



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**Conteúdo de reservas em sementes anemocóricas e zoocóricas e sua
influência no desenvolvimento inicial de plantas lenhosas do cerrado e
de floresta**

Risolandia Bezerra de Melo

Brasília, 14 de fevereiro de 2019



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA

**Conteúdo de reservas em sementes anemocóricas e zoocóricas e sua
influência no desenvolvimento inicial de plantas lenhosas do cerrado e
de floresta**

Tese de doutorado apresentada ao
Departamento de Ecologia da Universidade
de Brasília como requisito parcial para à
obtenção do título de Doutora em Ecologia

Risolandia Bezerra de Melo

Orientador: Prof. Augusto César Franco, PhD.

Brasília, 14 de Fevereiro de 2019

Trabalho realizado junto ao Departamento de Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília com apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e da Fundação de Apoio a Pesquisa do Distrito Federal.

Aprovado por:

Prof. Augusto César Franco, PhD
Orientador

Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz, PhD
Membro interno da Banca Examinadora

Fernando Augusto de Oliveira e Silveira, PhD
Membro externo da Banca Examinadora

Marcelo Fragomeni Simon, PhD
Membro externo da Banca Examinadora

Ludmilla Moura de Souza Aguiar, PhD
Membro suplente da Banca Examinadora

*Pois suas qualidades invisíveis
são claramente
vistas desde a criação do mundo,
porque são percebidas por meio das coisas feitas.*

Romanos 1:20

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu orientador, Prof. Augusto C. Franco, por quem tenho grande admiração, agradeço, pelos ensinamentos, por sua dedicação e paciência para comigo durante esses anos.

O apoio financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e da Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal para realização deste trabalho.

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília pela oportunidade de poder realizar este trabalho.

À Profa. Cristiane Ferreira, pelas contribuições em vários aspectos dessa tese, além do apoio e carinho nos momentos oportunos. Muito obrigada!

Ao Prof. Dr. Eduardo Barbosa, pelos ensinamentos em estatística e valiosas sugestões feitas na qualificação. Muito obrigada!

À Profa. Gabriela Nardoto, pelas sérias e valiosas sugestões feitas na qualificação. Muito obrigada!

À Profa. Sarah Caldas, por ter nos cedido um espaço na sua sala de crescimento para que pudéssemos colocar as plantas e, pelos conselhos e palavras carinhosas dirigidas a mim.

À Profa. Rosana Tidon, pela atenção e carinho para comigo. Muito obrigada!

Ao Prof. Thomas Williams, por ter contribuído em vários aspectos dessa tese, concedeu seu laboratório para realização das análises bioquímicas, por todo seu suporte durante o um ano que o Prof. Augusto esteve fora do país, além dos comentários valiosos ao primeiro capítulo da tese.

Ao Vando e ao Mendes, pelo apoio no campo para as coletas de sementes. Meu muitíssimo obrigada!!

À Profa. Maria Clotilde H. Tavares, por toda compreensão e apoio, que foram fundamentais para que eu pudesse realizar este trabalho, além de todo carinho demonstrado a mim. Muitíssimo obrigada!

Aos professores, Fábio Caixeta, Rafael Maior, Osmino Rodrigues, Beth Ferroni, Márcia Mortari, Antônio Sebben, Carolina Lucci e Fernanda Paulini, pela compreensão durante esses últimos anos.

Aos meus queridos colegas de trabalho, Danilo, Elias, Patrícia e Adolfo, por todo apoio, compreensão e carinho para comigo durante esses anos. MUITÍSSIMO obrigada!

Ao Thiago, pela ajuda com o HPLC para que eu pudesse fazer as análises de açúcares solúveis.

Ao colega Guilherme, pela pareceria na administração de minicurso, pelas conversas sobre política, ciência, universidade, cultura e outros diversos assuntos.

À minha querida amiga Ana, pela companhia, conversas, cafés, almoços e ajudas.

À minha amiga Jéssica, pelas ajudas, companhia, conversas sobre ter uma vida saudável e outros diversos assuntos.

Ao Lucas, pela ajuda no laboratório de bioquímica.

Agradeço à Patrícia, Jéssika e Fábio pelo apoio técnico.

Aos amigos, Lia, Edward, Fernando, Carol, Adel, Marcus, pelo companheirismo, pipocas e as muitas risadas.

Aos meus pais por todo apoio para que eu me formasse. Muito obrigada!!

À minha irmã Juliana, pelas ajudas, conselhos e por me ouvir nos momentos oportunos. Muito obrigada!

À minha irmã Neide, pelo apoio durante esses anos. Muito obrigada!

Ao meu irmão Evan, pelos conselhos oportunos.

Sumário

Resumo	viii
Abstract	ix
Lista de tabelas	x
Lista de figuras	xi
Introdução geral	14
Capítulo 1 Interactions between dispersal mode, nutrients and carbon reserves in seeds of forest and savanna trees	25
1.1 Introduction.....	28
1.2 Materials and methods	29
1.3 Results.....	33
1.4 Discussion.....	42
1.5 Literature cited	45
1.6 Supplementary data.....	52
Capítulo 2 Modo de dispersão, tamanho da semente e desenvolvimento inicial de espécies arbóreas de savana e floresta.....	56
1.1 Introdução	57
1.2 Materiais e métodos	59
1.3 Resultados.....	62
1.4 Discussão	68
1.5 Conclusões	71
1.6 Referências.....	72
1.7 Apêndices.....	78
Considerações finais	85

Resumo

O tamanho e conteúdo de reservas em sementes podem variar em relação às estratégias de dispersão e estabelecimento das espécies. No Cerrado, zoocoria e anemocoria são as síndromes de dispersão de maior ocorrência, porém faltam estudos que verifiquem como os padrões de alocação de reservas de sementes podem ser afetados pelo modo de dispersão. Esse trabalho teve por objetivo analisar as reservas presentes em sementes anemocóricas e zoocóricas e sua influência no desenvolvimento inicial de plantas de espécies arbóreas típicas de savana ou de floresta. Lipídios foi a reserva de carbono e energia predominante de quase todas as espécies anemocóricas. A maioria dos macronutrientes correlacionaram positivamente entre si e com os micronutrientes Cu e B. As concentrações de carbono e lipídios correlacionaram positivamente, enquanto que a correlação entre amido e lipídios foi negativa. A massa das sementes não correlacionou com as concentrações de açúcares solúveis, amido, lipídios, carbono, macro e micronutrientes. Sementes zoocóricas além de possuírem maior massa, apresentaram cotilédones de reserva. Em contraste, as sementes de espécies anemocóricas eram mais ricas em carbono e nutrientes minerais (maiores concentrações de P, Mg, Zn e Cu) e apresentaram cotilédones do tipo foliáceo/fotossintético. Para o conjunto de espécies, foi encontrada uma correlação positiva entre a massa das sementes e a massa seca das plântulas. Espécies com sementes zoocóricas produziram plântulas mais altas, com maiores valores de massa seca, concentrações de carbono e nitrogênio. Espécies de savana e de floresta não diferiram quanto a massa seca das sementes, concentração de carbono e nutrientes minerais, nem em relação à partição de biomassa e N das plântulas. Comparamos também as concentrações de nitrogênio de sementes e plântulas de espécies leguminosas e não- leguminosas. Verificamos que as plântulas de espécies leguminosas tiveram maiores concentrações de nitrogênio que as não-leguminosas, embora as sementes não tenham apresentado diferenças na concentração de nitrogênio. Em síntese, os resultados desse trabalho mostraram que o modo de dispersão e não o ambiente de origem das espécies é que restringe o acúmulo de reservas das sementes e, conseqüentemente, influenciam o desenvolvimento inicial das plântulas de espécies arbóreas de savana e de floresta do Cerrado do Brasil Central.

Palavras chave: Cerrado, dispersão, reservas de carbono, reservas de sementes, plântulas, nutrientes de sementes, zoocoria, anemocoria, florestas, savanas.

Abstract

The size and content of seed reserves may vary in relation to the dispersal and establishment strategies of the species. In the Cerrado, zoochory and anemochory are the most frequent dispersion syndromes, but there is a lack of studies to verify how patterns of seed reserve allocation can be affected by the dispersal mode of the seeds. The objective of this work was to analyse the reserves of anemochorous and zoochorous seeds and their influence on the initial development of savanna and forest tree species. Lipids were the predominant carbon and energy reserve for most anemochorous species. Despite the large variation in seed mass and nutrient concentration among species, most of the macronutrients positively correlated with each other and with Cu and B micronutrients. Carbon and lipid concentrations were positively correlated, while seed starch concentration rapidly declined as the lipid concentration increased. The seed mass, on the other hand, did not correlate with the concentrations of soluble sugars, starch, lipids, carbon, macro and micronutrients. Zoochorous seeds in addition to having a larger mass, presented reserve cotyledons in contrast to the anemochorous ones that had foliaceous / photosynthetic cotyledons. Anemochorous seeds were richer in carbon and mineral nutrients (higher concentrations of P, Mg, Zn and Cu). For the set of species, a strong positive correlation was found between the seed mass and the dry mass of the seedlings at 49 days after germination. Zoochorous seeds produced taller seedlings, with higher values of dry mass, and with higher concentrations of carbon and nitrogen. Savanna and forest species did not differ in terms of seed mass and concentration of carbon and mineral nutrients. Thus, seedlings from seeds of savanna and forest species also did not differ in biomass or N concentrations in the different organs. We also compared the nitrogen concentrations of seeds and seedlings of legume and non-legume species. Seedlings of legume species had higher nitrogen concentrations than non-legumes, although the seeds did not differ in terms of N concentration. In summary, the results of this work showed that the mode of dispersion and not the environment of origin of the species is what restrict the accumulation of seed reserves and, consequently, the initial development of the seedlings of savanna and forest tree species of Central Brazil.

Key words: Cerrado, dispersal, carbon reserves, seedlings, seed nutrients, anemochory, zoochory, forests, savannas, seed reserves.

Lista de tabelas

Introdução geral

Tabela 1. Nome das espécies, famílias, local de ocorrência, savana (cerrado sensu stricto) e floresta (Mata de Galeria) e síndromes de dispersão.....**19**

Capítulo 1

Tabela 1. Name of species, families, type of physiognomy, mode of dispersal and dry mass of the seed of tree species of Cerrado of Central Brazil (average \pm SE)**35**

Tabela 2. Results of the two-way analysis of variance on the influence of dispersal mode and type of vegetation on seed dry mass of savanna and forest trees of the Cerrado region. Significant differences at $P \leq 0.05$, in bold. **36**

Tabela 3. Multivariate analysis of variance for the effects of dispersal mode and vegetation type on mineral nutrient concentrations in seeds of savanna and forest tree species. Significant differences at $P \leq 0.05$, in bold.....**38**

Tabela 4. Spearman's correlation coefficients and P-values for bi-variate relations between seed concentrations of macro- and micronutrients for savanna and forest trees. Significant correlations at $P \leq 0.05$, in bold.....**39**

Tabela 5. Multivariate analysis of variance for the effects of dispersal mode and vegetation type in relation to concentration of carbon reserves (lipids, total soluble sugars, starch) in seeds of Cerrado tree species. Significant differences at $P \leq 0.05$, in bold.....**40**

Capítulo 2

Tabela 1. Nome das espécies, famílias, tipo de fisionomia, modo de dispersão, morfologia dos cotilédones, massa seca da semente (un.) e massa seca das plântulas de espécies arbóreas do Cerrado do Brasil Central (media \pm erro padrão)**64**

Tabela 2. Resultados do *teste t* realizado para as concentrações de nitrogênio de espécies arbóreas leguminosas (noduladoras) e não-leguminosas (inclui as leguminosas não-noduladoras) do Cerrado do Brasil Central.....**69**

Lista de figuras

Capítulo 1

Figura 1. Carbon and mineral nutrient concentrations in seeds of anemochorous and zoochorous trees from the Cerrado region. (A) Carbon. (B) Phosphorus. (C) Magnesium. (D) Zinc. (E) Copper. Bars are means + standard errors; n=10 for anemochorous species and 12 for zoochorous species. *** $P \leq 0.001$; ** $P \leq 0.01$; * $P \leq 0.05$**37**

Figura 2. Carbon (soluble sugars, starch and lipids) reserves in seeds of anemochorous and zoochorous species. Bars are means + standard errors; n=10 for anemochorous species and 12 for zoochorous species. *** $P \leq 0.05$**41**

Figura 3. Relationship between lipid and starch concentrations in seeds of anemochorous and zoochorous species. Spearman's correlation coefficients and P-values are depicted on the figure.**42**

Figura 4. Relationship between lipid and carbon concentrations in seeds of anemochorous and zoochorous species. Spearman's correlation coefficients and P-values are depicted on the figure.....**42**

Capítulo 2

Figura 1 Comprimento e massa seca de plântulas de espécies arbóreas anemocóricas e zoocóricas do Cerrado do Brasil Central. Massa seca foliar (a), número total de folhas (b), massa seca de caule (c), comprimento do caule (d), massa seca da raiz principal (e), comprimento da raiz principal (f) e razão raiz:parte aérea (g). Barras indicam média \pm erro padrão (n = 17). Asteriscos (*) indicam diferença estatística ($P < 0.05$).
.....**65**

Figura 2 Relação entre a massa seca das sementes e a massa seca total das plântulas de espécies arbóreas do Cerrado do Brasil Central. Massa seca total das plântulas sem incluir a massa seca dos cotilédones foliáceos (a), massa seca total das plântulas mais a massa seca dos cotilédones foliáceos (b). Círculos fechados indicam espécies anemocóricas e círculos abertos zoocóricas. Valores de r e p -valor do teste de Spearman's incluídos na figura.....**66**

Figura 3 Relação entre a massa seca foliar e a massa seca de caule e de raiz de plântulas de espécies arbóreas do Cerrado do Brasil Central. Teste de Spearman's para massa seca foliar e massa seca de caule $r = 0.85$, $P < 0.001$; massa seca foliar e massa seca de raiz, $r = 0.70$, $P = 0.001$. Círculos fechados indicam espécies anemocóricas e círculos abertos espécies zoocóricas.....**67**

Figura 4 Relação do comprimento das plântulas com sua respectiva massa seca. Comprimento do caule com a massa seca do caule (a) e comprimento da raiz com a massa seca da raiz (b). Círculos fechados indicam espécies anemocóricas e círculos abertos espécies zoocóricas. Valores de r e p -valor do teste de Spearman's incluídos na figura.....**68**

Introdução geral

O complexo vegetacional do Cerrado, situado em grande parte no Planalto Central do Brasil, é caracterizado por solos geralmente profundos e bem drenados, pobres em nutrientes e com elevados níveis de alumínio (Goodland e Ferri 1979; Haridasan 1982). A ocorrência dos diferentes tipos de vegetação nestas regiões muitas vezes está associada à profundidade, umidade e nutrientes no solo. Formações savânicas caracterizam as extensas áreas de solos pobres em nutrientes, ficando as formações florestais mais associadas a áreas mais restritas, onde há maior oferta nutricional (Goodland e Pollard 1973; Haridasan 2001).

O Cerrado também é caracterizado por uma forte sazonalidade climática, com períodos de seca bem definidos que vão de maio a setembro (Oliveira-Filho e Ratter 2002), época de frequentes queimadas nas áreas de savana (Hoffmann et al. 2009). É também durante os meses de seca que muitas espécies no Cerrado dispersam suas sementes (Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 2006), especialmente aquelas que precisam do vento para serem transportadas (anemocoria) (Oliveira e Moreira 1992). A presença de dormência evita que as sementes germinem antes que se inicie o período de chuvas (Salazar et al 2011; Escobar et al. 2018). A dispersão é um estágio muito importante do ciclo de vida das plantas, pois pode influenciar a estrutura das comunidades por afetar o sucesso reprodutivo das espécies, que é essencial para manutenção das populações (Oliveira e Gibbs 2000; Oliveira 2008). Apesar da presença de um número significativo de espécies anemocóricas especialmente no estrato herbáceo, predomina a dispersão de sementes por meio de animais (zoocoria) entre as espécies arbóreas do Cerrado (Kuhlmann e Ribeiro 2016).

Em termos fisionômicos, prevalece no Cerrado o tipo de vegetação savânico (cerrado *sensu stricto*), composto por um estrato herbáceo contínuo e arbóreo-arbustivo variável (Oliveira-Filho e Ratter 2002). Nessas regiões também é comum a ocorrência de formações do tipo florestal, onde há a presença de um dossel arbóreo contínuo e pouca ou nenhuma espécie herbácea no sub-bosque (Sarmiento 1992). Entre as formações florestais, se destacam as matas de galeria que margeiam os cursos de água, com alta disponibilidade hídrica no seu interior ao longo do ano (Ribeiro e Walter 2008) e também por solos com uma maior disponibilidade de nutrientes (Haridasan 1998) em comparação com as formações savânicas.

A transição entre as matas de galeria e a vegetação savânica adjacente é abrupta, caracterizada por diferenças na densidade arbórea e também na composição de espécies

(Felfili e Silva Júnior 1993). Poucas espécies arbóreas são comuns entre os dois tipos de vegetação (Felfili e Silva Júnior 1992), assinaladas pelas diferentes limitações impostas pelo ambiente e pela capacidade de adaptação das espécies a estas condições (Hoffmann et al. 2005). As espécies de cerrado não conseguem se estabelecer no interior da mata provavelmente devido à intolerância ao sombreamento (Hoffmann e Franco 2003; Hoffmann et al. 2004) e à saturação hídrica do solo (Oliveira-Filho et al. 1989; Furley 1999; Ruggiero et al. 2006; Gottsberger e Silberbauer-Gottsberger 2006). Por outro lado, as espécies de mata, na ausência do fogo, conseguem se estabelecer em áreas adjacentes de savana (Hoffmann et al. 2009; Silva et al. 2008, 2013).

Ao se comparar as espécies de savana e de floresta, diferenças em características ecológicas e fisiológicas entre estes dois grupos funcionais são encontradas já nas primeiras fases de desenvolvimento da planta. Espécies de savana nos primeiros meses de vida apresentam uma maior alocação de biomassa nas raízes, que estaria ligado à sua capacidade de rebrotar após eventos de queima, em comparação com espécies de floresta, que mostram um maior investimento no desenvolvimento da parte aérea, tendo maiores valores de área foliar específica (SLA), razão de área foliar (LAR) e altura (Hoffman e Franco 2003). Assim, diferenças ecológicas entre espécies de savana e floresta podem ter implicações diretas na manutenção dessas fisionomias (Geiger et al. 2011).

As plantas no seu estágio inicial de crescimento, durante a fase de plântula, dependem total ou em parte dos recursos armazenados na semente para suprir as suas necessidades energéticas e nutricionais (Kitajima 2002; Hanley et al. 2004; Kitajima e Myers 2008). Substâncias de reserva geralmente encontradas em sementes são compostos de carbono (carboidratos e lipídios), nitrogênio na forma de aminoácidos e proteínas, além de outros macros e micronutrientes armazenados na forma livre ou como fitatos, principal fonte de fosfato nas sementes (Hayakawa et al. 1989; Buckeridge 2004; Alkarawi et al 2018). Variações em relação a quantidade desses compostos podem ocorrer de acordo com as condições ambientais que a planta mãe experimenta, como disponibilidade de água, quantidade de luz incidente e disponibilidade de nutrientes (Guterman 1980; Soriano et al 2011). No entanto a quantidade e qualidade das reservas também podem variar em relação ao tamanho das sementes e influenciar o crescimento das plântulas (Kitajima e Fenner 2000; Fenner e Thompson 2005).

Sementes pequenas geralmente possuem cotilédones foliáceos, em contraste com sementes maiores em que estes costumam ser de reserva (Kitajima 1994; Ibarra-Manriquez et al. 2001). A transição entre a dependência das reservas da semente e o crescimento autotrófico da plântula acontece de forma gradual, influenciado pelo tipo de cotilédone (Kennedy et al. 2004). Em espécies que possuem cotilédones de reservas, a fotossíntese só ocorre após o desenvolvimento das primeiras folhas, já que estes geralmente não fotossintetizam, e enquanto isto não ocorre a plântula depende totalmente do conteúdo de reserva da semente (Kitajima 2002; Hanley et al. 2004). Por outro lado, cotilédones fotossintéticos conseguem apresentar altas taxas fotossintéticas logo após a sua completa expansão (Darbelley et al. 1997), o que pode ser uma vantagem em ambientes com alta luminosidade.

Neste contexto, os compostos de reserva de sementes desempenham um papel crucial durante o estabelecimento das plântulas, de maneira que são muito importantes estudos que analisam a composição química de reservas de sementes em relação as características ecológicas das espécies, pois os resultados destas pesquisas podem auxiliar na compreensão dos processos de regeneração das comunidades vegetais e em trabalhos de conservação, pois contribuirá para o conhecimento de mecanismos que mantem a diversidade de espécies arbóreas no Cerrado. No entanto, para espécies arbóreas do Cerrado, trabalhos assim ainda são escassos. A maioria dos estudos com sementes no Cerrado é voltado para a dispersão, germinação, quebra de dormência e resistência à altas temperaturas (Oliveira e Moreira 1992; Saboya e Borghetti 2012; Ribeiro et al. 2013; Fichino et al. 2016; Escobar et al 2018.).

Objetivo geral

Este estudo teve por objetivo analisar as reservas de carbono e nutrientes minerais de sementes anemocóricas e zoocóricas e sua influência no desenvolvimento inicial de plântulas de espécies arbóreas de savana (cerrado *sensu stricto*) e floresta (mata de galeria).

Objetivos específicos

- a) Medir o teor de massa seca das sementes de espécies arbóreas de savana e de floresta.

- b) Analisar os compostos de reservas de carbono (carboidratos não estruturais e lipídios), nitrogênio e nutrientes minerais (macro e micronutrientes) de sementes de espécies arbóreas de savana e de floresta
- c) Analisar o crescimento inicial e partição de biomassa de plântulas de savana e de floresta.
- d) Quantificar o conteúdo de carbono e nitrogênio das plântulas de savana e de floresta durante o desenvolvimento inicial em condições controladas.

Hipótese geral

Sementes anemocóricas de espécies de savana e de floresta, por serem mais leves, investem mais em reservas compactadas (lipídeos; maior energia por volume), como um mecanismo compensatório, enquanto sementes zoocóricas por serem maiores/menor massa, tem capacidade de armazenar maiores quantidades de carbono e nutrientes (macro e micronutrientes). Diferenças na quantidade de reservas das sementes podem afetar o desenvolvimento das plântulas, pois é sua principal fonte de energia e carbono durante o estágio inicial de crescimento. Assim sendo, plântulas de espécies floresta por terem sementes com maior massa, apresentam maior crescimento em altura, com cotilédones de reserva proeminentes e um maior desenvolvimento da parte aérea em detrimento do sistema subterrâneo. Em contraste, sementes de espécies de savana que por tem menor massa, produzem plântulas menores, com cotilédones foliáceos e um investimento prioritário de biomassa no sistema radicular, com concentrações mais altas de carbono e nitrogênio neste órgão.

Metodologia geral

As espécies foram selecionadas de famílias com maior representatividade nas formações florestais ou nas formações savânicas do Planalto Central, de acordo com a disponibilidade de indivíduos com frutos maduros (Tabela 1). Os frutos maduros foram coletados de um mínimo de três e um máximo de dez indivíduos de cada espécie, separados por uma distância mínima de pelo menos 50 m. A maioria das espécies foram coletadas em áreas de cerrado *sensu stricto* ou nas matas de galeria do Distrito Federal. As exceções foram *Parkia multijuga* Benth e *Parkia platycephala* Benth, cujos frutos foram coletados de indivíduos plantados na área urbana do Plano Piloto (Brasília, DF) e *Myracrodruon*

urundeuva Allemão, cujos frutos foram coletados em áreas de pastagem do entorno do Distrito Federal. Depois de coletados os frutos foram levados para o Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade de Brasília para que fosse feito o beneficiamento das sementes. Após serem beneficiadas as sementes destinadas às análises de reservas de carbono e nutrientes foram armazenadas em freezer -20°C, e as demais secas para avaliação da massa seca ou colocadas para germinar, a fim de se obter as plântulas para avaliação de crescimento.

As espécies foram organizadas quanto a família, síndrome de dispersão e local de ocorrência de acordo as informações obtidas na literatura (Silva Júnior 2005; Sano 2008; Silva Júnior e Pereira 2009; Kuhlmann 2012; Kuhlmann 2016). Todas as espécies são frequentes no Bioma do Cerrado, com exceção de *Parkia multijuga* Benth, que é típica das formações florestais da Amazônia, apesar de também ocorrer nas florestas semidecíduas do norte de Mato Grosso.

Para a redação dessa tese, procurou-se seguir as orientações das revistas às quais se pretende submeter os capítulos (capítulo um, Plant Biology e capítulo dois, Plant Ecology).

Tabela 1 Nome das espécies, famílias, local de ocorrência, savana (cerrado *sensu stricto*) ou floresta (Mata de Galeria) e síndromes de dispersão.

Espécies	Família	Fisionomia	Dispersão
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth	Fabaceae	Savana	Anemocórica
<i>Ferdinandusa elliptica</i> (Pohl) Pohl	Rubiaceae	Savana	Anemocórica
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	Floresta	Anemocórica
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart.	Calophyllaceae	Savana	Anemocórica
<i>Kielmeyera speciosa</i> A. St.-Hill	Calophyllaceae	Savana	Anemocórica
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae	Floresta	Anemocórica
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Fabaceae	Savana	Anemocórica
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm. ex Wille	Vochysiaceae	Floresta	Anemocórica
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	Savana	Anemocórica
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth.	Bignoniaceae	Savana	Anemocórica
<i>Triplaris americana</i> L.	Polygonaceae	Floresta	Anemocórica
<i>Vochysia pyramidalis</i> Mart.	Vochysiaceae	Floresta	Anemocórica
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae	Floresta	Zoocórica
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Moraceae	Savana	Zoocórica
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Fabaceae	Savana	Zoocórica
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Fabaceae	Floresta	Zoocórica
<i>Eugenia dysenterica</i> DC.	Myrtaceae	Savana	Zoocórica
<i>Inga cylindrica</i> (Vell.) Mart.	Fabaceae	Floresta	Zoocórica
<i>Myrcia fenzliana</i> O. Berg	Myrtaceae	Floresta	Zoocórica
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms.	Fabaceae	Floresta	Zoocórica
<i>Parkia multijuga</i> Benth.	Fabaceae	Floresta	Zoocórica
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	Fabaceae	Savana	Zoocórica
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Fabaceae	Savana	Zoocórica
<i>Sterculia striata</i> A. St.-Hil. & Naudin	Malvaceae	Floresta	Zoocórica

Referências

- Alkarawia HH, Al-Musaifer MA, Zotz G (2018) Phytate in seeds of wild plants. *Flora* 18:244–245
- Buckeridge MS (2004) Acúmulo de reservas. In: Ferreira AG, Borghetti F (ed) *Germinação: Do básico ao aplicado*. Artmed, Porto Alegre pp. 324
- Escobar DFE, Silveira FAO, Morellato LPC (2018) Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. *Annals of Botany* 121: 1197–1209
- Felfili JM, Silva-Junior MC (1992) Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil. In: Furley PA, Proctor J, Ratter JA. *Nature and Dynamics of Forest–Savanna Boundaries*. Chapman and Hall, London, Reino Unido, pp 393-415
- Felfili JM, Silva-Junior MC (1993) A comparative study of cerrado (*sensu stricto*) vegetation in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9:277-289
- Felfili, JM, Silva-Junior MC (2005) Diversidade alfa e beta no cerrado sensu strictu, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais e Bahia. In: *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Scariot A, Sousa-Silva JC, Felfili MJ (orgs). Ministério do Meio Ambiente, Brasília, pp 41-154
- Fenner M, Thompson K (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University, Cambridge
- Fichino BS, Dombroski JRG, Pivello VR, Fidelis A (2016) Does Fire Trigger Seed Germination in the Neotropical Savannas? Experimental Tests with Six Cerrado Species. *Biotropica* 48: 181–187
- Furley P (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223-241.
- Geiger EL, Gotsch SG, Damasco G, et al. (2011) Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science* 22:312–321

Goodland R, Ferri MG (1979) *Ecologia do Cerrado*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo

Goodland R, Pollard R (1973) The Brazilian cerrado vegetation: fertility gradient. *Journal of Ecology* 61:219-224

Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (2006) Life in the cerrado: a South American Tropical seasonal ecosystem. In: Origin, structure, dynamics and plant use. Reta Verlag, Ulm, Germany

Gutterman Y (1980) Influences on seed germinability: phenotypic maternal effects during seed maturation. *Israel Journal of Botany* 29: 105–117.

Hanley ME, Fenner M, Whibley H, Darvil B (2004) Early plant growth: identifying the end point of the seedling phase. *New Phytologist* 163:61–66

Haridasan M (1982) Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil* 65: 265-273

Haridasan M (1998) Solos de mata de galeria e nutrição mineral de espécies arbóreas em condições naturais. In: Ribeiro JF. *Cerrado: Matas de Galeria*. Embrapa-CPAC, Planaltina, Brasil, pp 19-28

Haridasan M (2001) Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the cerrados of Central Brazil. In: McClain ME, Victoria RL, Richey JE (eds). *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press, New York, USA, pp 68-83

Hayakawa T, Toma Y, Igaue I (1989) Purification e characterization of acid phosphatases with or without phytase activity from rice bran. *Agricultural and Biological Chemistry, Tokyo* 53:1475-1483

Hoffmann WA, Franco AC (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* 91:475-484

Hoffmann WA, Orthen B, Franco AC (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140:252-260

Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology* 19:932-940

Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, Carvalho MT, et al. (2009) Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90:1326-1337

Ibarra-Manriquez G, Ramos MM, Oyama K (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* 88:1801–1812

Kennedy PG, Hausmann NJ, Wenk EH, Dawson TE (2004) The importance of seed reserves for seedling performance: an integrated approach using morphological, physiological and stable isotope techniques. *Oecologia* 141:547–554

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

Kitajima K, Fenner M (2000) Seedling regeneration ecology. In: Fenner M (ed) *Seeds: ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edn. CAB International, Wallingford pp 331–360

Kitajima K (2002) Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology* 16: 433–444

Kuhlmann M (2012) *Frutos e Sementes do Cerrado atrativos para a fauna: guia de Campo*. Ed. Rede de Sementes do Cerrado, Brasil, Brasília, DF

Kuhlmann M (2016) *Estratégias de dispersão de sementes no Bioma Cerrado: Considerações Ecológica e Filogenéticas*. Tese de Doutorado, Brasília, DF

Oliveira PE, Gibbs PE (2000) Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195:311-329

Oliveira PE (2008) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, eds. *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltinam, Brazil, EMBRAPA-CPAC, pp 169–192

Oliveira PEAM, Moreira AG (1992) Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. *Revista brasileira de Botânica* 15:163-174

Oliveira-Filho AT, Shepherd GJ, Martins FR, Stubblebine, WH (1989) Environmental factors affecting physiognomic and floristic variation in an area of Cerrado in central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5: 413–431

Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York, pp 121-140

Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (eds) *Cerrado: Ecologia e Flora*, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Brasil, pp 151–212

Ribeiro JF, Bridgewater S, Ratter JA, Sousa-Silva JC (2005) Ocupação do Bioma Cerrado e conservação da sua diversidade vegetal. In: *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Scariot A, Sousa-Silva JC, Felfili JM (orgs). Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brasil, pp 383-399

Ribeiro LC, Pedrosa M, Borghetti F (2013) Heat shock effects on seed germination of five Brazilian savanna species. *Plant Biol* 15: 152–7

Ruggiero PGC, Pivello VR, Sparovek G, et al. (2006) Relação entre solo, vegetação e topografia em área de cerrado (Parque Estadual de Vassununga, SP): como se expressa em mapeamentos? *Acta Botanica Brasílica* 20: 383-394

Saboya P, Borghetti F (2012) Germination, initial growth, and biomass allocation in three native Cerrado species *Brazilian Journal of Botany* 35:129-135

Salazar A, Goldstein G, Franco AC, Miralles-Wilhelm F (2011). Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistence in soil seed-banks, control recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research* 21: 103–116.

Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (2008). *Cerrado: Ecologia e Flora*. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Planaltina, DF: Embrapa Cerrados

Sarmiento G (1992) A conceptual model relating environmental factors and vegetation formations in the lowlands of tropical South America. In: Furley PA, Proctor J, Ratter JA (eds), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman and Hall, London, UK, pp 583–603

Silva Júnior MC, Pereira BAS (2009) *+100 Árvores do Cerrado - Matas de Galeria: Guia de Campo*, 1st (eds), Brasília, Rede de Sementes do Cerrado

Silva Júnior MC (2012) *100 árvores do cerrado: sentido restrito: guia de campo*, 1st (eds) Brasília, Rede de Sementes do Cerrado

Silva, LCR, Sternberg L, Haridasan M, et al (2008) Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology* 14:2108–2118

Silva LCR, Hoffmann WA, Rossatto DR et al (2013) Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. *Plant and Soil* 373:829-842

Soriano D, Orozco-Segovia A, Marquez-Guzman J, et al. (2011) Seed reserve composition in nineteen tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Ann Bot* 107:939–951

Capítulo 1

Interactions between dispersal mode, carbon, macro- and micronutrient reserves in seeds of forest and savanna trees

RESUMO

As sementes apresentam grande variação no tamanho e no conteúdo das reservas armazenadas, o que pode estar relacionado as diferentes estratégias de dispersão das sementes e ao tipo de habitat em que ocorrem. Neste estudo, nós comparamos reservas de carbono e nutrientes de sementes de espécies arbóreas anemocóricas e zoocóricas do Cerrado do Brasil Central. Medimos a massa seca das sementes, lipídios, carboidratos não-estruturais (amido e açúcares solúveis totais), carbono e macro e micronutrientes em 12 espécies florestais e 13 espécies de savana, cada uma classificada como sementes dispersas pelo vento ou por animais. Em relação às espécies zoocóricas, as sementes de espécies anemocóricas foram mais leves e com maiores concentrações de C, P, Mg, Zn e Cu. Lipídeo foi a reserva predominante de carbono e energia para a maioria das espécies anemocóricas, evidenciando o papel crucial do empacotamento de carbono. Sementes zoocóricas foram menos restritas quanto ao tipo principal de reserva de carbono e dependendo da espécie, amido, lipídios ou açúcares solúveis foram a reserva de carbono predominante. A maioria dos macronutrientes correlacionou positivamente entre si e com Cu e B, sugerindo translocação e armazenamento coordenado de carbono e nutrientes entre as espécies. Portanto, nós apresentamos fortes evidências de que o modo de dispersão de sementes arbóreas nas savanas e florestas do Brasil Central está associado a variações específicas nos níveis de reservas de sementes e de carbono. Em contraste, não encontramos diferenças na massa de sementes e nos níveis de reservas de carbono e nutrientes minerais entre sementes de espécies arbóreas de floresta e de savana.

Palavras chave: Anemocoria, Cerrado, savana, reservas de sementes, Mata de galeria, zoocoria

ABSTRACT

Seeds show great variation in size and content of stored reserves, which can be related to different strategies of seed dispersal and the type of habitat in which they occur. Here we compare seed carbon and nutrient reserves of anemochorous and zoochorous trees from the Cerrado region of central Brazil.

- We measured seed dry mass, lipids, non-structural carbohydrates (starch and total soluble sugars), carbon, and macro- and micronutrients in 13 forest and 11 savanna species, each classified as having wind- or animal-dispersed seeds.

- Relative to zoochorous species, seeds of anemochorous species were lighter, and with higher concentrations of C, P, Mg, Zn and Cu. Lipids were the predominant carbon and energy reserve for most anemochorous species, underpinning a crucial role for carbon packaging. Zoochorous seeds were less constrained and, depending on the species, starch, lipids or soluble sugars could be the prevailing carbon reserve. Most macronutrients correlated positively with each other and with Cu and B, suggesting coordinated allocation and storage of carbon and nutrients across species.

- We provide strong evidence that seed dispersal mode in savanna and forest trees of Central Brazil is associated with specific variations in levels of seed mineral and carbon reserves. In contrast, we found no differences in seed mass and in the levels of carbon reserves and mineral nutrients between seeds from forest and savanna trees.

Keywords: Anemochory; Cerrado; savanna, gallery forest; seed reserves; zoochory.

1.1 Introduction

Seeds show great variation in size and in the content of stored reserves, which can be related to different strategies of seed dispersal and seedling establishment, influencing the recruitment of new individuals, regeneration, population dynamics and consequently the composition of the local vegetation (Matilla *et al.* 2005; Fenner & Thompson 2005; Salazar *et al.* 2011). The main reserves present in seeds are carbohydrates, lipids, nitrogen compounds and mineral nutrients (Kitajima, 2002; Kitajima & Myers 2008). Their relative proportions vary greatly depending on the species considered and the environmental conditions experienced by the mother plant (Roach & Wulff 1987; Soriano *et al.* 2011).

Following seed germination, initial seedling development depends partially or totally on the nutrient and carbon reserves of the seed until seedling photosynthesis can be effectively established (Kitajima, 2002; Kitajima & Myers 2008). The amount of reserves that can be effectively stored and made available to the growing seedling depends on the seed size, which is connected to the mode of dispersal. While the relationships of seed size to dispersal mode and seedling establishment strategies have been extensively investigated (Leishman *et al.* 2000; Moles & Westoby 2006), seed reserve composition in relation to ecological characteristics has been studied for a more limited number of species (Levin 1974; Ichie *et al.* 2001; Finkelstein & Grubb, 2002; Soriano *et al.* 2011; De Melo *et al.* 2015). Most studies of mineral nutrient composition of seeds concentrate on N and P (Lamont & Groom 2013; Bu *et al.*, 2018), focus on commercial or indigenous crops (Iwai *et al.* 2012; Sakai *et al.* 2015; Muthai *et al.* 2017; Etienne *et al.* 2018) or use model species such as *Arabidopsis thaliana* (Otegui *et al.* 2002; McDowell *et al.* 2013). Ecological studies integrating seed carbon, macro- and micronutrients reserves are less common, particularly on tropical tree

species (Grubb & Coomes 1997; Grubb & Burslem 1998) or are largely geared towards seeds as a nutrient source for animals (Parolin *et al.* 2010; Darosci *et al.* 2017).

Here we focus on carbon and mineral nutrient reserves in anemochorous and zoochorous seeds of forest and savanna trees of the Cerrado of Central Brazil. Anemochory and zoochory are the predominant dispersal modes in trees of those ecosystems and with a high potential for long-distance dispersal (Kuhlmann & Ribeiro 2016). Because they are wind-dispersed, we expected that anemochorous seeds would be lighter than zoochorous seeds, but with a greater proportion of lipid reserves as a compensatory mechanism (more energy/volume), since it allows greater packaging of energy. This compact store of carbon and energy has advantages in terms of maximizing dispersal distance, and also in terms of provisioning for early seedling growth (Finkelstein & Grubb 2002). We extended this reasoning to nutrient reserves by hypothesizing that anemochorous seeds would have higher concentrations of macro and micronutrients. In addition to mode of dispersal, we expected that the type of vegetation (forest or savanna) would influence seed size and content of reserves as well. Because of the higher shading levels and nutrient-richer soils in forests compared with surrounding savannas (Hoffmann *et al.* 2009; Veenendaal *et al.* 2015), we predicted that forest trees would invest preferentially in seeds of larger size and rich in carbon reserves. In contrast, carbon would not be a limiting factor in open nutrient-poor savanna habitats and savanna trees would be expected to produce smaller seeds enriched with mineral nutrients. We also explored bivariate relationships between the different reserve types (total soluble sugars, starch and lipids) and between macro- and micronutrients as indicators of tradeoffs and constraints.

1.2 Materials and methods

Cerrado of central Brazil

This study was performed in the Cerrado region of Central Brazil. The vegetation is predominantly savanna, comprising a dynamic mixture of trees and grasses while gallery forests occur as corridors along streams and rivers (Oliveira-Filho and Ratter, 2002). These two vegetation types differ not only in vegetation structure, but also in their species composition and soil characteristics with higher nutrient availability in gallery forests (Felfili & Silva Junior 1992; Hoffmann *et al.* 2009). The Cerrado vegetation originally covered nearly 2,000,000 km² and was identified as one of the globally significant biodiversity hotspots (Myers *et al.* 2000). One of the main characteristics of the Cerrado region is the strong climatic seasonality, with a well defined winter drought period from May to September (Oliveira-Filho & Ratter, 2002). Intense and rapid surface fires are common in the savanna environments during the dry period sharpening savanna-forest boundaries (Hoffmann *et al.* 2009).

Seed collection

Most seeds were collected from different savanna physiognomies and gallery forests in the Federal District, which is located in the center of the Brazilian Cerrado, being delimited by the parallels 15°30' and 16°03' S and meridians 47°25' and 48°12' W. The Federal District covers an area of 5810 km² with mean elevation of 1100m. The only exceptions were seeds of *Parkia multijuga* and *P. platycephala*, that were collected from planted individuals in the city of Brasília and seeds of *Myracrodruon urundeuva* Allemão that were from remnant individuals thriving in pastures established after the removal of dry forest vegetation. Average annual precipitation ranges from 1400 to 1600 mm with a pronounced dry season from April to September. June, July, and August are often rainless. Annual minimum, mean and maximum temperatures range from 16 to 17 °C, 21 to 22 °C and 27 to 28 °C, respectively (Silva *et al.*, 2008).

Plant material

The species were selected from families well-represented in gallery or dry forests and savannas of the Cerrado region according to the availability of individuals with mature fruits (Silva Júnior & Pereira 2009; Silva Júnior 2012). The only exceptions were *Parkia multijuga* that is typical of Amazonian evergreen and semideciduous forests. Mature fruits were collected from a minimum of three and a maximum of ten individuals of each species, with individuals of a given species at least 50 m apart. Species were classified as typical of savanna or forest, according to Silva Júnior & Pereira (2009) and Silva Júnior (2012). The collected seeds were taken to the Laboratory of Plant Ecophysiology of the University of Brasília and kept frozen until analysis. Seeds of each species were thoroughly mixed together in a single lot to obtain compound samples. A total of 24 species was sampled (Table 1)

Seed dry mass

Six batches of eight (*Eugenia dysenterica* and *Brosimum gaudichaudii*) or ten (all other species) whole seeds per species were dried in a closed circulation oven at 70 °C for 72h then weighed on a 0.0001 g precision scale to obtain seed dry mass.

Carbon, macro- and micronutrient reserves in seeds

For the analysis of seed reserves, the seeds were lyophilized until constant mass was reached (minimum of 72 h), the seed coat was removed manually, subsequently ground to powder in a knife mill (MDR302, Di Grano) following by storage at -20°C until assayed for lipids, non-structural carbohydrates (starch and total soluble sugars), macro- and micronutrients. Total lipids were quantified by adapting the methods proposed by Methereel *et al.* (2009) and Ramadan *et al.* (2009), where a 50 mg sample was subjected to three extractions with 2 mL of hexane by ultrasound for 15 min. The supernatant was collected and air dried in a laminar flow hood for 48 h to evaporate the solvent. The total amount of

lipids was estimated by using a precision balance sensitive to 0.0001 g. Starch was analysed by the enzymatic method described by do Amaral *et al.* (2007), using the thermostable α -amylase (EC 3.2.1.1) enzyme of *Bacillus licheniformis* (product code E-ANAAM, MEGAZYME, Ireland) and the amyloglucosidase (EC 3.2.1.3) of *Aspergillus niger* (product code E-AMGPU, MEGAZYME, Ireland). Soluble sugars were extracted in 80 % ethanol by the phenol–sulfuric acid method of Dubois *et al.* (1956).

Carbon and nitrogen concentrations in seeds were determined by the ultra-combustion method on a LECO 628 analyzer (Leco Corporation, St. Joseph, MI). All other macronutrients and micronutrients were determined at the Viçosa Soil Analysis Laboratory, Minas Gerais, Brazil. Calcium, magnesium, iron, manganese, zinc and copper were extracted by nitroperchloric digestion, followed by determination by atomic absorption spectrophotometry (Varian Mod. Spect. A 20). Phosphorus and sulphur were extracted by nitroperchloric digestion, followed by determination by spectrophotometer determination (CELM Mod. E 225 D). Potassium was extracted by nitroperchloric digestion, followed by photometric determination with flame emission (Micronal Mod. B 462). Boron was extracted in a muffle furnace at 600°C, followed by spectrophotometer determination (CELM Mod. E 225 D) at wavelength 420 nm, using azomethine H. Chlorine was determined by titration with silver nitrate using potassium chromate as indicator. We were not able to collect enough material to determine macro- and micronutrient seed concentrations in two species, *Q. dichotoma* and *V. pyramidalis*.

Statistical analyses

Data on seed dry mass, total soluble sugars (AST), lipids, starch, macro- and micronutrients were first submitted to the Shapiro-Wilk test to verify normality of the data and the Bartlett's test for homogeneity of variances (Quinn and Keough, 2002). The data for

seed reserves and nutrient concentrations were $\log_{10}(x + 1)$ transformed while seed dry mass was $\log_{10}(x)$ transformed to restore normality and homogeneity of variances. In the case of starch, we were able to restore the homogeneity of variances with $\log_{10}(x + 1)$ transformation but we could not restore normality with any transformation we tested. We used a two-way ANOVA to test for differences between physiognomy type (savanna vs. forest) and dispersal mode (anemochory vs zoochory) on seed dry mass. We used multivariate analysis of variance (MANOVA) subsequently decomposed into two-way ANOVAs, to test for differences between physiognomy type and dispersal mode in relation to seed carbon reserves and nutrient concentrations. Spearman's test was used to verify the significance of the bivariate correlations between different reserve types (total soluble sugars, starch and lipids) and between macro- and micronutrients. All analyzes were performed using software R version 3.4.2 (R Development CoreTeam 2017). For all tests differences were considered significant at $P \leq 0.05$.

1.3 Results

Seed mass

Seed dry mass showed great variation among species, from 5.62 to 2892.75 mg (Table 1).

Table 1. Name of species, families, type of physiognomy, mode of dispersal and dry mass of the seed of tree species of Cerrado of Central Brazil (average \pm SE).

Species	Family	Physiognomy	Dispersal	Dry mass (mg)
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Fabaceae	Savanna	Anemochorous	68.53 \pm 1.62
<i>Ferdinandusa elliptica</i> (Pohl) Pohl	Rubiaceae	Savanna	Anemochorous	5.62 \pm 0.18
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	Forest	Anemochorous	52.20 \pm 2.36
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart.	Calophyllaceae	Savanna	Anemochorous	111.03 \pm 3.84
<i>Kielmeyera speciosa</i> A. St.-Hill	Calophyllaceae	Savanna	Anemochorous	123.15 \pm 0.80
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae	Forest	Anemochorous	17.78 \pm 0.43
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Fabaceae	Savanna	Anemochorous	54.47 \pm 1.08
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm. ex Wille	Vochysiaceae	Forest	Anemochorous	10.18 \pm 0.28
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	Savanna	Anemochorous	139.32 \pm 2.33
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth.	Bignoniaceae	Savanna	Anemochorous	178.93 \pm 4.82
<i>Triplaris americana</i> L.	Polygonaceae	Forest	Anemochorous	32.27 \pm 0.45
<i>Vochysia pyramidalis</i> Mart.	Vochysiaceae	Forest	Anemochorous	20.01 \pm 0.19
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae	Forest	Zoochorous	20.26 \pm 0.76
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Moraceae	Savanna	Zoochorous	601.75 \pm 28.47
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Fabaceae	Savanna	Zoochorous	1308.97 \pm 19.66
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Fabaceae	Forest	Zoochorous	755.17 \pm 14.35
<i>Eugenia dysenterica</i> DC.	Myrtaceae	Savanna	Zoochorous	488.02 \pm 11.13
<i>Inga cylindrica</i> (Vell.) Mart.	Fabaceae	Forest	Zoochorous	531.21 \pm 10.01
<i>Myrcia fenzliana</i> O. Berg	Myrtaceae	Forest	Zoochorous	31.10 \pm 0.86
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms.	Fabaceae	Forest	Zoochorous	546.10 \pm 12.80
<i>Parkia multijuga</i> Benth.	Fabaceae	Forest	Zoochorous	2892.75 \pm 16.05
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	Fabaceae	Savanna	Zoochorous	75.39 \pm 1.76
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Fabaceae	Savanna	Zoochorous	69.43 \pm 0.86
<i>Sterculia striata</i> A. St.-Hil. & Naudin	Malvaceae	Forest	Zoochorous	1543.42 \pm 45.13

However, when grouped by physiognomy type (savanna vs. forest) and mode of dispersal (anemochorous vs. zoochorous seeds), only mode of dispersal influenced seed dry mass (Table 2). Anemochorous seeds were significantly lighter (lower dry mass), than zoochorous seeds. Seed mass for anemochorous species ranged from 5.62 to 178.93 mg while in zoochorous seeds was from 20.26 to 2892.75 mg (Table 1). There was no interaction between vegetation type and mode of dispersal.

Table 2. Results of the two-way analysis of variance on the influence of dispersal mode and type of vegetation on seed dry mass of savanna and forest trees of the Cerrado region. Significant differences at $P \leq 0.05$, in bold.

Source of variation	<i>Df</i>	<i>F value</i>	<i>P value</i>
Dispersal mode	1	17.734	0.002
Vegetation type	1	1.811	0.193
Dispersal mode x vegetation type	1	3.069	0.095
Residuals	20		

Seed macro- and micronutrient reserves

Despite the large variation among species (Supplementary Data Table S1), the results of the multivariate analysis revealed that dispersal mode had a significant effect on seed concentration of macro- and micronutrients, but not vegetation type (Table 3). When analyzing each element individually, anemochorous seeds had significantly higher concentrations of C, P, Mg, Zn and Cu than zoochorous seeds (Fig. 1; Supplementary Data Table S2).

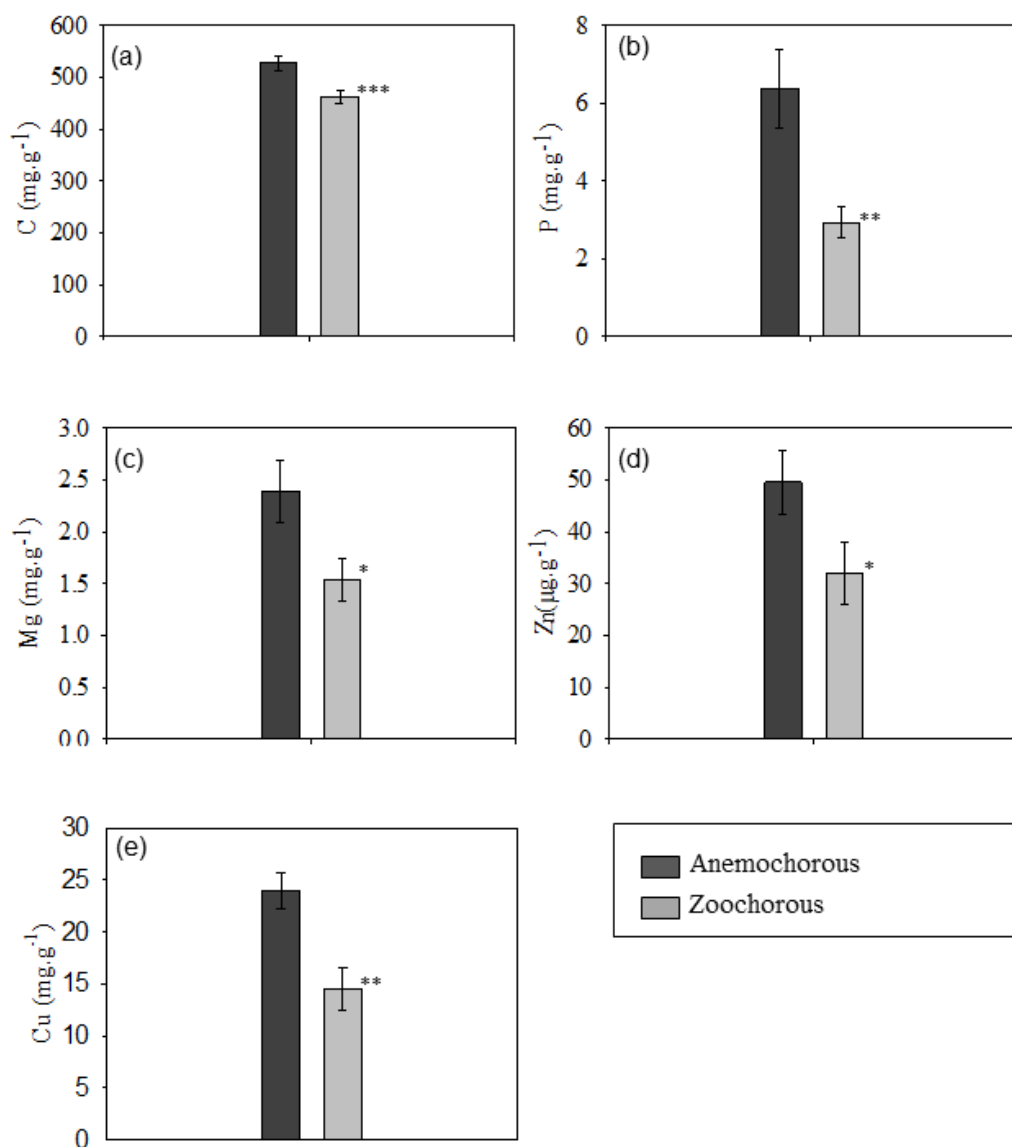


Fig. 1. Carbon and mineral nutrient concentrations in seeds of anemochorous and zoochorous trees from the Cerrado region. (A) Carbon. (B) Phosphorus. (C) Magnesium. (D) Zinc. (E) Copper. Bars are means \pm standard errors; n=10 for anemochorous species and 12 for zoochorous species. ***P \leq 0.001; **P \leq 0.01; *P \leq 0.05.

Table 3. Multivariate analysis of variance for the effects of dispersal mode and vegetation type on mineral nutrient concentrations in seeds of savanna and forest tree species. Significant differences at $P \leq 0.05$, in bold.

Source of variation	Df	<i>F value</i>	<i>P value</i>
Dispersal mode	1	6.235	0.017
Vegetation type	1	1.305	0.390
Dispersal mode x vegetation type	1	0.539	0.835
Residuals	18		

Spearman's correlation, analysis indicated many significant positive correlations between macro- and micronutrients (Table 4). Nitrogen correlated with all macro- and micronutrients, except for Ca, Mn and Cl. P and Mg correlated with each other and with C, N, K, S, Zn, Cu and B. Calcium correlated only with S among the macronutrients and with Fe, Mn and B among the micronutrients. Despite not correlating with each other, B and Cu correlated with most macro- and micronutrients. However, they showed some differences regarding the macro- and micronutrients they associated with. Cu correlated with C, N, P, K, Mg, S, Zn while B correlated with N, P, Ca, Mg, S, Fe, Mn (Table 4). Cl was the element that showed the least number of correlations, only with C. No significant correlation was found between seed mass and any of the macro- and micronutrients concentrations.

Table 4. Spearman's correlation coefficients and P-values for bi-variate relations between seed concentrations of macro- and micronutrients for savanna and forest trees. Significant correlations at $P \leq 0.05$, in bold.

	N	P	K	Ca	Mg	S	Zn	Fe	Mn	Cu	B	Cl
C	0.430 0.046	0.751 0.000	0.340 0.121	0.232 0.296	0.689 0.000	0.509 0.015	0.700 0.000	0.024 0.912	0.098 0.663	0.585 0.004	0.364 0.095	-0.415 0.034
N		0.727 0.000	0.533 0.010	0.283 0.240	0.674 0.000	0.693 0.000	0.417 0.053	0.452 0.034	0.212 0.342	0.514 0.014	0.468 0.027	0.152 0.498
P			0.542 0.000	0.356 0.103	0.896 0.000	0.671 0.000	0.730 0.000	0.339 0.122	0.076 0.733	0.717 0.000	0.424 0.048	-0.164 0.463
K				0.000 0.997	0.464 0.029	0.173 0.300	0.403 0.062	-0.110 0.625	0.112 0.617	0.428 0.046	0.321 0.225	0.366 0.093
Ca					0.397 0.066	0.505 0.016	0.107 0.632	0.472 0.025	0.480 0.023	0.268 0.226	0.649 0.001	-0.151 0.502
Mg						0.648 0.001	0.709 0.001	0.386 0.075	0.222 0.319	0.614 0.002	0.548 0.008	-0.19 0.395
S							0.337 0.125	0.349 0.110	0.030 0.891	0.556 0.007	0.578 0.004	-0.053 0.811
Zn								0.203 0.363	0.146 0.515	0.571 0.005	0.263 0.235	-0.373 0.086
Fe									0.419 0.052	0.313 0.155	0.434 0.043	-0.273 0.217
Mn										-0.048 0.830	0.434 0.043	-0.179 0.423
Cu											0.407 0.059	-0.116 0.604
B												0.077 0.731

Seed carbon reserves

Species showed large variation in the amount of lipid and carbohydrate reserves (total soluble sugars and starch) in the seeds (Supplementary Data Table S3). A significant association was found between seed carbon reserves and seed dispersal strategies, but not with vegetation type (Table 5).

Table 5. Multivariate analysis of variance for the effects of dispersal mode and vegetation type in relation to concentration of carbon reserves (lipids, total soluble sugars, starch) in seeds of Cerrado tree species. Significant differences at $P \leq 0.05$, in bold.

Source of variation	<i>Df</i>	<i>F value</i>	<i>P value</i>
Dispersal mode	1	5.543	0.007
Vegetation type	1	1.254	0.320
Dispersal mode x vegetation type	1	0.988	0.420
Residuals	20		

Anemochorous seeds had higher concentrations of carbon reserves, particularly of lipids. On average, lipid concentrations in anemochorous seeds were double of what was measured in zoochorous seeds (Fig. 2). Only one anemochorous species (*Triplaris americana*) had lipid concentrations that were lower than 100 mg g^{-1} on a dry mass basis.

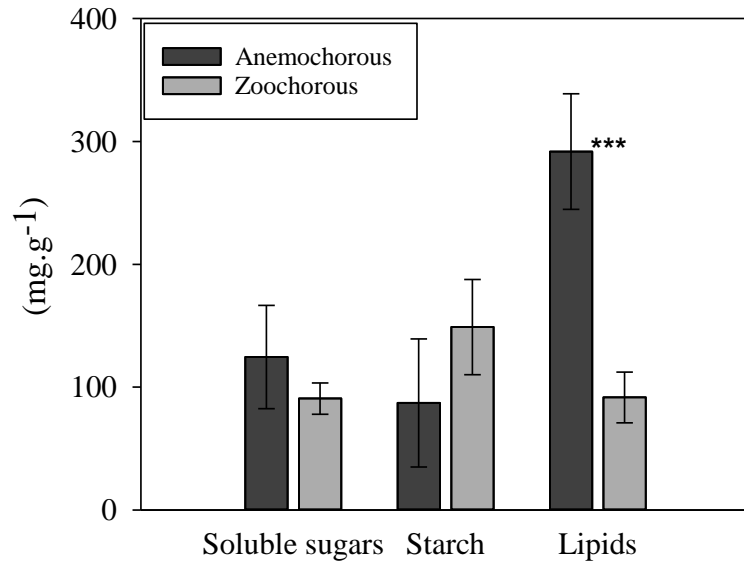


Fig. 2. Carbon (soluble sugars, starch and lipids) reserves in seeds of anemochorous and zoochorous species. Bars are means \pm standard errors; $n=10$ for anemochorous species and 12 for zoochorous species. *** $P \leq 0.05$.

Correlation analyses showed that the starch concentration dropped rapidly as the lipid concentration increased (Fig. 3; supplementary Data Table S4). In contrast, carbon and lipid concentrations were positively correlated (Fig. 4; Supplementary Data Table S4). Changes in seed mass across species were not associated with the concentration of soluble sugars, starch or lipids. Changes in seed mass across species were not associated with the concentration of soluble sugars, starch or lipids.

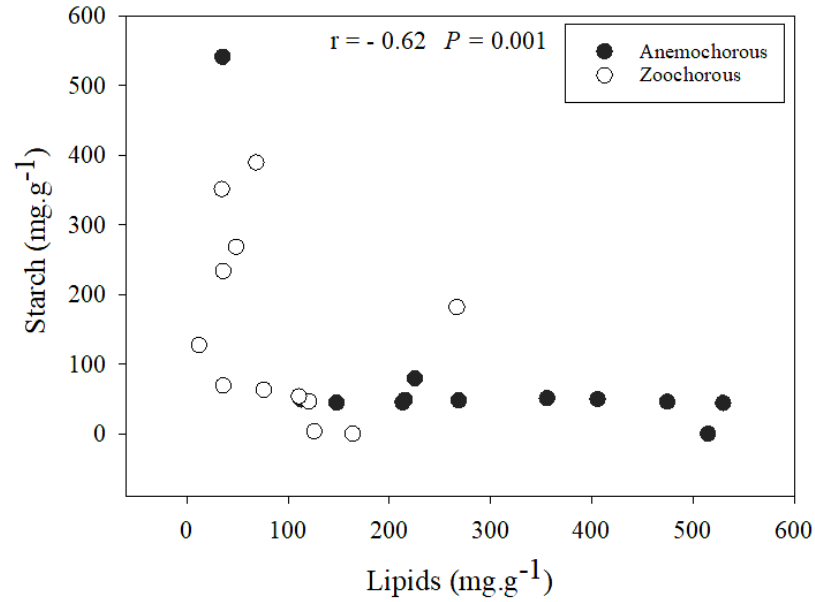


Fig. 3. Relationship between lipid and starch concentrations in seeds of anemochorous and zoochorous species. Spearman's correlation coefficients and P-values are depicted on the figure.

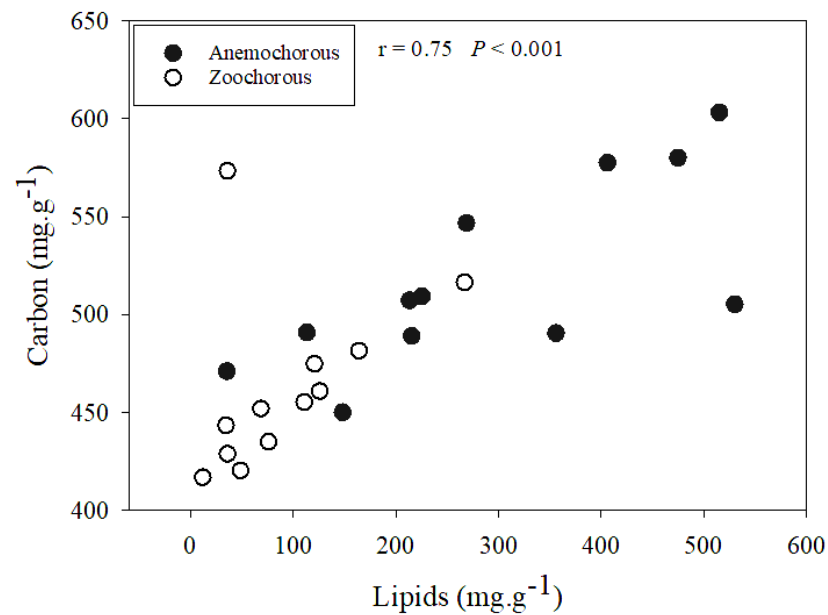


Fig. 4. Relationship between lipid and carbon concentrations in seeds of anemochorous and zoochorous species. Spearman's correlation coefficients and P-values are depicted on the figure.

1.4 Discussion

In agreement with our expectations, anemochorous species had seeds richer in nutrients than zoochorous seeds with higher concentrations of P, Mg, Zn and Cu. Seed mineral nutrient reserves are essential for the seedling, supplying its nutritional needs during the initial stage of growth and establishment in the environment (Stock *et al.* 1990), especially in environments where soil nutrient resources are limited, as is the case with the savannas of Central Brazil (Haridasan 2001). This would be particularly important for anemochorous seeds that are more constrained by the size (mass) that the seed can achieve without impairing its ability to be wind-dispersed.

Seed reserves of carbohydrate and lipids were also linked to the dispersal mode. In general, anemochorous species had seeds that were rich in lipids, which are high-energy compacted reserves. This allows not only greater packaging of energy but also of carbon units as revealed by the higher concentrations of carbon measured in anemochorous seeds and the tight positive correlation between carbon and lipid concentrations. While carbon packaging seemed to play a major role in anemochorous seeds, zoochorous seeds were much less constrained in this aspect. Depending on the species, starch, lipids or soluble sugars was the predominant seed carbon reserve. However, the significant negative correlation between lipid and starch with a rapid drop in starch concentrations as lipid concentrations increased, suggests a tight tradeoff between starch and lipid as seed carbon reserves.

As expected, anemochorous seeds had a lower mass than zoochorous seeds. Seed dispersal mode is often associated with vegetation structure. Lighter seeds confer greater advantage in open environments by providing greater transport distances by wind (Eriksson & Jakobsson 1999). Small seeds can also be more easily buried, lowering the rate of predation (Fenner & Thompson, 2005), and can remain viable for longer period in the soil (Baskin &

Baskin 2014). Animal dispersal becomes more efficient for heavier seeds by allowing them to be carried away from their place of origin particularly in more closed environments, such as forest formations (Eriksson 2008).

The larger seed size of zoochorous species allows for an ample nutrient reserve necessary for seedling establishment in closed vegetation types (Hewitt 1998). Despite the lack of difference in seed mass and contents of seed reserves between savanna and forest species in our study, zoochory is the predominant mode of dispersal for trees in the forests of Central Brazil (Pinheiro & Ribeiro 2001; Andrade *et al.* 2002; Fontes & Walter 2011; Kuhlmann & Ribeiro 2016). Zoochory still predominates among trees in savanna environments, although the proportion of anemochorous species is higher than in forest environments. In the most complete study of dispersal syndromes for the Flora of Central Brazil, which included 544 tree species, Kuhlmann & Ribeiro (2016) reported that seeds from 73% of the forest tree species were dispersed by animals while only 23% of the tree species were wind-dispersed. In savannas the proportion of zoochorous species decreased to 64% while the proportion of anemochorous species increased to 34%.

On the other hand, fire-prone, nutrient-and water-limited savanna environments are subjected to conflicting selective pressures that may be acting to favor zoochorous trees that can achieve higher seed mass. For instance, higher-mass seeds better survived than lower-mass seeds, following exposure to heat shock on seeds of 17 common Cerrado tree species (Ribeiro *et al.* 2015). Large size seeds can store more carbon and other nutrients, which can be essential in nutrient-and water-limited environments enhancing seedling survival in the dry period (Groom & Lamont 2010; Lamont & Groom, 2013). Size constraints do impose a limit on the total amount of nutrients that can be stored in a wind-dispersed seed so that the

seed still remains buoyant, despite being able to achieve higher concentrations of carbon and minerals than zoochorous seeds as shown here.

Most macronutrients positively correlated with each other and with Cu and Zn, that suggests coordinated processes of remobilization and translocation and in controlling the storage of these minerals in seeds of these species. Most of the phosphorus in seeds is stored in the form of phytic acid (Lott *et al.* 1995; Raboy 2009). Phytic acid acts as a strong chelator of metal cations and binds them to form phytate. Whether all storage metal elements can bind equally to phytate is yet not known, although most are reported to occur in seeds in the form of phytate salts (Raboy 2009). Phytate accumulates within single-membrane storage organelles referred to as protein bodies. This close association of phytate with proteins might explain the strong correlation between N and most of the other nutrients that we measured. Calcium was the most notable exception to this pattern. Although calcium can bind to phytate to a certain extent (Lott *et al.* 1995), the cell wall is the main reservoir for Ca^{2+} (Hepler 2005). Further work is clearly needed on the regulatory mechanisms behind the mobilization and translocation of nutrients to seeds and on the role of phytates as storage compounds in these species.

In conclusion, despite anemochorous seeds being able of greater packaging of energy and nutrients, zoochorous seeds can achieve larger sizes and potentially store more carbon and other nutrients than the size-constrained anemochorous seeds. A large supply of carbon and other nutrients following seed germination might be essential to ensure tree seedling establishment in fire-prone, nutrient-poor, water-limited savannas or in the light-limited forests that intertwine with savannas in Central Brazil, consistent with the predominance of zoochorous tree species in both vegetation types.

1.5 Literature cited

Amaral L.I.V., Gaspar M., Costa P.F., Aidar M.P.M., Buckeridge M.S. (2007) Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea*, **34**, 425-431.

Andrade L.A.Z., Felfili J.M., Violatti L. (2002) Fitossociologia de uma área de cerrado denso na RECOR-IBGE, Brasília-DF. *Acta Botanica Brasilica*, **16**, 225–240.

Baskin C.C., Baskin J.M. (2014) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, 2nd edn. Academic Press, San Diego, USA: 1600 pp.

Bu H.-Y., Jia P., Qi W., Liu K., Xu D.-H., Ge, W.-J., Wang X.-J. (2018) The effects of phylogeny, life-history traits and altitude on the carbon, nitrogen, and phosphorus contents of seeds across 203 species from an alpine meadow. *Plant Ecology*, **219**, 737–748.

Darosci A.A.B., Bruna E.M., Motta-Junior J.C., Ferreira C. da S., Blake J.G., Munhoz C.B.R. (2017) Seasonality, diaspore traits and the structure of plant-frugivore networks in Neotropical savanna forest. *Acta Oecologica*, **84**, 15–22.

De Melo R.B., Franco A.C., Silva C.O., Piedade M.T.F., Ferreira C.S. (2015) Seed germination and seedling development in response to submergence in tree species of the Central Amazonian floodplains. *AoB PLANTS*, **7**, plv041, doi:10.1093/aobpla/plv041

Dubois M., Gilles A., Hamilton J.K., Rebers P.A., Smith F. (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, **28**, 350–355.

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

Eriksson O., Jakobsson A. (1999) Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology*, **13**, 411-423.

Etienne P., Diquelou S., Prudent M., Salon C., Maillard A., Ourry A. (2018) Macro and micronutrient storage in plants and their remobilization when facing scarcity: The case of drought. *Agriculture* **8**, 14. doi:10.3390/agriculture8010014

Felfili J.M., Silva Junior M.C. (1992) Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Agua Limpa, Federal District, Brazil. In: Furley P.A., Procter J., Ratter J.A (Eds), *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. Chapman and Hall, London, UK: 393–415.

Fenner M., Thompson K. (2005) *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 260 pp.

Finkelstein S., Grubb P.J. (2002) Lipid concentration in the embryo-endosperm fraction of seed of Australian tropical lowland rainforest tree: relevance to defence and dispersal. *Seed Science Research*, **12**, 173–180.

Fontes C.G., Walter B.M.T. (2011) Dinâmica do componente arbóreo de uma mata de galeria inundável (Brasília, Distrito Federal) em um período de oito anos. *Brazilian Journal of Botany*, **34**, 145–158.

Groom P.K., Lamont B.B. (2010) Phosphorus accumulation in Proteaceae seeds: a synthesis. *Plant and Soil* **334**, 61–72.

Grubb P.J., Coomes D.A. (1997) Seed mass and nutrient content in nutrient-starved tropical rainforest in Venezuela. *Seed Science Research*, **7**, 269–280.

Grubb P.J., Burslem D.F.R.P. (1998) Mineral nutrient concentrations as a function of seed size within seed crops: implications for competition among seedlings and defence against herbivory. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 177–185.

Haridasan M. (2001) Nutrient cycling as a Function of Landscape and Biotic Characteristics in the Cerrados of Central Brazil. In: McClain M.E., Victoria R.L., Richey J.E. (Eds), *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*. Oxford University Press, New York, USA: 68-83.

Hepler P.K. (2005) Calcium: A central regulator of plant growth and development. *The Plant Cell*, **17**, 2142–2155.

Hewitt N. (1998) Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, **114**, 432–440.

Hoffmann W.A., Adasme R., Haridasan M., de Carvalho M.T., Geiger E.L., Pereira M.A.B., Gotsch S.G., Franco A.C. (2009) Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, **90**, 1326–1337.

Ichie T., Ninomiya I., Ogino K. (2001) Utilization of seed reserves during germination and early seedling growth by *Dryobalanops lanceolata* (Dipterocarpaceae). *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 371–378.

Iwai T., Takahashi M., Oda K., Terada Y., Yoshida K.T. (2012) Dynamic changes in the distribution of minerals in relation to phytic acid accumulation during rice seed development. *Plant Physiology*, **160**, 2007–2014.

Kitajima K. (2002) Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology*, **16**, 433–444.

Kitajima K., Myers J.A. (2008) Seedling ecophysiology: Strategies toward Achievement of Positive Net Carbon Balance. In: Leck M.A., Parker V.T., Simpson R.L. (Eds) *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 172-188.

Kuhlmann M., Ribeiro J.F. (2016) Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica*, **30**, 271–282.

Lamont B.B., Groom P.K. (2013) Seeds as a source of carbon, nitrogen, and phosphorus for seedling establishment in temperate regions: A Synthesis. *American Journal of Plant Sciences* **4**, 30–40. doi:10.4236/ajps.2013.45A005.

Leishman M.R., Wright I.J., Moles A.T., Westoby M. (2000) The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M. (Ed), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edn. CABI Publishing, Wallingford, UK: 31-57.

Levin D.A. (1974) The oil content of seeds: an ecological perspective. *American Naturalist*, **108**, 193–206.

Lott J.N.A., Greenwood J.S, Batten G.D. (1995) Mechanisms and regulation of mineral nutrient storage during seed development. In: Kigel J., Galili G. (Eds), *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, New York, USA: 215-235.

Matilla A., Gallardo M., Puga-Hermida M.I. (2005) Structural, physiological and molecular aspects of heterogeneity in seeds: a review. *Seed Science Research*, **15**, 63–76.

McDowell S.C., Akmajian G., Sladek C., Mendoza-Cozatl D., Morrissey J.B., Saini N., Mittler R., Baxter I., Salt, D.E., Ward J.M., Schroeder J.I., Guerinot M.L., Harper J.F. (2013) Elemental concentrations in the seed of mutants and natural variants of *Arabidopsis thaliana* grown under varying soil conditions. *PLoS ONE*, **8**, e63014. doi:10.1371/journal.pone.0063014.

Metherel A.H., Taha A.Y., Hamidzadi S.K.D. (2009) The application ultra sound energy to increase lipid extraction throughput of solid matrix samples (flaxseed). *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*, **81**, 417–423.

Moles A.T., Westoby M. (2006) Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, **113**, 91–105.

Muthai K.U., Karori M.S., Muchugi A., Indieka A.S., Dembele C., Mng'omba S., Jamnadass R. (2017) Nutritional variation in baobab (*Adansonia digitata* L.) fruit pulp and seeds based on Africa geographical regions. *Food Science and Nutrition*, **5**, 1116–1129.

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A., Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.

Oliveira-Filho A.T., Ratter JA. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In: Oliveira P.S, Marquis R.J. (Eds), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York, USA: 91-120.

Otegui M.S., Capp R., Staehelin L.A. (2002) Developing seeds of Arabidopsis store different minerals in two types of vacuoles and in the endoplasmic reticulum. *The Plant Cell*, **14**, 1311–1327.

Parolin P., Waldhoff D., Piedade M.T.F. (2010) Fruit and seed chemistry, biomass and dispersal. In: Junk W.J., Piedade M.T.F., Wittmann F., Schöngart J., Parolin P. (Eds), *Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management*. Springer, Dordrecht, Netherlands: 243-258.

Pinheiro F., Ribeiro J.F. (2001) Síndromes de dispersão de sementes em Matas de Galeria do Distrito Federal. In: Ribeiro JF, Fonseca CEL, Sousa-Silva JC, eds. *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria*. Embrapa Cerrados, Planaltina, Brazil: 335-375.

Quinn G.P., Keough M.J. (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press Cambridge, UK: 537 pp.

Raboy V. (2009) Approaches and challenges to engineering seed phytate and total phosphorus. *Plant Science*, **177**, 281–296.

Ramadan M.F., Kinni S.G., Rajana Y.N., Seetharan Y.N., Seshagiri M., Mörsel, J.T.M. (2009) Fatty acids, bioactive lipids and radical scavenging activity of *Celastrus paniculatus* Willd. seed oil. *Scientia Horticulturae*, **123**,: 104–109.

Ribeiro L.C., Barbosa E.R.M., Van Langevelde F., Borghetti F., Morgan J. (2015) The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 1102-1111.

Roach D.A., Wulff R.D. (1987) Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 209-235.

Salazar A., Goldstein G., Franco A.C., Miralles-Wilhelm F. (2011) Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-banks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research*, **21**, 103–116.

Sakai H., Iwai T., Matsubara C., Usuib Y., Okamura M., Yatou O., Terada Y., Aoki N., Nishida S., Yoshida K.T. (2015) A decrease in phytic acid content substantially affects the distribution of mineral elements within rice seeds. *Plant Science*, **238**, 170–177.

Silva F.D., Assad E.D., Evangelista B.A. (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In: Sano S.M., Almeida S.P., Ribeiro J.F. (Eds). *Cerrado: Ecologia e Flora*. Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, Brazil: 71-88.

Silva Júnior M.C. (2012) *100 Árvores do Cerrado Sentido Restrito: Guia de Campo*. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília, Brazil: 303 pp.

Silva Júnior M.C., Pereira B.A.S. (2009) *+100 Árvores do Cerrado - Matas de Galeria: Guia de Campo*. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília, Brazil: 288 pp.

Soriano D., Orozco-Segovia A., Márquez-Guzmán J., Kitajima K., Buen A.G., 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**, 939 – 951.

Stock W.D., Pate J.S., Delfs J. (1990) Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of the Proteaceae. *Journal of Ecology*, **78**, 1005-1020.

Veenendaal E.M., Torello-Raventos M., Feldpausch T.R., Domingues T.F., Gerard F., Schrodte F., Saiz G., Quesada C.A., Djagbletey G., Ford A., Kemp J., Marimon B.S., Marimon-Junior B.H., Lenza E., Ratter J.A., Maracahipes L., Sasaki D., Sonké B., Zapfack L., Villarreal D., Schwarz M., Ishida F.Y., Gilpin M., Nardoto G.B., Affum-Baffoe K., Arroyo L., Bloomfield K., Ceca G., Campaore H., Davies K., Diallo A., Fyllas N.M., Gignoux J., Hien F., Johnson M., Mougou E., Hiernaux P., Killeen T., Metcalfe D., Niranda H.S., Steininger M., Sykora K., Bird M.I., Grace J., Lewis S., Phillips O.L., Lloyd J. (2015) Structural, physiognomic and above-ground biomass variation in savanna–forest transition zones on three continents – how different are co-occurring savanna and forest formations? *Biogeosciences*, **12**, 2927–2951. doi:10.5194/bg-12-2927-2015.

1.6 Supplementary data

Table S1 Seed concentrations of macro- and micronutrients in Cerrado tree species.

Species	(mg.g ⁻¹)							(µg.g ⁻¹)						Dispersal mode
	C	N	P	K	Ca	Mg	S	Cl	Zn	Fe	Mn	Cu	B	
<i>D. miscolobium</i>	490.9	62.9	3.3	12.0	1.9	1.4	2.3	6.0	31.0	54.0	15.0	28.0	25.6	Anemochorous
<i>F. elliptica</i>	546.8	52.3	8.5	9.2	2.3	4.5	3.0	2.0	73.0	67.0	7.0	32.0	19.0	Anemochorous
<i>H. impetiginosus</i>	577.5	30.9	4.8	9.6	0.9	1.9	2.5	3.0	44.0	23.0	12.0	26.0	7.0	Anemochorous
<i>K coriacea</i>	580.1	45.7	6.4	14.0	3.6	3.1	2.5	4.0	49.0	30.0	18.0	21.0	30.0	Anemochorous
<i>K speciosa</i>	603.2	42.8	14.0	12.8	2.8	3.4	2.7	3.0	69.0	38.0	20.0	23.0	24.2	Anemochorous
<i>M. urundeuva</i>	509.4	25.6	5.6	8.4	4.2	2.0	1.6	2.0	58.0	718.0	29.0	18.0	12.1	Anemochorous
<i>P reticulata</i>	489.1	62.7	8.3	14.4	4.2	2.8	7.6	6.0	75.0	44.0	38.0	29.0	27.0	Anemochorous
<i>Q grandiflora</i>	505.3	34.1	4.3	12.0	6.2	1.8	2.7	4.0	33.0	41.0	147.0	27.0	25.6	Anemochorous
<i>T. Americana</i>	471.1	18.6	2.4	8.4	0.8	1.4	1.7	8.0	18.0	20.0	1.0	15.0	13.2	Anemochorous
<i>T. aurea</i>	507.3	44.2	6.2	12.8	1.5	1.6	2.7	4.0	46.0	37.0	2.0	21.0	1.4	Anemochorous
<i>B. gaudichaudii</i>	428.9	22.8	2.4	13.2	1.6	1.2	1.1	6.0	20.0	24.0	9.0	10.0	7.9	Zoochorous
<i>B. salicifolius</i>	455.3	16.3	2.3	10.0	1.3	1.0	1.7	4.0	20.0	31.0	10.0	15.0	8.9	Zoochorous
<i>D. alata</i>	573.4	39.6	3.1	12.0	0.8	1.4	2.0	2.0	49.0	38.0	45.0	10.0	12.4	Zoochorous
<i>E. contortisiliquum</i>	443.5	75.0	5.3	13.6	0.6	2.7	2.2	5.0	27.0	62.0	21.0	18.0	11.0	Zoochorous
<i>E. dysenterica</i>	416.9	13.0	1.4	7.6	0.2	0.5	0.8	5.0	35.0	15.0	2.0	9.0	6.0	Zoochorous
<i>I. cylindrica</i>	420.4	28.3	2.0	8.8	2.0	1.0	0.9	4.0	18.0	42.0	18.0	17.0	5.1	Zoochorous
<i>M. feniziana</i>	452.0	11.8	1.0	9.6	2.2	1.1	1.1	4.0	9.0	13.0	27.0	7.0	7.9	Zoochorous
<i>O. arborea</i>	435.0	18.7	1.7	7.2	2.0	1.6	1.6	3.0	44.0	590.0	51.0	13.0	19.0	Zoochorous
<i>P. multijuga</i>	460.9	21.9	2.9	6.4	3.6	1.3	3.2	2.0	18.0	59.0	5.0	21.0	17.8	Zoochorous
<i>P. platycephala</i>	481.6	52.5	5.0	16.4	2.9	3.0	21.1	6.0	40.0	45.0	13.0	21.0	20.2	Zoochorous
<i>S. adstringens</i>	474.9	61.7	3.2	7.2	3.1	1.8	4.9	4.0	24.0	40.0	17.0	50.0	15.4	Zoochorous
<i>S. striata</i>	516.5	29.1	4.8	13.6	0.5	1.9	1.9	3.0	82.0	22.0	2.0	28.0	7.0	Zoochorous

Table S2 Two-way analysis of variance for each macro- and micronutrient in relation to dispersal mode and type of vegetation for seeds of savanna and forest trees of the Cerrado region. Significant differences: * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$.

Variable	Source of variation	df	F value	P value	Variable	Source of variation	df	F value	P value
C	Dispersal mode	1	10.561	0.004**	Zn	Dispersal mode	1	4.930	0.039 *
	Vegetation type	1	0.672	0.422		Vegetation type	1	1.447	0.239
	Dispersal x vegetation type	1	0.034	0.853		Dispersal x vegetation type	1	0.046	0.832
	Residuals	18				Residuals	18		
N	Dispersal mode	1	1.698	0.208	Fe	Dispersal mode	1	0.211	0.651
	Vegetation type	1	4.223	0.054		Vegetation type	1	1.244	0.279
	Dispersal x vegetation type	1	0.970	0.337		Dispersal x vegetation type	1	0.001	0.977
	Residuals	18				Residuals	18		
P	Dispersal mode	1	13.419	0.001 **	Mn	Dispersal mode	1	0.055	0.817
	Vegetation type	1	1.553	0.229		Vegetation type	1	0.235	0.634
	Dispersal x vegetation type	1	0.980	0.334		Dispersal x vegetation type	1	0.677	0.412
	Residuals	18				Residuals	18		
K	Dispersal mode	1	0.936	0.346	Cu	Dispersal mode	1	13.942	0.001***
	Vegetation type	1	3.522	0.078		Vegetation type	1	0.770	0.391
	Dispersal x vegetation type	1	0.954	0.341		Dispersal x vegetation type	1	5.311	0.036*
	Residuals	18				Residuals	18		
Ca	Dispersal mode	1	2.989	0.101	B	Dispersal mode	1	1.452	0.241
	Vegetation type	1	0.580	0.456		Vegetation type	1	0.742	0.348
	Dispersal x vegetation type	1	0.322	0.265		Dispersal x vegetation type	1	0.392	0.530
	Residuals	18				Residuals	18		
Mg	Dispersal mode	1	5.624	0.029 *	Cl	Dispersal mode	1	0.011	0.916
	Vegetation type	1	0.648	0.431		Vegetation type	1	0.666	0.425
	Dispersal x vegetation type	1	0.926	0.348		Dispersal x vegetation type	1	0.215	0.648
	Residuals	18				Residuals	18		
S	Dispersal mode	1	0.261	0.615					
	Vegetation type	1	2.911	0.105					
	Dispersal x vegetation type	1	0.053	0.820					
	Residuals	18							

Table S3. Seed concentrations of soluble sugars, starch and lipids and total carbon reserves in trees of the Cerrado of Central Brazil. Dispersal stands for the mode of seed dispersal.

Species	Dispersal	(mg.g ⁻¹)			
		Soluble Sugars	Starch	Lipids	Total
<i>D. miscolobium</i>	Anemochorous	109.2	49.1	113.3	271.7
<i>F. elliptica</i>	Anemochorous	40.2	47.8	268.7	356.6
<i>H. impetiginosus</i>	Anemochorous	232.0	49.7	406.0	687.7
<i>K. coriacea</i>	Anemochorous	55.0	46.0	474.7	575.7
<i>K. speciosa</i>	Anemochorous	78.4	0.0	515.0	593.4
<i>M. urundeuva</i>	Anemochorous	29.8	79.4	225.3	334.5
<i>P. reticulata</i>	Anemochorous	62.7	48.6	215.3	326.6
<i>Q. grandiflora</i>	Anemochorous	55.1	44.2	530.0	629.3
<i>Q. dichotoma</i>	Anemochorous	85.1	44.4	148.0	277.5
<i>T. americana</i>	Anemochorous	164.9	541.0	35.3	741.2
<i>T. aurea</i>	Anemochorous	547.7	45.0	213.3	806.0
<i>V. pyramidalis</i>	Anemochorous	34.5	50.9	356.0	441.4
<i>B. gaudichaudii</i>	Zoochorous	55.4	69.1	36.0	160.4
<i>B. salicifolius</i>	Zoochorous	71.5	53.7	110.7	235.9
<i>D. alata</i>	Zoochorous	104.4	233.6	36.0	374.0
<i>E. contortisiliquum</i>	Zoochorous	152.6	351.2	34.6	538.4
<i>E. dysenterica</i>	Zoochorous	64.3	127.2	12.0	203.4
<i>I. cylindrica</i>	Zoochorous	53.4	268.5	48.7	370.6
<i>M. fenzliana</i>	Zoochorous	67.4	389.4	68.7	525.5
<i>O. arborea</i>	Zoochorous	35.8	63.3	76.0	175.2
<i>P. multijuga</i>	Zoochorous	82.6	3.7	125.9	212.2
<i>P. platycephala</i>	Zoochorous	190.4	0.0	164.0	354.4
<i>S. adstringens</i>	Zoochorous	108.7	46.5	120.7	275.9
<i>S. striata</i>	Zoochorous	102.7	182.0	266.8	551.4

Table S4 Spearman's correlation coefficients and P-values for bi-variate relations between seed concentrations of carbon, soluble sugars, starch and lipids for trees of the Cerrado of Central Brazil. Significant correlations at $P \leq 0.05$, in bold.

	Soluble sugars	Starch	Lipids
Carbon	0.115 0.591	-0.369 0.075	0.751 0.000
Soluble sugars		-0.088 0.681	-0.190 0.371
Starch			-0.654 0.000

Capítulo 2

Modo de dispersão, tamanho da semente e desenvolvimento inicial de espécies arbóreas de savana e floresta

1.1 Introdução

A distribuição e a abundância de indivíduos adultos em uma comunidade de plantas são frequentemente mediadas por eventos que ocorrem durante fase de emergência e desenvolvimento inicial da plântula, que é um período crítico para o estabelecimento do novo indivíduo no ambiente (Harper 1977). Regiões tropicais sujeitas a uma forte sazonalidade do regime de chuvas, também se caracterizam por uma grande variação espacial na estrutura da vegetação. Dessa forma, a disponibilidade de água no solo e a heterogeneidade do ambiente luminoso exercem uma forte influência no crescimento e estabelecimento das plântulas (Franco 2002; Baskin e Baskin 2014).

De uma maneira geral, a aptidão das plântulas para sobreviver a condições variáveis de estresse, comuns nos ambientes naturais, muitas vezes está relacionada ao tamanho das sementes (Moles e Westoby 2006; Metz et al. 2010). O tamanho da semente estabelece um limite para a quantidade de reservas disponíveis para a plântula e, portanto, afeta as estratégias de estabelecimento do indivíduo no ambiente. Sementes grandes dispõem de maiores quantidades de recursos nutricionais que podem ser alocadas para a plântula, de maneira que conseguem tolerar uma variedade de estresses, como sombra, seca e deficiência de nutrientes em solos pobres durante a fase de estabelecimento no ambiente (Leishman e Westoby 1994; Milberg et al. 1998; Poorter e Rose 2005).

Neste sentido as funções dos cotilédones e os padrões de alocação de biomassa também afetam o crescimento das plantas (Kitajima 1994; Baraloto e Forget 2007). Sementes maiores tendem a ter cotilédones com função de armazenamento, cuja capacidade de manter as plântulas por períodos prolongados mesmo na ausência de uma fonte externa de energia e carbono, pode garantir a sobrevivência do indivíduo em ambientes de baixa luminosidade até que este tenha acesso a níveis adequados de luz, seja pela abertura do dossel ou pelo crescimento (Santos e Buckeridge 2004). Sementes menores em contraposição, geralmente possuem cotilédones fotossintéticos que após a expansão exibem altas taxas fotossintéticas (Marshall e Kozlowski 1976), sendo uma importante fonte de energia e de aquisição de carbono atmosférico até que as primeiras folhas se expandam (Zheng et al. 2011). Com isto, podem ser vantajosos em ambientes com vegetação mais aberta em que as plântulas durante as fases iniciais de crescimento estariam expostas a níveis luminosos compatíveis com a fixação do CO₂ atmosférico no processo fotossintético.

Diferenças no tamanho de sementes costumam interferir na probabilidade de estabelecimento das plântulas, por também influenciar o modo pelo qual elas são dispersas (Harper et al. 1970; Westoby et al. 1996). Sementes pequenas por serem geralmente mais leves podem ser dispersas por meios abióticos, como o vento - anemocoria, tendo maior vantagem na colonização de ambientes abertos, enquanto que sementes grandes, maior massa, geralmente precisam de um meio biótico para serem dispersas, sendo comum a dispersão por animais – zoocoria (Westoby et al 1996; Eriksson 2008). De maneira que a dispersão de sementes tem um papel importante na determinação de padrões de diversidade e distribuição de espécies (Wang e Smith 2002).

Nesse contexto, o bioma Cerrado do Brasil Central oferece um ótimo cenário para examinar as consequências da variação de tamanho da semente para o estabelecimento de plântulas por apresentar tipos de vegetação distintos que contrastam na sua estrutura e na composição florística, na disponibilidade de luz e água e quanto ao risco de queimadas, frequentes no Cerrado. As formações savânicas e florestais são os tipos de vegetação mais típicos e mais contrastantes neste contexto. Ambientes savânicos são caracterizados por uma vegetação mais aberta, exposta a níveis elevados de irradiação solar, uma estação seca prolongada, em que a quantidade de água disponível no solo diminui drasticamente, e o risco de queimadas é alto (Coutinho 1982; Franco 2002; Ribeiro e Walter 2008). Nestas condições, o desenvolvimento do sistema radicular deve ser priorizado, para permitir a disponibilidade de um mínimo de nutrientes e energia que permita a plântula de rebrotar após um evento de seca ou queima. Além da sua função como reservatório de nutrientes para a rebrota, o rápido desenvolvimento do sistema radicular em espécies arbóreas de savana pode desempenhar outras funções que minimizem o impacto do déficit hídrico do solo nesta fase inicial de desenvolvimento da planta. Um rápido alongamento da raiz principal aumentaria as chances das plântulas de sobreviverem ao período seco, quando as camadas mais superficiais do solo secam enquanto as camadas mais profundas permanecem úmidas (Franco 2002). Por outro lado, o sombreamento causado pela copa das árvores é o principal fator limitante nos ambientes florestais, onde a disponibilidade hídrica tem menor impacto para o estabelecimento de plântulas, especialmente nas florestas que se distribuem ao longo dos cursos de água no Planalto Central e o risco de queima é menor, pela ausência do componente

graminoso inflamável (Hoffmann et al. 2003). Neste caso, espera-se que as reservas da semente sejam alocadas especialmente para o desenvolvimento da parte aérea.

Assim sendo, nesse estudo nós focamos na relação do tamanho de sementes em espécies de savana (cerrado *sensu stricto*) e de floresta (mata de galeria) e sua influência no desenvolvimento inicial de plântulas. Examinamos a hipótese que sementes de espécies florestais teriam maior massa, produziriam plântulas maiores, com cotilédones de reserva proeminentes e com um forte desenvolvimento da parte aérea em detrimento do sistema subterrâneo. Por outro lado, sementes de espécies de savana, por terem menor massa, produziriam plântulas menores, com cotilédones foliáceos, e um investimento prioritário de biomassa no sistema radicular e/ou com concentrações mais altas de carbono e nitrogênio neste órgão. Examinamos, também, se estes padrões seriam afetados pelo tipo de dispersão da semente, anemocórica ou zoocórica.

Nitrogênio é um nutriente limitante em solos do Cerrado (Sarmiento 1984). Portanto, nós também comparamos espécies leguminosas e não-leguminosas, por se tratar de uma das famílias com maior representatividade florística no Cerrado (Felfili e Silva Junior 1993; Mendonça et al. 2008) e pela sua capacidade acessar as reservas de nitrogênio da atmosfera em função da sua associação simbiótica com bactérias fixadoras de nitrogênio, que permite a planta de obter parte ou todo o nitrogênio necessário para seu crescimento independente da sua disponibilidade no solo (Franco et al. 1992). Partimos do pressuposto que espécies leguminosas teriam maior concentração de nitrogênio nas sementes e conseqüentemente uma maior disponibilidade deste elemento para o desenvolvimento inicial da plântula, com alocação preferencial nas folhas, devido a sua função de captação da energia luminosa e de absorção de carbono para o processo fotossintético.

1.2 Materiais e métodos

Área de coleta

As sementes das espécies estudadas (Tabela 1) foram coletadas em áreas de cerrado e matas de galeria do Distrito Federal, que está localizado na área central da distribuição do Cerrado brasileiro, delimitado pelos paralelos 15°30' 16°03'S por 47°25' 48°12' W, com área de 5.810 km² e altitude média de 1.100m, as exceções foram *Parkia multijuga* Benth e *Parkia platycephala* Benth, cujos frutos foram coletados de indivíduos plantados na área

urbana do Plano Piloto (Brasília, DF) e *Myracrodruon urundeuva* Allemão, cujos frutos foram coletados em áreas de pastagem do entorno do Distrito Federal. Todas as espécies são frequentes no Bioma do Cerrado, com exceção de *Parkia multijuga* Benth, que típica das formações florestais da Amazônia, apesar de também ocorrer nas florestas semidecíduas do norte de Mato Grosso. As médias anuais de precipitação no Cerrado variam de 1400 a 1600 mm, com uma seca pronunciada de Abril a Setembro. As temperaturas mínimas, médias e máximas anuais oscilam de 16 a 17°C, 21 a 22°C e 27 a 28°C respectivamente (Silva et al. 2008).

Massa seca de sementes

Amostras compostas de sementes inteiras (seis lotes de dez sementes ou seis lotes de oito sementes no caso de *Eugenia dysenterica* e *Brosimum gaudichaudii*) foram secas em estufa de circulação fechada a 70°C por 72 horas e pesadas em balança de precisão (0,0001g).

Obtenção das plântulas

Amostras compostas (mínimo três e máximo dez plantas, distantes pelo menos cinquenta metros) de sementes de espécies de floresta (mata de galeria) e savana (cerrado sensu stricto) depois de passarem por desinfecção (hipoclorito de sódio 10%) foram postas para germinar em rolos de papel filtro em câmaras de germinação tipo B.O.D. a 28°C, com fotoperíodo de 12 horas. Depois de germinadas as sementes foram transferidas para copos plásticos de 500mL contendo substrato comercial Bioplant (mistura de casca de pinus, fibra, pó de coco e nutrientes), uma semente por copo, de forma que cada copo fosse uma unidade individual. As plântulas foram mantidas em sala de crescimento com luz ($12.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e temperatura média entre 25 e 26°C, fotoperíodo de 12 horas. Passadas sete semanas, vinte plantas de cada espécie foram cuidadosamente destorroadas para que fossem feitas as medidas do comprimento do caule (do colo até a gema apical), comprimento da raiz principal e contagem do número de folhas. Após esse processo as plântulas separadas em caule, raiz, folhas e cotilédones (se presentes) foram colocadas para secar em estufa de circulação fechada a 60°C por 72 à 96 horas para obtenção da massa seca. As amostras foram pesadas em balança de precisão (0,0001g).

Análise de Carbono e Nitrogênio

Amostras secas de cotilédones (se presentes), caule, raiz (principal e laterais) e folhas de plântulas com quarenta e sete dias foram trituradas e pesadas (100mg) em balança de precisão (0,0001g) conectada ao analisador de carbono e nitrogênio (LECO 628; Leco Corporation, St. Joseph, MI), onde os teores destes nutrientes foram determinados pelo método de ultra combustão para quatorze das dezessete espécies estudadas, pois foi insuficiente a quantidade de material obtido de *Myracrodruon urundeuva*, *Vochysia pyramidalis* e *Ormosia arborea* para a realização das análises. Os dados de nitrogênio das sementes foram obtidos do capítulo um da tese.

Análise estatística

Os dados de crescimento (raiz, caule, folhas e crescimento total), massa seca (raiz, caule, folhas e massa seca total), carbono e nitrogênio (raiz, caule, folhas e total), das plantas foram submetidos ao teste de Shapiro-Wilk para verificar a normalidade dos dados e ao teste de Levene para testar a homogeneidade das variâncias (Quinn e Keough 2002). Como os pressupostos para normalidade e homogeneidade dos dados de massa seca de semente, crescimento, massa seca de plântulas não foram atendidos, seguiu-se com a transformação dos dados em \log_{10} e $\log_{10}(x+1)$. Foi feita uma two-way – ANOVA para comparar os valores de crescimento, massa seca, concentração de carbono e nitrogênio das plântulas entre as fisionomias (savana-floresta) e modo de dispersão (anemocoria-zoocoria), porém devido ao número limitado de espécies não foi possível testar o termo de interação. Utilizou-se o teste de Spearman's para verificar a significância das correlações bivariadas entre massa seca de sementes, crescimento e massa seca de plântulas. Para verificar se sementes e plântulas de espécies leguminosas fixadoras de nitrogênio (leguminosas noduladoras) apresentavam maior concentração de nitrogênio que as não-noduladoras (todas as outras espécies), foi realizado um teste t. Das espécies leguminosas amostradas, *Parkia platycephala* e *Parkia multijuga* não nodulam (Sprent et al. 2017) e foram portanto incluídas no grupo de espécies não-noduladoras na análise estatística. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R v. 3.4.3 (R Core Team 2017). Para todos os testes diferenças foram consideradas significativas com $P < 0.05$.

1.3 Resultados

A massa das sementes não diferiu em relação ao ambiente de origem das espécies, apenas quanto ao modo de dispersão (Tabela 1 apêndice). Sementes zoocóricas além de terem atingido maiores valores médios de massa seca (zoocóricas 0.959 e anemocóricas 0.087g), também tiveram maior amplitude de variação na massa (Tabela 1). Em relação à morfologia dos cotilédones, todas as espécies com sementes grandes tinham cotilédones de reserva, que se desprenderam das plântulas de quase todas as espécies ao longo dos 49 dias de duração do experimento. Ao final desse período, apenas *E. dysenterica*, *B. gaudichaudii* e *I. cylindrica* ainda mantinham os cotilédones entre as espécies de sementes zoocóricas. Por outro lado, sementes anemocóricas apresentaram cotilédones foliáceos, que permaneceram ligados às plântulas até o final do experimento (Tabela 1). De uma maneira geral plântulas de sementes anemocóricas apresentaram um ganho de biomassa em relação a massa da semente enquanto sementes zoocóricas tiveram o padrão contrário.

Tabela 1 Nome das espécies, famílias, tipo de fisionomia, modo de dispersão, morfologia dos cotilédones, massa seca da semente (un.) e massa seca das plântulas de espécies arbóreas do Cerrado do Brasil Central (media \pm erro padrão).

Espécies	Família	Fisionomia	Dispersão	Cotilédones	Semente (g)
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	Anacardiaceae	Floresta	Anemocórica	Foliáceos	0.017 \pm 0.000
<i>Vochysia pyramidalis</i> Mart.	Vochysiaceae	Floresta	Anemocórica	Foliáceos	0.020 \pm 0.001
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	Floresta	Anemocórica	Reserva	0.052 \pm 0.003
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Fabaceae	Savana	Anemocórica	Foliáceos	0.054 \pm 0.001
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	Fabaceae	Savana	Zoocórica	Reserva	0.075 \pm 0.002
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart.	Calophyllaceae	Savana	Anemocórica	Foliáceos	0.110 \pm 0.004
<i>Kielmeyera speciosa</i> A. St.-Hill	Calophyllaceae	Savana	Anemocórica	Foliáceos	0.123 \pm 0.001
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	Savana	Anemocórica	Foliáceos	0.139 \pm 0.002
<i>Tabebuia aurea</i> (Silva Manso) Benth.	Bignoniaceae	Savana	Anemocórica	Foliáceos	0.178 \pm 0.004
<i>Eugenia dysenterica</i> DC.	Myrtaceae	Savana	Zoocórica	Reserva	0.488 \pm 0.013
<i>Inga cylindrica</i> (Vell.) Mart.	Fabaceae	Floresta	Zoocórica	Reserva	0.531 \pm 0.010
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms.	Fabaceae	Floresta	Zoocórica	Reserva	0.546 \pm 0.013
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Moraceae	Savana	Zoocórica	Reserva	0.601 \pm 0.028
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Fabaceae	Floresta	Zoocórica	Reserva	0.755 \pm 0.014
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Fabaceae	Savana	Zoocórica	Reserva	1.309 \pm 0.020
<i>Sterculia striata</i> A. St.-Hil. & Naudin	Malvaceae	Floresta	Zoocórica	Reserva	1.431 \pm 0.045
<i>Parkia multijuga</i> Benth.	Fabaceae	Floresta	Zoocórica	Reserva	2.892 \pm 0.016

Desenvolvimento inicial de plântulas em função do modo de dispersão e tipo de vegetação de ocorrência

As espécies de savana e de floresta não apresentaram diferenças quanto ao comprimento (caule e raiz principal) e a partição de biomassa das plântulas, mas diferiram em relação ao modo de dispersão (Tabela 2 apêndice). Plântulas de sementes zoocóricas tiveram maior comprimento de caule e raiz, bem como maiores valores de massa seca foliar, massa seca de caule e de raiz que plântulas de sementes anemocóricas (Fig. 1). Em relação aos valores de razão raiz/parte aérea, não houve diferença significativa entre savana e floresta (0.18 ± 0.03 ; 2.64 ± 0.92 ; tabela 2 apêndice), nem entre anemocóricas e zoocóricas (0.72 ± 0.17 ; 0.40 ± 0.13 ; tabela 2 apêndice).

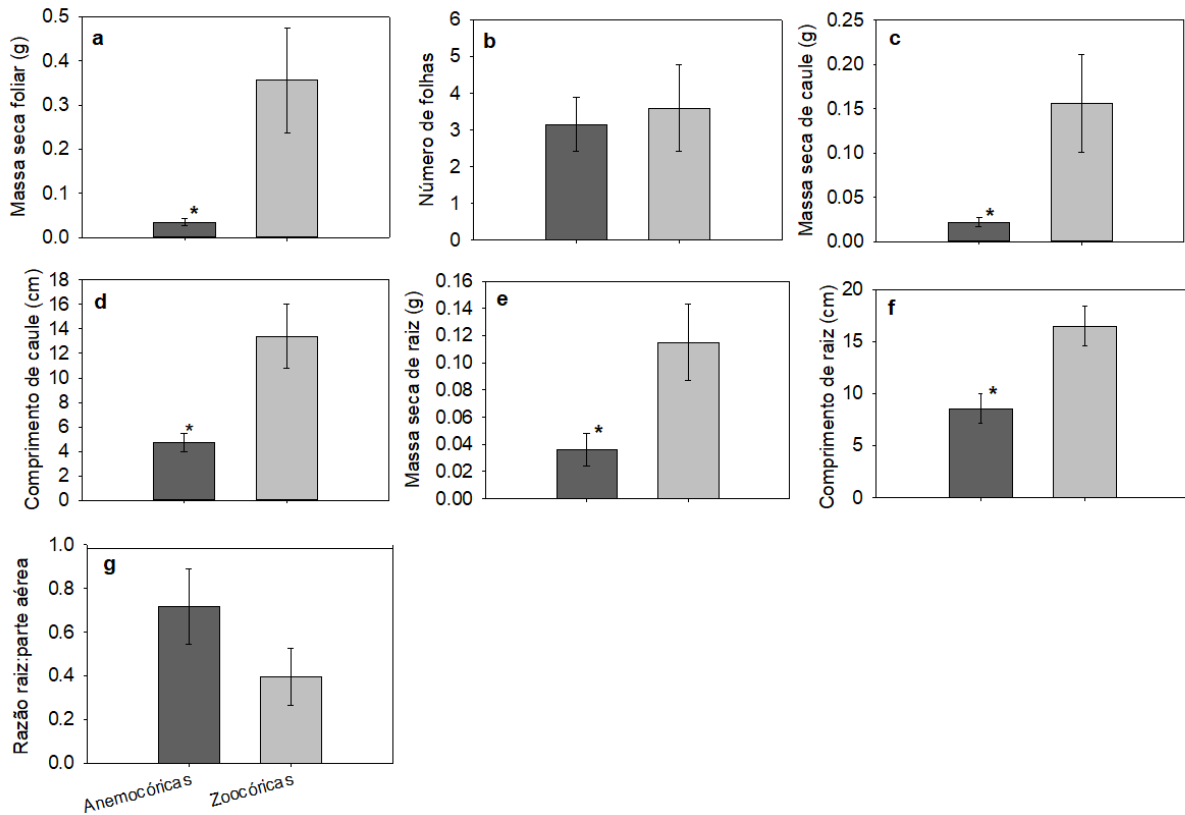


Figura 1 Comprimento e massa seca de plântulas de espécies arbóreas anemocóricas e zoocóricas do Cerrado do Brasil Central. Massa seca foliar (a), número total de folhas (b), massa seca de caule (c), comprimento do caule (d), massa seca da raiz principal (e), comprimento da raiz principal (f) e razão raiz:parte aérea (g). Barras indicam média \pm erro padrão (n = 17). Asteriscos (*) indicam diferença estatística ($P < 0.05$).

Influência da massa da semente no desenvolvimento inicial de plântulas

Para o conjunto de espécies, foi encontrada uma relação positiva entre a massa seca das sementes e massa seca total das plântulas, ou seja, com o aumento da massa da semente houve um aumento proporcional na massa seca das plântulas (Fig.1; tabela 3 apêndice). O resultado não se alterou quando se adicionaram os valores de massa seca dos cotilédones foliáceos aos valores de massa seca total das plântulas (Fig. 1b). A massa da semente também esteve positivamente correlacionada com o comprimento do caule ($r = 0.58$; $P = 0.01$), raiz ($r = 0.76$; $P < 0.01$) e comprimento total das plântulas ($r = 0.74$; $P < 0.01$).

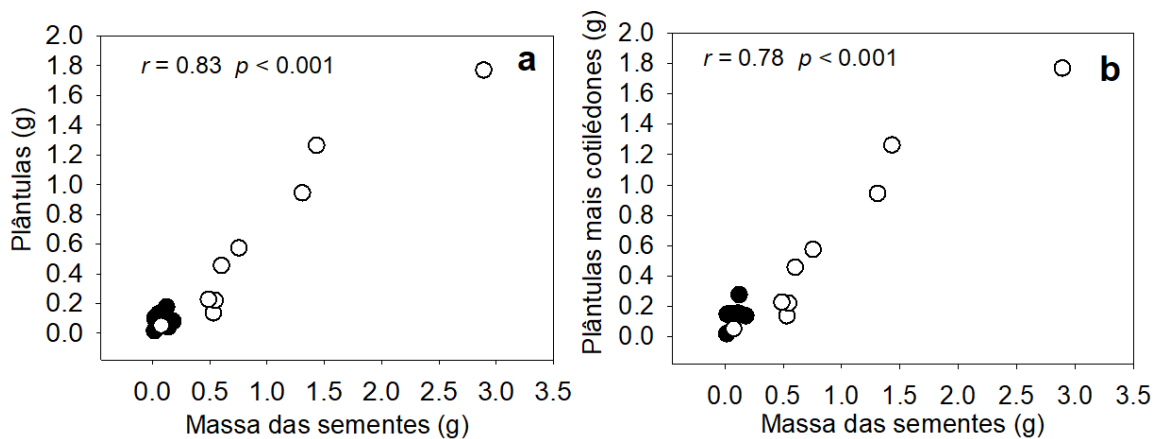


Figura 2 Relação entre a massa seca das sementes e a massa seca total das plântulas de espécies arbóreas do Cerrado do Brasil Central. Massa seca das plântulas sem incluir a massa seca dos cotilédones foliáceos (a), massa seca das plântulas mais a massa seca dos cotilédones foliáceos (b). Círculos fechados indicam espécies anemocóricas e círculos abertos zoocóricas. Valores de r e p -valor do teste de Spearman's incluídos na figura.

Quanto à partição de biomassa das plântulas, verificou-se que o aumento da massa seca de folhas, caule e raiz se deu na mesma direção, à medida que aumentou a massa seca foliar, aumentou também a massa seca de caule e raiz (Fig.2). Na raiz este aumento ocorreu em menor proporção em relação ao caule, no entanto não foi encontrada uma relação significativa da razão raiz/parte aérea com a massa seca das sementes ($r = -0.19$, $P = 0.44$).

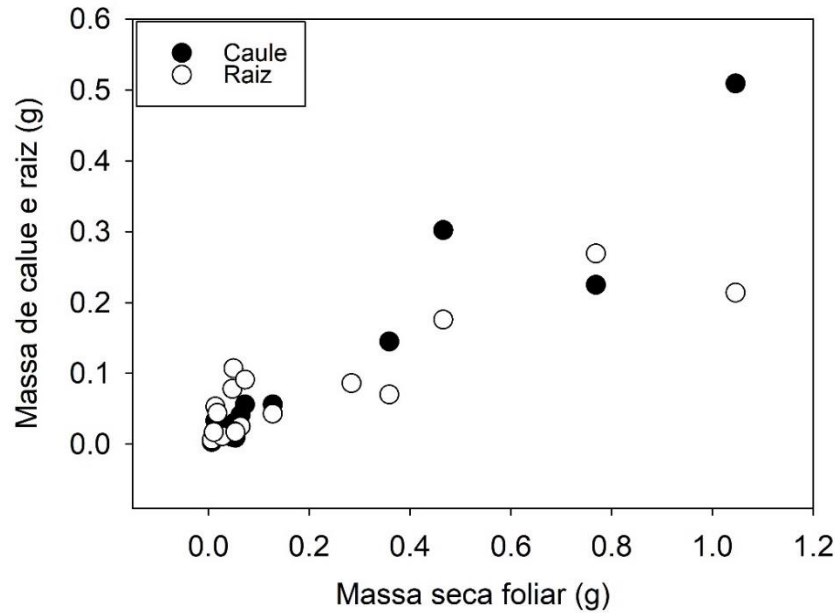


Figura 3 Relação entre a massa seca foliar e a massa seca de caule e de raiz de plântulas de espécies arbóreas do Cerrado do Brasil Central. Teste de Spearman's para massa seca foliar e massa seca de caule $r = 0.85$, $P < 0.001$; massa seca foliar e massa seca de raiz, $r = 0.70$, $P = 0.001$. Círculos fechados indicam espécies anemocóricas e círculos abertos espécies zoocóricas.

A relação do comprimento das plântulas com a sua massa seca revelou que o maior investimento em comprimento de caule e raiz levou também a um maior incremento de massa seca destes órgãos (Fig. 3a e 3b). O comprimento total correlacionou com a massa seca total das plântulas ($r = 0.90$, $P < 0.001$), já o número de folhas não correlacionou com a massa seca foliar ($r = 0.37$, $P = 0.14$; tabela 2 apêndice).

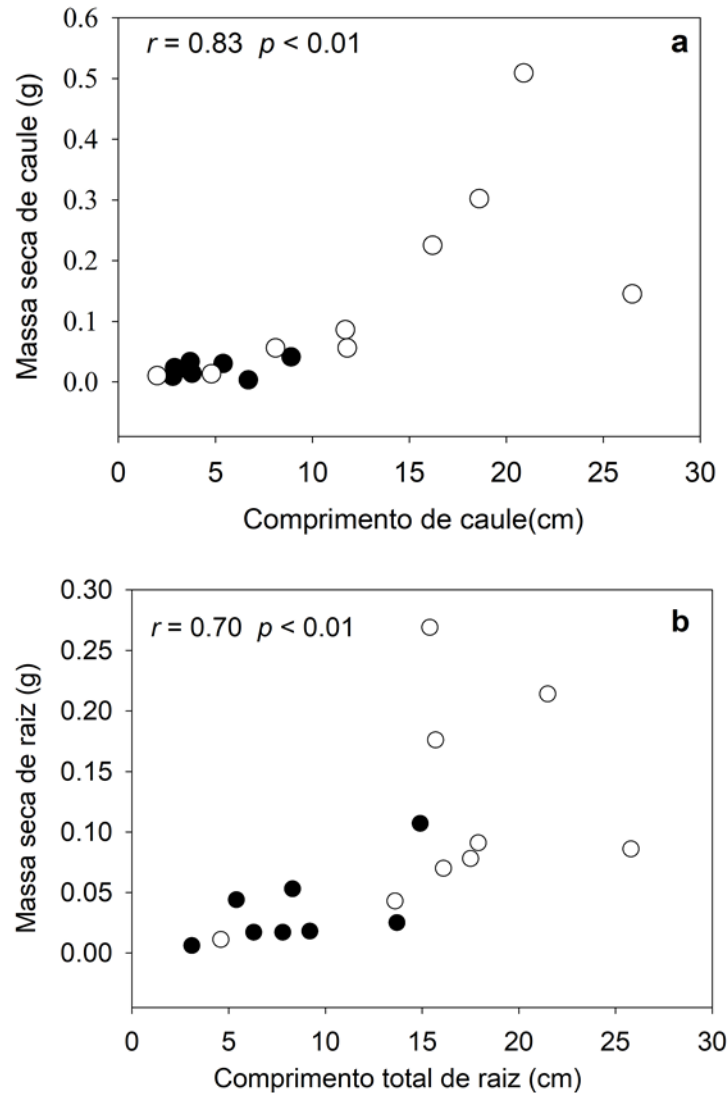


Figura 4 Relação do comprimento das plântulas com sua respectiva massa seca. Comprimento do caule com a massa seca do caule (a) e comprimento da raiz com a massa seca da raiz (b). Círculos fechados indicam espécies anemocóricas e círculos abertos espécies zoocóricas. Valores de r e p -valor do teste de Spearman's incluídos na figura.

Concentrações de carbono e nitrogênio

As espécies diferiram em termos de ambiente (savana-floresta) e modo de dispersão (anemocóricas-zoocóricas) quanto à concentração de carbono nos diferentes órgãos. Plântulas de espécies de floresta tiveram maiores concentrações de carbono que as de savana nas folhas ($F = 5.892$, $P = 0.03$) e no caule ($F = 8.407$, $P = 0.016$), porém não diferiram nas concentrações de C da raiz ($F = 0.076$, $P = 0.788$; tabela 4 apêndice), também não houve

diferença entre elas quanto a razão raiz:parte aérea ($F = 3.062$, $P = 0.111$). Em relação ao modo de dispersão, as concentrações de carbono das folhas ($F = 5.831$, $P = 0.039$), do caule ($F = 6.902$, $P = 0.025$) e da raiz ($F = 8.505$, $P = 0.015$) foram maiores em plântulas de espécies com sementes zoocóricas. Em termos de razão raiz:parte aérea não foi encontrado diferença ($F = 0.339$, $P = 0.573$) entre anemocóricas e zoocóricas. Para as concentrações de nitrogênio não houve diferença entre as espécies de savana e de floresta e nem entre as anemocóricas e zoocóricas ($P > 0.05$; tabela 4 apêndice).

Os resultados do teste t para as concentrações de nitrogênio de sementes e plântulas de espécies noduladoras e não-noduladoras foram significativos. Sementes de espécies noduladoras apresentaram maior concentração de nitrogênio que as não-noduladoras. Para as plântulas, as folhas de espécies noduladoras apresentaram maiores concentrações de nitrogênio que as folhas de espécies não-noduladoras (Tabela 2). No entanto, a presença de nódulos foi observada apenas nas raízes de plântulas de *E. contortisiliquum* ao final do experimento. Estas estruturas não foram observadas nas raízes das outras espécies noduladoras.

Tabela 2 Resultados do teste t realizado para as concentrações de nitrogênio de espécies arbóreas leguminosas (noduladoras) e não-leguminosas (inclui as leguminosas não-noduladoras) do Cerrado do Brasil Central.

	Leguminosa	Não-leguminosa	T	P-valor
<i>Nitrogênio (%)</i>				
Semente	53.460	32.825	2.476	0.030
Folhas	3.960	2.400	4.115	0.002
Caule	3.180	2.062	2.102	0.059
Raiz	2.840	2.015	1.965	0.075

1.4 Discussão

Variações no tamanho de sementes entre espécies podem estar relacionadas as estratégias ecológicas de dispersão e estabelecimento das plântulas. (Fenner e Thompson 2005). Nesse estudo verificamos que massa seca das sementes variou bastante entre as espécies, principalmente entre aquelas com dispersão zoocórica, que também apresentaram uma maior amplitude de variação em relação às anemocóricas. Para a dispersão anemocórica

há uma clara restrição de massa para a semente, pois ser leve é uma das condições para que a semente consiga ser transportada pelo vento. Já no caso de sementes zoocóricas grandes variações em termos de massa não representariam uma barreira à dispersão, pois podem ser transportadas a longas distâncias por animais de diferentes portes (Wang e Smith 2002; Rosin e Poulsen 2017). Em relação à não termos encontrado diferença de massa de sementes entre espécies de savana e floresta nesse estudo, isso pode estar relacionado ao fato que as linhagens filogenéticas no Cerrado começaram a diversificar menos de 10 Mya (Simon et al. 2009), assim muitas espécies teriam mantido a característica ancestral de dispersão. Estudos recentes mostraram que zoocoria é o modo de dispersão predominante entre as espécies arbóreas do Cerrado (Pinheiro e Ribeiro 2001; Fontes e Walter, 2011; Kuhlmann e Ribeiro, 2016), com uma proporção de 73% de zoocóricas nas formações florestais e 64% nas formações savânicas (Kuhlmann e Ribeiro, 2016). Além disso, pressões seletivas poderiam estar favorecendo espécies zoocóricas mesmo em ambientes savânicos, pois sementes com maior massa tendem a ter maior resistência à passagem do fogo (Ribeiro et al. 2015).

Espécies zoocóricas e anemocóricas também mostraram diferenças em relação ao tipo de cotilédone. Todas as sementes com dispersão zoocórica apresentaram cotilédones de reservas, sendo que na maioria das espécies, estes se desprenderam das plântulas durante o período de duração do experimento, o que indica um rápido consumo das reservas cotiledonares durante o desenvolvimento inicial das plântulas. Contudo, três espécies mantiveram os cotilédones de reserva ainda presos à plântula, 49 dias após a germinação. Segundo a literatura, algumas espécies mantêm os cotilédones com parte das reservas sem serem exportadas, como um recurso para suprir a plântula caso esta venha a sofrer déficits de carbono, devido à perda de parte dos tecidos, sombreamento ou deficiência de nutriente onde os solos são pobres (Kitajima 1994; Harms e Dalling 1999; Ibarra - Manriquez et al. 2001). De fato, estas três espécies, *E. dysenterica*, *B. gaudichaudii* e *I. cylindrica*, ainda apresentavam uma quantidade significativa de carbono e nitrogênio armazenado nestes órgãos 49 dias após a germinação. Esse consumo diferenciado das reservas cotiledonares, indica a existência de estratégias de estabelecimento diferentes entre essas espécies.

Em contraposição, todas as espécies anemocóricas apresentavam cotilédones fotossintéticos, conforme indicado pela coloração verde destes, corroborando com o que diz a literatura sobre a morfologia dos cotilédones de sementes pequenas (Hladik e Miquel 1990;

Kitajima 1996). A menor quantidade de reservas de carbono em sementes pequenas é compensada pelos cotilédones fotossintetizantes que aumentam a produção de fotoassimilados para a plântula, possibilitando que essas se desenvolvam rapidamente (Kitajima 1992) e que tenham um ganho de biomassa em relação ao contido na semente em um período curto de tempo após a germinação (Tabela 1). Além disso, cotilédones verdes ou fotossintéticos podem ser uma importante fonte de nutrientes minerais, o que contribuiria para um rápido crescimento (Lamont e Groom 2002). Plântulas de sementes pequenas possuem taxas de crescimento relativo maiores que plântulas de sementes grandes, muito embora isso não signifique que elas irão conseguir ultrapassar a altura dessas que quase sempre é maior (Baraloto et al. 2005). Em ecossistemas sazonais, o estabelecimento rápido de plântulas é muito importante, devido a duração restrita da estação chuvosa e a variação de disponibilidade de luz resultante da rebrota foliar da vegetação (Khurana e Singh 2001; Franco 2002).

O comprimento aéreo, subterrâneo e a biomassa das plântulas também foram influenciados pelo modo de dispersão. Plântulas de sementes zoocóricas atingiram maior comprimento de caule, raiz e total, bem como maiores valores de biomassa e carbono que plântulas provenientes de sementes anemocóricas. Os maiores valores de massa de sementes zoocóricas é uma possível explicação para os resultados observados, uma vez que a massa da semente do conjunto de espécies desse estudo correlacionou positivamente com o tamanho e a biomassa da parte aérea e radicular das plântulas. Ter sementes maiores pode ser uma vantagem, tanto ambientes limitados por luz, quanto naqueles onde o recrutamento das plântulas é fortemente limitado pela disponibilidade de água e nutrientes no solo, como é o caso das savanas (Haridasan 2008; Salazar et al 2012). Sementes maiores produzem plântulas grandes que conseguem ter maior acesso à luz, o que aumenta as chances de estabelecimento em locais com pouca luminosidade, já um sistema radicular bem desenvolvido levaria a uma maior sobrevivência em ambientes com limitação hídrica e nutricional, pois permite a captação de água mesmo durante a seca, além de uma maior absorção de nutrientes do solo (Sperry e Comstock 2002; Padilla e Pugnaire 2007; Lamont e Groom 2013; Li e Bao 2015). Em um estudo com espécies de savana, Hoffmann (2000) verificou que a taxa de sobrevivência das plântulas estava associada ao tamanho das sementes.

Diferenças no desenvolvimento entre espécies arbóreas de savana e floresta são consideradas um *tradeoff* entre tolerância ao fogo e capacidade competitiva (Hoffmann et al. 2012). O grande investimento em reservas de carboidratos (Hoffmann et al. 2004) e biomassa de raízes (Hoffmann e Franco 2003) representam grandes custos de carbono para espécies de savana, o que contribui para o lento crescimento da parte aérea. Contudo, em termos de alocação, não encontramos diferença para savana e floresta quanto aos valores de razão raiz: parte aérea nesta fase inicial de desenvolvimento da plântula. Uma explicação para esses resultados seria o tempo de duração do experimento, restrito aos 49 dias seguintes à germinação. Diferenças de alocação mais marcantes foram encontradas após períodos de desenvolvimento mais longos (Hoffmann e Franco 2003), quando as plântulas se tornam mais independentes das reservas cotiledonares.

A quantidade de nitrogênio, principal composto de reserva encontrado em sementes, pode variar entre as espécies e influenciar o crescimento inicial das plântulas (Soriano et al. 2011). Sementes e plântulas de espécies noduladoras apresentaram maiores concentrações de nitrogênio quando comparado com as não-noduladoras. A maior concentração de nitrogênio em leguminosas noduladoras pode estar associada a maior concentração de nitrogênio das sementes dessas espécies, visto que apenas uma apresentou formação de nódulos no final do experimento, o que permitiria acesso potencial ao nitrogênio atmosférico. A ausência de nódulos pode estar relacionada ao tipo de solo utilizado nesse estudo, pois muitas espécies leguminosas tem uma relação muito específica com tipos de bactérias, e, portanto, nodulam apenas quando cultivadas no seu solo original de ocorrência, onde estão presentes as bactérias específicas.

1.5 Conclusões

Os resultados desse trabalho, em síntese, indicam um papel central para a massa da semente no desenvolvimento inicial de plântulas de espécies zoocóricas de savana e floresta. A massa seca maior de sementes zoocóricas foi responsável pela produção de plântulas com maior porte, como valores mais altos de biomassa, carbono e nitrogênio, em contraste com as plântulas das sementes anemocóricas. Outra diferença encontrada foi quanto ao tipo de cotilédones, que nas zoocóricas eram de reserva e nas anemocóricas foliáceos/fotossintéticos.

Em relação às espécies leguminosa e não-leguminosa, estas diferiram em termos de concentração de nitrogênio de sementes e plântulas. Nestas espécies as concentrações de nitrogênio foram maiores nas folhas, o que pode estar relacionado à maior concentração de nitrogênio das sementes, o que resulta em uma maior quantidade de nitrogênio disponível para a plântula em desenvolvimento.

1.6 Referências

Baraloto C, Forget PM, Goldberg DE (2005) Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93:1156–1166

Baraloto C, Forget PM (2007) Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 94: 901–911

Baskin CC, Baskin JM (2014) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, 2nd edn. San Diego, Academic Press

Coutinho LM (1982) Ecological effect of fire in Brazilian cerrado. In Huntley BJ, Walker BH (eds) *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Alemanha

Darbelley N, Razafindramboa N, Chambost JP, Pavia A (1997) Light effects on α -amylase activity and carbohydrate content in relation to lipid mobilization during the seedling growth of sunflower. *J Plant Res* 110:347–356

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

Falster DS, Westoby M (2005). Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology* 93:521–535. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2005.00992.x>

Fenner M, Thompson K (2005) *The ecology of seeds*. London, Cambridge University Press

Franco AA, Campello EF, Silva EMR, Faria SM (1992) *Revegetação de solos degradados*. Seropédica, EMBRAPA-CNPBS

Franco AC (2002) Ecophysiology of woody plants. In Oliveira PS, Marquis RJ, (ed). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. New York, Columbia University Press, pp 178–197

Fontes CG, Walter BMT (2011) Dinâmica do componente arbóreo de uma mata de galeria inundável (Brasília, Distrito Federal) em um período de oito anos. *Brazilian Journal of Botany* 34: 145-158.

Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I (2006) *Life in the cerrado: a South American Tropical seasonal ecosystem, Vol 1: Origin, structure, dynamics and plant use*. Reta Verlag, Ulm, Germany

Harms KE, Dalling JW (1997) Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13:617–621

Harper JL, Lovell PH, Moore KG (1970) The shapes and sizes of seed. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:327-356

Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London

Haridasan M (2008) Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20:183–195

Hladik A, Miquel S (1990) Seedling types and plant establishment in an African rain forest. In: Bawa KS, Hadley M (ed) *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Paris, UNESCO and Parthenon, pp 261-282

Hoffmann WA (2000) Post-establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: a comparison of savanna and forest species. *Biotropica* 32:62-69

Hoffmann WA, Franco AC (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically-independent contrasts. *J Ecol* 91:475-484.

Hoffmann WA, Orthen B, Nascimento PKV (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17:720–726

Hoffmann WA, Orthen B, Franco AC (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* 140: 252–260. DOI 10.1007/s00442-004-1595-2

Hoffmann WA, Jaconis SY, McKinley KL, et al. (2012) Fuels or microclimate? Understanding the drivers of fire feedbacks at savanna forest boundaries. *Austral Ecology* 37: 634–643

Ibarra-Manriquez G, Ramos MM, Oyama K (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* 88:1801–1812

Khurana E, Singh JS (2001) Ecology of tree seed and seedlings: implications for tropical forest conservation and restoration. *Curr Sci* 82:748–757

Kitajima K (1992). Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. *Functional Ecology* 6:582-58

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.

Kitajima K (1996) Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In: Swaine MD (ed) *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. Parthenon, Carnforth, UK, pp 193–210.

Kuhlmann M, Ribeiro JF (2016) Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30: 271-282

Lamont BB, Groom PK (2002) Green cotyledons of two *Hakea* species control seedling mass and morphology by supplying mineral nutrients rather than organic compounds. *New Phytologist* 153: 101–110

Lamont BB, Groom PK (2013) Seeds as a Source of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus for Seedling Establishment in Temperate Regions: A Synthesis. *American Journal of Plant Sciences* 4: 30-40

Leishman MR, Westoby M (1994a) The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions experimental evidence from semiarid species. *Journal of Ecology* 82: 249–258

Leishman MR, Westoby M (1994b) The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions experimental evidence from emiarid species. *Journal of Ecology* 82: 249–258

Leishman MR, Westoby M. (1994a) The role of large seed size in shaded conditions experimental evidence. *Functional Ecology* 8: 205–214

Li F, L, Bao WK (2015) New insights into leaf and fine-root trait relationships: Implications of resource acquisition among 23 xerophytic woody species. *Ecology and Evolution* 5:5344–5351. <https://doi.org/10.1002/ece3.1794>

Marshall PE, Kozłowski TT (1976) Importance of photosynthetic cotyledons for early growth of woody angiosperms. *Physiol Plant* 37:336–340

Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT et al. (2008) Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12.356 espécies. In Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (ed). *Cerrado: Ecologia e Flora*. v2. Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica. Brasília, DF, pp 421-1279

Metz J, Liancourt P, Kigel J, Harel D et al. (2010) Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *Journal of Ecology* 98: 697–704

Milberg P, Perez-Fernandez MA, Lamont BB (1998) Growth responses to added nutrients of seedlings from three woody genera depend on seed size. *Journal of Ecology* 86: 624–632

Moles AT, Westoby M (2006) Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113:91–105

Moles AT (2018) Being John Harper: using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. *Journal of Ecology* 106:1–18

Padilla F, Pugnaire F (2007) Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21:489–495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01267.x>

Pinheiro F, Ribeiro JF (2001). Síndromes de dispersão de sementes em Matas de Galeria do Distrito Federal. In: Ribeiro JF, Fonseca CEL, Sousa-Silva JC (ed). Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria. Planaltina: Embrapa Cerrados 335-375.

Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Woll H (2005) Beyond the regeneration phase: Differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93:256–267. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00956.x>

Poorter L, Rose S (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 14: 378–387

Quinn GP, Keough MJ (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge, Cambridge University Press

Ribeiro JF, Walter BMT (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In Sano S.M., Almeida S.P., Ribeiro J.F. (ed) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Embrapa Informação, Tecnológica, Brasília, Brasil, pp151–212

Rosin C, Poulsen JR (2017) Telemetric tracking of scatterhoarding and seed fate in a Central African forest. *Biotropica* 49:170–176. <https://doi.org/10.1111/btp.12410>

Salazar A, Goldstein G, Franco AC, Miralles-Wilhelm F (2012) Differential seedling establishment of woody plants along a tree density gradient in Neotropical savannas. *Journal of Ecology* 100: 1411–1421

Santos HP, Buckeridge MS (2004) The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* under different light conditions. *Ann Bot* 94:819–830

Sarmiento G (1984) *The Ecology of Neotropical Savannas*. Harvard University Press.

Silva FD, Assad ED, Evangelista BA (2008) Caracterização climática do bioma Cerrado. In Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (ed) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Brasília, Embrapa Cerrados, Embrapa Informação Tecnológica, pp 71-88

Simon MF, Grether R, De Queiroz LP, Skema C, Pennington RT, Hughes CE (2009) Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ

evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(48), 20359-20364.

Soriano D, Orozco-Segovia A, Márquez-Guzmán J et al (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: 939 – 951

Sperry JS, Hacke U, Oren R, Comstock J (2002) Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant Cell and Environment* 25:251–263 <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x>

Sprent JI, Ardley J, James EK (2017) Biogeography of nodulated legumes and their nitrogen-fixing symbionts. *New Phytologist* 215: 40–56. doi: 10.1111/nph.14474

Wang BC, Smith TB (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17(8):379-386

Westoby M, Leishman M, LORD J (1996) Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philos Trans Royal Soc Lond B* 351:1309-1318

Vaughton G, Ramsey M (2001) Relationships between Seed Mass, Seed Nutrients, and Seedling Growth in *Banksia cunninghamii* (Proteaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162: 599-606

Zheng W, Yang ZH, Luan ZH, et al. (2011) Compensatory growth and photosynthetic responses of *Pharbitis purpurea* seedlings to clipped cotyledon and second leaf. *Photosynthetica* 49:21–28

1.7 Apêndices

Tabela 1 Ap. Resultado da análise de variância para o efeito do modo de dispersão e do ambiente de origem das espécies (Tipo de fisionomia: florestas e savana) na massa seca das sementes (n = 17).

Fonte de variação	<i>Df</i>	<i>F-valor</i>	<i>P-valor</i>
Modo de dispersão	1	29.003	< 0.001
Tipo de fisionomia	1	0.166	0.690
Resíduos	14		

Tabela 2 Ap. Resultados da análise de variância para o efeito do modo de dispersão (anemocoria-zoocoria) e do ambiente de origem das espécies (tipo de fisionomia: floresta e savana) no comprimento, número de folhas e massa seca das plântulas (n=17).

Variável resposta	Fonte variação	df	F-valor	P-valor
Número de folhas	Modo de dispersão	1	0.125	0.729
	Tipo de fisionomia	1	0.390	0.543
	Resíduos	14		
Comprimento do caule	Modo de dispersão	1	7.622	0.015
	Tipo de fisionomia	1	0.590	0.487
	Resíduos	14		
Comprimento da raiz (principal)	Modo de dispersão	1	7.466	0.016
	Tipo de fisionomia	1	0.186	0.672
	Resíduos	14		
Massa seca de folhas	Modo de dispersão	1	14.370	0.001
	Tipo de fisionomia	1	0.520	0.482
	Resíduos	14		
Massa seca do caule	Modo de dispersão	1	7.665	0.015
	Tipo de fisionomia	1	0.339	0.569
	Resíduos	14		
Massa seca da raiz	Modo de dispersão	1	6.530	0.022
	Tipo de fisionomia	1	0.220	0.646
	Resíduos	14		
Razão raiz:parte aérea	Modo de dispersão	1	0.398	0.539
	Tipo de fisionomia	1	1.019	0.330
	Resíduos	14		

Tabela 4 Ap. Porcentagens de carbono e nitrogênio de raiz, caule, folhas e cotilédones de espécies anemocóricas e zoocóricas de savana e de forest (media \pm erro padrão; n=5).

Espécies	Raiz		Caule		Folhas		Cotilédones	
	Carbono	Nitrogênio	Carbono	Nitrogênio	Carbono	Nitrogênio	Carbono	Nitrogênio
<i>H. impetiginosus</i>	36.4 \pm 2.4	2.0 \pm 0.9	40.9 \pm 0.6	1.4 \pm 0.2	42.2 \pm 0.8	1.6 \pm 0.3	n.a	n.a
<i>P. reticulata</i>	38.0 \pm 2.3	2.9 \pm 0.9	37.5 \pm 1.5	2.5 \pm 0.9	37.9 \pm 1.2	4.0 \pm 0.5	n.a	n.a
<i>P. platycephala</i>	39.1 \pm 0.7	5.2 \pm 0.5	38.0 \pm 0.5	6.0 \pm 0.4	43.1 \pm 0.3	2.8 \pm 0.1	n.a	n.a
<i>K. coriacea</i>	39.4 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	38.5 \pm 0.4	1.3 \pm 0.2	44.2 \pm 0.1	1.9 \pm 0.0	42.3 \pm 0.3	2.3 \pm 0.0
<i>K. speciosa</i>	37.8 \pm 0.4	1.9 \pm 0.1	34.0 \pm 0.2	2.9 \pm 0.1	40.0 \pm 0.8	2.2 \pm 0.2	42.4 \pm 0.3	3.4 \pm 0.2
<i>Q. grandiflora</i>	39.2 \pm 1.2	2.7 \pm 0.5	35.1 \pm 1.6	3.1 \pm 0.6	36.9 \pm 0.4	3.7 \pm 0.2	36.6 \pm 0.5	2.7 \pm 0.4
<i>T. aurea</i>	38.9 \pm 0.5	2.9 \pm 0.3	35.7 \pm 0.4	3.0 \pm 0.1	38.4 \pm 0.7	2.2 \pm 0.1	n.a	na
<i>E. dysenterica</i>	44.0 \pm 0.3	1.9 \pm 0.0	39.0 \pm 0.3	1.8 \pm 0.1	n.a	n.a	39.5 \pm 0.2	2.2 \pm 0.2
<i>B. gaudichaudii</i>	39.7 \pm 0.3	3.1 \pm 0.1	36.7 \pm 0.5	1.4 \pm 0.1	36.1 \pm 1.3	2.2 \pm 0.1	39.5 \pm 0.5	2.2 \pm 0.2
<i>I. cylindrica</i>	40.8 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	43.0 \pm 0.3	2.4 \pm 0.6	45.5 \pm 0.3	3.5 \pm 0.1	42.2 \pm 0.4	1.8 \pm 0.0
<i>E. contortisiliquum</i>	40.8 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	43.0 \pm 0.3	2.4 \pm 0.6	45.5 \pm 0.3	3.5 \pm 0.1	n.a	n.a
<i>D. alata</i>	40.9 \pm 0.2	3.2 \pm 0.1	38.7 \pm 0.3	5.0 \pm 0.2	47.7 \pm 0.4	4.0 \pm 0.1	n.a	n.a
<i>S. striata</i>	39.6 \pm 0.3	1.7 \pm 0.2	38.1 \pm 1.4	1.6 \pm 0.2	41.8 \pm 0.7	3.0 \pm 0.1	n.a	n.a
<i>P. multijuga</i>	45.3 \pm 0.3	2.0 \pm 0.1	44.8 \pm 0.4	2.6 \pm 0.1	48.4 \pm 0.2	2.8 \pm 0.0	n.a	n.a

Tabela 5 Ap. Resultados da análise de variância para o efeito do modo de dispersão (anemocoria-zoocoria) e do ambiente de origem das espécies (fisionomia: florestas e savana) nas concentrações de nitrogênio das plântulas (folhas, caule e raiz).

Variável resposta	Fonte variação	df	F-valor	P-valor
Folhas	Modo de dispersão	1	1.701	0.224
	Fisionomia	1	0.065	0.805
	Resíduos	10		
Caule	Modo de dispersão	1	0.485	0.502
	Fisionomia	1	0.373	0.505
	Resíduos	10		
Raiz	Modo de dispersão	1	0.844	0.380
	Fisionomia	1	2.019	0.186
	Resíduos	10		

Tabela 6 Valores médios de crescimento de caule, raiz e número de folhas de plântulas de espécies arbóreas anemocóricas e zoocóricas do Cerrado do Brasil Central (média \pm erro padrão; n=20). Valores expressos em centímetros (cm).

Espécies	Caule	Raiz	Nº folhas
<i>M. urundeuva</i>	6.7 \pm 0.3	3.1 \pm 0.3	4.3 \pm 0.1
<i>V. pyramidalis</i>	3.7 \pm 0.1	8.3 \pm 0.8	2.7 \pm 0.2
<i>H. impetiginosus</i>	8.9 \pm 0.7	13.7 \pm 1.0	6.9 \pm 0.7
<i>P. reticulata</i>	5.4 \pm 0.2	9.2 \pm 0.1	3.0 \pm 0.3
<i>P. platycephala</i>	4.8 \pm 0.2	4.6 \pm 0.7	1.4 \pm 0.1
<i>K. coriacea</i>	2.9 \pm 0.1	5.4 \pm 0.4	1.2 \pm 0.1
<i>K. speciosa</i>	3.6 \pm 0.1	14.9 \pm 0.7	1.8 \pm 0.2
<i>Q. grandiflora</i>	3.8 \pm 0.4	7.8 \pm 1.1	0.7 \pm 0.5
<i>T. aurea</i>	2.8 \pm 0.3	6.3 \pm 0.4	4.8 \pm 0.3
<i>E. dysenterica</i>	2.0 \pm 0.2	17.5 \pm 0.7	0.3 \pm 0.2
<i>B. gaudichaudii</i>	11.8 \pm 0.6	17.9 \pm 1.2	0.3 \pm 0.1
<i>I. cylindrica</i>	11.7 \pm 0.5	25.8 \pm 2.0	11.2 \pm 0.6
<i>O. arborea</i>	8.1 \pm 0.1	13.6 \pm 1.1	2.2 \pm 0.1
<i>E. contortisiliquum</i>	26.5 \pm 1.2	16.1 \pm 0.9	7.2 \pm 0.3
<i>D. alata</i>	18.6 \pm 0.8	15.7 \pm 0.5	4.2 \pm 0.2
<i>S. striata</i>	16.2 \pm 0.6	15.4 \pm 0.6	3.5 \pm 0.1
<i>P. multijuga</i>	20.9 \pm 0.3	21.5 \pm 1.2	2.6 \pm 0.1

Tabela 7 Valores médios de massa seca de caule, raiz, folhas e cotilédones de plântulas de espécies arbóreas anemocóricas e zoocóricas do Cerrado do Brasil Central (media \pm erro padrão; n=20). Valores expressos em grama (g).

Espécies	Caule	Raiz	Folhas	Cotilédones
<i>M. urundeuva</i>	0.003 \pm 0.000	0.006 \pm 0.002	0.007 \pm 0.001	0.002 \pm 0.000
<i>V. pyramidalis</i>	0.033 \pm 0.001	0.053 \pm 0.003	0.014 \pm 0.004	0.046 \pm 0.000
<i>H. impetiginosus</i>	0.041 \pm 0.004	0.025 \pm 0.005	0.064 \pm 0.009	0.019 \pm 0.002
<i>P. reticulata</i>	0.030 \pm 0.003	0.018 \pm 0.002	0.052 \pm 0.004	0.049 \pm 0.021
<i>P. platycephala</i>	0.013 \pm 0.001	0.011 \pm 0.001	0.028 \pm 0.003	n.a
<i>K. coriacea</i>	0.023 \pm 0.001	0.044 \pm 0.005	0.018 \pm 0.003	0.069 \pm 0.002
<i>K. speciosa</i>	0.020 \pm 0.001	0.107 \pm 0.013	0.050 \pm 0.007	0.099 \pm 0.006
<i>Q. grandiflora</i>	0.014 \pm 0.002	0.017 \pm 0.004	0.011 \pm 0.001	0.102 \pm 0.033
<i>T. aurea</i>	0.009 \pm 0.001	0.017 \pm 0.002	0.054 \pm 0.005	0.056 \pm 0.006
<i>E. dysenterica</i>	0.010 \pm 0.001	0.078 \pm 0.007	0.048 \pm 0.001	0.632 \pm 0.038
<i>B. gaudichaudii</i>	0.056 \pm 0.004	0.091 \pm 0.011	0.073 \pm 0.027	0.526 \pm 0.012
<i>I. cylindrica</i>	0.086 \pm 0.004	0.086 \pm 0.003	0.284 \pm 0.011	0.146 \pm 0.009
<i>O. arborea</i>	0.056 \pm 0.003	0.043 \pm 0.003	0.128 \pm 0.006	n.a
<i>E. contortisiliquum</i>	0.145 \pm 0.012	0.070 \pm 0.006	0.359 \pm 0.030	n.a
<i>D. alata</i>	0.302 \pm 0.020	0.176 \pm 0.007	0.466 \pm 0.032	n.a
<i>S. striata</i>	0.225 \pm 0.013	0.269 \pm 0.038	0.769 \pm 0.044	n.a
<i>P. multijuga</i>	0.509 \pm 0.019	0.214 \pm 0.011	1.046 \pm 0.045	n.a

Considerações finais

Para o conjunto de espécies analisadas, as sementes zoocóricas apresentaram os maiores valores de massa seca e maior amplitude de variação na massa, quando comparadas às sementes anemocóricas. Esse resultado pode estar relacionado ao modo de dispersão das sementes. Grandes variações em termos de massa não representaria uma barreira à dispersão de sementes zoocóricas, uma vez que podem ser transportadas por animais de diferentes portes, o que difere de sementes anemocóricas que necessitam ser leves para serem transportadas pelo vento.

Em relação às reservas compactadas, verificamos que as sementes anemocóricas apresentaram maior investimento neste tipo de reservas que as zoocóricas, o que também corrobora com a hipótese inicial desse estudo. O empacotamento de reservas parece desempenhar um papel mais importante para espécies com sementes anemocóricas do que para as zoocóricas, que por serem menos limitadas em tamanho (massa), seriam menos restritas quanto aos compostos acumulados. As sementes anemocóricas tiveram como principal composto de reserva, lipídeos, enquanto as zoocóricas acumularam preferencialmente açúcares solúveis, amido ou lipídeos, dependendo da espécie. Além disso, foi verificado que ocorria uma rápida queda das concentrações de amido a medida que aumentavam os valores de lipídeos, indicando a existência de um *tradeoff* no acúmulo destas reservas de carbono nas sementes. As sementes anemocóricas, além de serem mais ricas em compostos de carbono, também tiveram maiores concentrações de nutrientes minerais (P, Mg, Zn e Cu) que as zoocóricas. Desse modo, os resultados mostraram que o modo de dispersão e não o tipo de ambiente é que estaria restringindo o conteúdo de reservas em sementes de espécies arbóreas de savana e de floresta.

Sementes anemocóricas e zoocóricas também apresentaram diferenças em relação ao tipo de cotilédone. Todas as plântulas provenientes das sementes zoocóricas tinham cotilédones de reservas, de curta duração para a maioria das espécies, sendo mantidos por 49 dias após a germinação apenas em *Eugenia dysenterica*, *Brosimum gaudichaudii* e *Inga cylindrica*. Esse consumo diferenciado das reservas cotiledonares, indica a existência de duas estratégias diferentes de estabelecimento para as espécies zoocóricas. Os cotilédones de sementes anemocóricas em contraposição, foram do tipo foliáceo/fotossintético que permaneceram ligados à plântula até o final do experimento, indicando que estas espécies

estão sob forte pressão seletiva para o acúmulo de reservas compactadas devido ao tamanho reduzido de suas sementes, que é compensado com cotilédones foliáceos com alta capacidade fotossintética. Baseado nesses resultados, seria interessante examinar quando que as plântulas mudam sua dependência dos recursos da semente, para recursos externos e como está relacionado à vida útil dos cotilédones nessas espécies.

O modo de dispersão também influenciou o desenvolvimento inicial das plantas. Plântulas provenientes de sementes zoocóricas eram maiores, tinham valores mais altos de massa seca, carbono e nitrogênio que as de sementes anemocóricas. Esses resultados podem estar relacionados aos maiores valores de massa das sementes zoocóricas, o que foi confirmado pela relação positiva da massa das sementes com a massa seca das plântulas. A massa das sementes não teve efeito na relação razão raiz:parte aérea, uma vez que não foram encontradas diferenças estatísticas de alocação entre os grupos anemocórica-zoocórica. De modo geral, a massa da semente contribuiu com o crescimento das plântulas como um todo. Por outro lado, não encontramos diferença entre plântulas de savana e floresta, o que pode estar relacionado à grande ocorrência de espécies arbóreas com dispersão zoocórica tanto nas formações florestais quanto nas savânicas. Esses resultados refutam a hipótese desse estudo, pois se esperava que plântulas de espécies florestais tivessem um maior desenvolvimento da parte aérea, em contraste com plântula de espécies de savana que teria um investimento prioritário de biomassa no sistema radicular, com concentrações mais altas de carbono e nitrogênio neste órgão.

Comparamos nesse estudo, também, as concentrações de nitrogênio das sementes e plântulas das espécies leguminosa em relação às não-leguminosa. Sementes e plântulas de espécies leguminosa tinham maiores concentrações de nitrogênio que as não-leguminosa. Os maiores valores de nitrogênio em folhas de plântulas de leguminosas pode estar relacionado à maior quantidade desse composto na semente, uma vez que ao final do experimento, apenas uma espécie apresentou nódulos nas raízes. Assim, é importante ressaltar a importância de estudos que investiguem o papel das reservas das sementes no desenvolvimento e estabelecimento de plântulas de espécies leguminosas noduladoras, como por exemplo, se o esgotamento das reservas cotiledonares nessas espécies está relacionado ao surgimento de nódulos no primeiro mês de vida da planta e se isso levaria ao esgotamento mais rápido das reservas da semente.

Em uma perspectiva de complementar o presente estudo seria interessante uma análise mais detalhada dos compostos de reservas das sementes, especialmente as anemocóricas que por ocorrem em ambientes mais abertos como as savanas, se espera que tenham menor conteúdo de água e um maior investimento em reservas que contribuiriam para a manutenção da capacidade germinativa das sementes. Uma análise possível seria a qualificação dos açúcares solúveis ou perfil dos lipídios, que foi principal reserva das sementes anemocóricas, pois a presença de oligossacarídeos da série rafínósica e alguns lipídeos têm sido relacionada à tolerância à dessecação em sementes.