Por outro lado, as oscilações regulares na distribuição espacial de *Trichomanes pinnatum* podem refletir a história de vida da população e variações no tamanho dos adensamentos em função da competição durante todo o período de vida dos indivíduos (Citadine-Zanette 1964), especialmente em períodos de restrição hídrica (Page 2002). Resultados semelhantes foram observado por Chacón-Labella *et al.* (2014) para *Cyathea caracasana* em florestas no sul do Equador. Os referidos autores apontam que essas oscilações estão relacionadas com os processos densos-dependentes que reduzem a densidade e aumentam a regularidade intraespecífica das espécies com o avanço ontogenético.

Padrões espaciais interespecíficos

A associação espacial positiva entre *Lindsaea pallida* e *Adiantum incertum*, e entre *Trichomanes pinnatum* e *A. incertum*, refuta a nossa hipótese inicial, e pode ser um indicativo de que os adensamentos de indivíduos dessas espécies não possuem capacidade de monopolizar os recursos do hábitat e impedir o estabelecimento umas das outras. Desse modo, é possível supor que essas espécies apresentam exigências ambientais comuns que facilitam a coexistência em microescala (Richard *et al.* 2000). Por outro lado, este resultado pode estar relacionado com o estresse ambiental vivenciado pelas espécies no período de seca que favorece as associações espaciais positivas (Callaway *et al.* 2002). Dessa forma, a redução da disponibilidade hídrica no solo pode estar agregando as espécies em locais mais úmidos e aumentando a congruência espacial entre elas (Greer *et al.* 1997). Contudo, as associações negativas em algumas distâncias para *T. pinnatum* e *L. pallida* demonstram a ocorrência de algum nível de competição entre elas, o que pode estar relacionado com características inerentes a cada uma das espécies ou a história de vida dessas populações na área de estudo. Resultados semelhantes foram observados por Higuchi *et al.* (2011) para algumas espécies de *Miconia* no sub-bosque de uma floresta plantada. Segundo os referidos autores, essas oscilações negativas são resultantes da competição por recursos durante o desenvolvimento e sobrevivência dessas espécies e demonstra a importância dos padrões espaciais em prever a dinâmica de populações vegetais. Por outro lado, as associações positivas observadas entre *L.*

pallida e *A. incertum*, mesmo que em alguns pontos específicos no espaço, evidenciam a similaridade ecológica entre as mesmas (Karst *et al.* 2005).

A ausência de relações espaciais interespecíficas entre *Trichomanes pinnatum* e *Lindsaea pallida* é um indicativo de que a distribuição dessas espécies é espacialmente independente e refuta a nossa hipótese inicial. Neste caso, a ausência de associações espaciais reflete a não interferência biótica ou abiótica entre as distribuições dessas espécies (Arévalo & Fernández-Palacios 2003) e é coerente com a expectativa de neutralidade (Hubbell 2001). Este padrão não é comum para as samambaias devido a forte especialização de hábitats do grupo (Tuomisto *et al.* 2003; Karst *et al.* 2005), embora modelos neutros tenham sido utilizados para explicar a distribuição de espécies tolerantes a intensas variações em um gradiente ambiental (Karst *et al.* 2005). Por outro lado, as variações estruturais entre essas espécies (Kramer 1995; Windisch 1996) podem contribuir para que elas ocorram em diferentes micro-hábitats na floresta estudada, o que também explicaria a independência espacial observada.

Nosso estudo encontrou baixa riqueza de espécies de samambaias em uma Floresta Estacional Perenifolia da transição Amazônia-Cerrado, o que pode estar relacionado com as características climáticas (sazonalidade) e com a homogeneidade topográfica (plano) da região. As espécies de samambaias analisadas mostraram padrão espacial intraespecífico agregado, demonstrando a forte influência do limite de dispersão e da estruturação espacial do ambiente sobre a distribuição do grupo. Diferentes padrões espaciais interespecíficos foram observados, o que indica que as relações entre as espécies são extremamente complexas em microescala e podem estar relacionadas ao hábitat ou à neutralidade.

Agradecimentos

À CAPES, a bolsa de estudo da primeira autora; aos projetos PELD/CNPq e FAPEMAT (Proc. CNPq 403725/2012-7 e FAPEMAT 164131/2013) e RAINFOR (Rede Amazônica de Inventários Florestais), o apoio financeiro. Ao Prof. Dr. Marcio Roberto Pirotbom (UFPA), a identificação das espécies.

Referências

Ackerly DD, Thomas WW, Ferreira CAC & Pirani JR (1989) The Forest-Cerrado transition zone in

- Southern Amazonia: results of the 1985 Projeto Flora Amazonica Expedition to Mato Grosso. *Brittonia* 41: 113-128.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Moraes JLG & Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711-728.
- Arévalo JR & Fernández-Palacios JM (2003) Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology* 165: 1-10.
- Barrington DS (2007) Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 20: 275-279.
- Blume M, Rechenmacher C & Schmitt JL (2010) Padrão de distribuição espacial de samambaias no interior florestal do Parque Natural Municipal da Ronda, Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas, Botânicas* 61: 219-227.
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortiek CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaireq FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armasq C, Kikodze D & Cook BJ (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Chacón-Labela J, Cruz M, Vicuna R, Tapia K & Escudero A (2014) Negative density dependence and environmental heterogeneity effects on tree ferns across succession in a tropical montane forest. *Perspectives in Plant Ecology* 16: 52-63.
- Connell J (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In: Boer PJ & Gradwell GR (eds.) Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. Pp. 298-312.
- Forsthofer M, Marimon BS, Abreu MF, Oliveira-Santos C, Morandi PS & Marimon-Junior BH (2013) Monodominância arbórea e diversidade de samambaias em florestas da transição Cerrado-Floresta Amazônica, Brasil. *Rodriguésia* 64: 349-356.
- Franz I & Schmitt JL (2005) *Blechnum brasiliense* Desv. (Pteridophyta, Blechnaceae): estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica. *Pesquisas, Botânicas* 56: 173-183.
- George LO & Bazzaz FA (1999) The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 833-45.
- Greer GK, Lloyd RM & McCarthy BC (1997) Factors influencing the distribution of pteridophytes in a southeastern Ohio hardwood forest. *Journal of the Torrey Botanical Society* 124: 11-21.
- Higuchi P, Silva AC, Berg E & Pifano DS (2011) Associações espaciais entre indivíduos de diferentes espécies de *Miconia* spp. Ruiz & Pav. (Melastomataceae). *Revista Árvore* 35: 381-389.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Holtum RE (1938) The ecology of tropical pteridophytes. *In: Veerdorn FR (eds.) Manual of pteridology*. The Hague Martinus Nijhoff, Amsterdam. Pp. 420-450.
- Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton. 392p.
- Ivanauskas MM, Monteiro R & Rodrigues RR (2004) Composição florística de trechos florestais na borda sul-amazônica. *Acta Amazônica* 34: 399-413.
- Ivanauskas MM, Monteiro R & Rodrigues RR (2008) Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu. *Acta Amazônica* 38: 387-402.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jones MM, Olivas RP, Tuomisto H & Clark DB (2007) Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a Neotropical lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science* 18: 13-24.
- Karst J, Gilbert B & Lechowicz MJ (2005) Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86: 2473-2486.
- Kramer KU (1995) Lindsaea. *In: Berry PE, Holst BK & Yatskievych K (eds.) Flora of the Venezuelan Guyana*. Vol. 2. Pteridophytes, Spermatophytes: Acanthaceae-Araceae. Timber Press, Portland. Pp. 54-67.
- Lehn CR & Resende UM (2008) Estrutura populacional e padrão de distribuição espacial de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) em uma Floresta Estacional Semidecidual no Brasil Central. *Revista Brasileira de Biologia* 13: 188-195.
- Lyon J & Sharpe WE (1996) Hay-scented fern (*Dennstaedtia punctilobula* (Michx.) Moore) interference with growth of northern red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings. *Tree Physiology* 16: 923-32.
- Loosmore NB & Ford ED (2006) Statistical inference using the G or K point pattern spatial statistics. *Ecology* 87: 1925-1931.
- Mallmann IT, Rocha LD & Schmitt JL (2013) Padrão de distribuição espacial de quatro espécies de samambaias em três fragmentos de mata ciliar do rio Cadeia, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 11: 139-144.
- Marimon BS, Marimon-Junior BH, Feldpausch T, Oliveira-Santos C, Mews HA, Lopez-Gonzales G, Lloyd J, Franczak DD, Oliveira EA, Maracahipes L, Miguel A, Lenza E & Phillips O (2014) Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* 7: 281-292.
- Moran RC & Smith AR (2001) Phytogeographic relationships between Neotropical and African-Madagascar pteridophytes. *Brittonia* 53: 304-351.
- Paciência MLB & Prado J (2004) Efeitos de borda sobre a comunidade de pteridófitas na Mata Atlântica

- da região de Una, sul da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 641-653.
- Page C (2002) Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 1-33.
- Peck JH, Peck CJ & Farrar DR (1990) Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. *American Fern Journal* 80: 126-142.
- Pietrobon MR & Barros ICL (2002) Pteridófitas de um remanescente de Floresta Atlântica em São Vicente Férrer, Pernambuco, Brasil: Pteridaceae. *Acta Botanica Brasilica* 16: 457-479.
- Poulsen AD & Balslev H (1991) Abundance and cover of ground herbs in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 315-322.
- Rechenmacher C, Schmitt JL & Budke JC (2007) Estrutura e distribuição espacial de uma população de *Blechnum tabulare* (Thunb.) Kuhn (Pteridophyta, Blechnaceae) em um mosaico Floresta-Campo no Sul do Brasil. *Pesquisas, Botânicas* 58: 177-185.
- Richard M, Bernhardt T & Bell G (2000) Environmental heterogeneity and the spatial structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest. *Ecography* 23: 231-245.
- Rodrigues ST, Almeida SS, Andrade LHC, Barros ICL & Van Den Berg ME (2004) Composição florística e abundância de pteridófitas em três ambientes da bacia do rio Guamá, Belém, Pará, Brasil. *Acta Amazônica* 34: 35-42.
- Schmitt JL & Windisch PG (2007) Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21: 731-740.
- Sharpe JM, Mehltreter K & Walker LR (2010) Ecological importance of ferns. *In: Mehltreter K, Walker LR & Sharpe JM (eds.) Fern ecology*. Cambridge University Press, New York. Pp. 1-17.
- Slocum MG, Aide TM, Zimmerman JK & Navarro L (2004) Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* 20: 483-486.
- Slocum MG, Aide TM, Zimmerman JK & Navarro L (2006) A strategy for restoration of montane forest in anthropogenic fern thickets in the Dominican Republic. *Restoration Ecology* 14: 526-536.
- Soares LC (1953) Limites meridionais e orientais da área de ocorrência da Floresta Amazônica em território Brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica* 1: 3-178.
- Tryon RM (1972) Endemic areas geographic speciation in Tropical American ferns. *Biotropica* 4: 121-131.
- Tryon RM (1986) The biogeography of species, with special reference to ferns. *The Botanical Review* 52: 118-156.
- Tuomisto H, Ruokolainen K & Yli-Halla M (2003) Dispersal, environment and floristic variation of Western Amazonian Forests. *Science* 299: 241-244.
- Tuomisto H & Poulsen AD (1996) Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in Neotropical forests. *Journal of Biogeography* 23: 283-293.
- Tuomisto H & Poulsen AD (2000) Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* 11: 383-396.
- Walker LR & Sharpe JM (2010) Ferns, disturbance and succession. *In: Mehltreter K, Walker LR & Sharpe JM (eds.) Fern ecology*. Cambridge University Press, New York. Pp. 177-219.
- Wiegand T & Moloney KA (2014) A handbook of spatial point pattern analysis in ecology. Chapman and Hall/CRC Press, Boca Raton. 538p.
- Wiegand T, Raventos J, Mujica E, Gonzalez E & Bone A (2013) Spatio-temporal analysis of the effects of Hurricane Ivan on two contrasting epiphytic orchid species in Guanahacabibes, Cuba. *Biotropica* 45: 441-449.
- Windisch PG (1996) Pteridófitas do estado de Mato Grosso - Hymenophyllaceae. *Bradea* 7: 400-423.
- Zuquim G, Costa FRC, Prado J & Braga-Neto R (2009) Distribution of pteridophyte communities along environmental gradients in Central Amazonia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 18: 151-166.
- Zuquim G, Tuomisto H, Costa FRC, Prado J, Magnusson WE, Pimentel T, Braga-Neto R & Figueiredo FOG (2012) Broad Scale distribution of ferns and lycophytes along environmental gradients in Central and Northern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44: 752-762.
- Zuquim G, Tuomisto H, Jones M, Prado J, Figueiredo FOG, Moulatlet GM, Costa FRC, Quesada CA & Emilio T (2014) Predicting environmental gradients with fern species composition in Brazilian Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 25: 1-13.

Editor de área: Dr. Gustavo Carvalho

Artigo recebido em 08/12/2016. Aceito para publicação em 04/12/2017.



This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.