

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 04/08/2019.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**ECOFISIOLOGIA DA GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO INICIAL DE
Araucaria angustifolia EM RESPOSTA À TEMPERATURA**

LORENA EGÍDIO DE CASTRO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

JULHO - 2017

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

ECOFISIOLOGIA DA GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO INICIAL DE
Araucaria angustifolia EM RESPOSTA À TEMPERATURA

LORENA EGÍDIO DE CASTRO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

JULHO - 2017

581.1 Castro, Lorena Egídio de
C355e Ecofisiologia da germinação e crescimento inicial de
Araucária angustifolia em resposta à temperatura / Lorena
Egídio de Castro. - Rio Claro, 2017
76 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Gustavo Habermann

1. Fisiologia vegetal. 2. Pinheiro brasileiro. 3. Ecologia
das plantas. I. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Rio Claro



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: ECOLOGIA DE SEMENTES E MUDAS DE *Araucaria angustifolia* EM RESPOSTA À TEMPERATURA.

AUTORA: LORENA EGIDIO DE CASTRO

ORIENTADOR: GUSTAVO HABERMANN

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. GUSTAVO HABERMANN
Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Prof. Dr. DAVI RODRIGO ROSSATTO
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Profa. Dra. CAMILA KISSMANN
Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP

Profa. Dra. ANA CAROLINA MAIOLI CAMPOS BARBOSA
Departamento de Ciências Florestais / Universidade Federal de Lavras

Profa. Dra. LÚCIA REBELLO DILLENBURG
Departamento de Botânica / Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Rio Claro, 04 de agosto de 2017

Título alterado para: ECOFISIOLOGIA DA GERMINAÇÃO E CRESCIMENTO INICIAL DE *ARAUCARIA ANGUSTIFOLIA* EM RESPOSTA À TEMPERATURA.

**À minha mãe Conceição, pela vida e por todo amor e dedicação.
Aos meus avós, pai, padrasto e tia Rosa, pelo carinho e cuidado.**

DEDICO

**“Digo: o real não está na saída nem na chegada:
ele se dispõe para a gente é no meio da travessia”**

(Guimarães Rosa- Grande Sertão: Veredas)

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço à Deus pelo dom da vida e pela oportunidade de viver mais essa experiência

Agradeço à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – UNESP, Instituto de Biociências da UNESP – Campus Rio Claro, pela infraestrutura e apoio técnico e pela oportunidade de realização do doutorado em Biologia Vegetal.

Agradeço à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa e apoio financeiro.

Agradeço à banca avaliadora pela disponibilidade em avaliar este trabalho.

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Gustavo Habermann, pela oportunidade dada, por todos os ensinamentos e por se fazer sempre presente. Aproveito a oportunidade para expressar minha admiração por sua conduta e profissionalismo.

Ao Thales Barbosa e ao Felipe Pedrosa pela ajuda indispensável na coleta de dados em campo e laboratório, sem vocês não seria possível!

Ao Anésio, funcionário do PECJ, pela valiosa ajuda na coleta de dados no parque.

Aos funcionários da Unesp Sílvia e João pela importante ajuda nos experimentos.

Aos meus pais, avós, padrasto, tia Rosa e Maria José, por todo apoio e incentivo dado durante toda minha vida.

Às minhas amigas de longe que sempre estiveram presentes e me deram força nos momentos difíceis, em especial à Saritinha, Bruna, Amanda, Eldinha, Mayra e também ao amigo Isaac.

Às minhas amigas queridas do laboratório: Anna, Giselle, Marina, Mariana, Brendinha, Otávia e também ao Eduardo pela amizade e pela agradável convivência, adoro vocês!!

Às amigas Letícia, Betânia, Natália e Laurinha pela amizade desde o início do doutorado e por todo apoio que me deram.

Á minha amiga querida Patrícia Tiemi pela amizade, por me ouvir e aconselhar tantas vezes, pela parceria no GG e na busca pelo autoconhecimento.

Às minhas irmãs do coração Brendinha e Juliana por alegrarem a reta final do meu doutorado e por compartilharem comigo a busca pelo caminho do bem.

Ao meu amado Pereirinha por todo carinho, por cuidar de mim e por me apoiar na reta final da tese.

À todos os conhecidos, colegas e amigos que encontrei durante esta caminhada, com os quais tenho a certeza de ter aprendido algo.

Fica aqui minha gratidão a todos!!!

SUMÁRIO RESUMO	9
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO GERAL	10
REFERÊNCIAS.....	14
CAPÍTULO 1: Seeds of <i>Araucaria angustifolia</i>: To bury or not to bury? That's the ecological question!.....	18
Abstract	18
Introduction.....	19
Material and Methods	22
Plant material and area description.....	22
Field and laboratory experimental designs	22
Field seed and soil water content	24
Germination rate	24
Biometric data of seedling laboratory study	25
Data analysis	26
Results.....	27
Discussion	29
Acknowledgements	33
References.....	34
Figures	37
CAPÍTULO 2: Increased growth of <i>Araucaria angustifolia</i> under warm conditions is unaccompanied by increased photosynthetic performance.....	45
Abstract	46
Introduction.....	46
Material and methods.....	49
Plant material	49
Study design and experimental conditions	49
Soil fertility.....	50
Biometric parameters	51
Plant nutritional status	51
Leaf gas exchange.....	52
Data analysis	52
Results.....	53
Discussion	55

Acknowledgments	60
References.....	60
Tables.....	66
Figures:	68
Supplementary material:	74
CONSIDERAÇÕES FINAIS	76

RESUMO

A *Araucaria angustifolia* é a espécie chave das florestas ombrófilas mistas, cuja distribuição está associada à climas frios, entretanto pouco se sabe a respeito das respostas da espécie à temperatura. O objetivo do presente trabalho foi avaliar o efeito da temperatura no desempenho de sementes, plântulas e mudas. As respostas das sementes foram avaliadas em condições de laboratório e em condições de campo, levando-se em consideração o efeito do enterrio das sementes, que na natureza é realizado por animais dispersores. Ao contrário do esperado, observou-se que as plântulas e mudas de um ano e meio de idade apresentaram melhor desempenho ecofisiológico em maiores temperaturas e amplitudes térmicas. Também foi observado que o enterrio de sementes proporcionou maiores porcentagens de germinação quando comparado com sementes que não foram enterradas, o que se deve à melhores condições de temperatura e umidade.

ABSTRACT

Araucaria angustifolia is the key species from mixed ombrophilous forests, whose distribution is associated with cold climates, but the responses of the species to temperature are little known. The objective of the present work was to evaluate the effect of temperature on the performance of seeds, seedlings, and young plants. The seed responses were evaluated under laboratory conditions and field conditions, considering the effect of seed burial, which in nature is carried out by dispersing animals. Contrary to expected, it was observed that seedlings and one year and a half plants presented a better ecophysiological performance at higher temperatures and thermal amplitudes. It was also observed that seed burial provided higher percentages of germination, which is due to the better conditions of temperature and humidity, when compared to seeds that were not buried.

INTRODUÇÃO GERAL

O crescimento e desenvolvimento das plantas é coordenado pelas variações ambientais. Dentre as variações ambientais, a temperatura é um dos principais sinalizadores para ajustes metabólicos durante o ciclo de vida das plantas (Franklin, 2009). Desta forma, a temperatura pode influenciar o funcionamento dos meristemas (Savvides, 2017), com consequências na emissão de folhas (Stewart et al., 2016), no crescimento das raízes (Schenker et al., 2014), nos processos hormonais que regulam o crescimento (Stavang et al., 2009) e na fotossíntese (Sage & Kubien, 2007). A reprodução das plantas também sofre influência da temperatura, visto que o início do período de floração é determinado principalmente por horas de luz e temperatura e em algumas espécies só é iniciado após exposição prolongada à baixas temperaturas, processo conhecido como vernalização (Capovilla et al., 2014).

Incrementos na temperatura promovem aumento nas taxas metabólicas, e de modo geral estimulam o crescimento das plantas (Wigge, 2013). Maiores temperaturas relacionam-se principalmente a maior alongamento do caule e maior acúmulo de biomassa de caules e folhas (Atkin et al., 2005). Para algumas espécies, além de menor biomassa, longos períodos de frio resultam em folhas mais espessas e menor área foliar (Patel & Franklin, 2009; Gorsuch et al., 2010). A fotossíntese também responde de forma positiva ao aumento de temperatura até que se atinja uma temperatura ótima, acima da qual há queda nas taxas fotossintéticas (Yamori et al., 2014). A temperatura ótima está geralmente associada às temperaturas do ambiente de origem das plantas (centro de origem genético), mas este parece ser um caráter plástico, permitindo que as plantas mantenham a eficiência fotossintética em diferentes condições de crescimento (Slot & Winter, 2017).

A maioria dos estudos fisiológicos sobre respostas às temperaturas são

realizados com espécies cultivadas (Bita & Gerart, 2013; Sánchez et al., 2014; Asseng et al., 2015) e pouco se sabe a respeito das respostas das espécies nativas e de climas subtropicais, como as coníferas, às variações de temperatura. As gimnospermas estão distribuídas em regiões de clima frio e conseqüentemente são adaptadas à esta condição. Alguns estudos mostram que o incremento na temperatura poderá provocar uma redução em larga escala das florestas de coníferas até o ano de 2100 (Mcdowell, 2016). Entretanto, há algumas evidências de que estas plantas também possam ser beneficiadas por incrementos na temperatura, uma vez que ainda não estão no limiar térmico, ao contrário das espécies de regiões quentes (Way & Oren, 2010). Dessa forma, são necessários mais estudos para elucidação das respostas fisiológicas e adaptações das plantas ao clima.

A *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, também conhecida como pinheiro brasileiro ou pinheiro do Paraná, é uma gimnosperma nativa da América do Sul e caracterizada como espécie chave da Floresta Ombrófila Mista (Overbeck, 2007). As populações de *A. angustifolia* estão distribuídas de forma fragmentada em um amplo gradiente latitudinal, entre 19° 15' até 31° 30' S e 41° 30' até 54° 30' W, com relação inversa entre latitude e altitude (Ledru & Stevenson, 2012). Além disso, a espécie está sempre associada à climas subtropicais, com temperaturas médias anuais entre 18-24°C e pluviosidade entre 1500-2000 mm (Oliveira et al., 2010).

Devido à ampla distribuição latitudinal, as populações de *Araucaria* apresentam variações nos períodos de ocorrência das etapas fenológicas. Populações do sudeste do país (estados de São Paulo e Minas Gerais) concentram a dispersão de suas sementes de março a maio (Mantovani et al., 2014). Já a dispersão de sementes das populações do sul concentram-se entre maio e julho (Kissmann & Habermann, 2014). Sementes de *A. angustifolia* são recalcitrantes, o que significa que são sensíveis à perda de água e

possuem curta longevidade (Berjak, 2008). Estas sementes são dispersas com alto teor de umidade (de 40 a 50 %) e não toleram desidratação abaixo de 35% (Gasparin, 2017). Na ausência de condições para germinação, a viabilidade dos pinhões é de aproximadamente 90 dias.

Ao longo da história evolutiva das espécies há um direcionamento para a sincronização entre o período da dispersão das sementes e a janela climática adequada para germinação e crescimento das plântulas (Nathan & Muller-Landau, 2000). As sementes recalcitrantes são mais comuns em ambientes onde a dispersão de sementes ocorre na estação chuvosa e a germinação rápida para estabelecimento das plântulas representa uma vantagem ecológica para as espécies com sementes recalcitrantes (Tweddle et al., 2003).

A Floresta Ombrófila Mista é uma fitofisionomia com alta pluviosidade bem distribuída ao longo do ano (Backes, 1999). A dispersão dos pinhões no final de março no sudeste do país e em maio no sul do país, coincidem ambas com períodos chuvosos, o que poderia indicar ajustes temporais na estratégia da espécie. Entretanto, há grandes diferenças entre as temperaturas encontradas nas duas regiões durante a dispersão, o que indica que apesar da estratégia geral da espécie, é provável que também ocorram adaptações locais populacionais no estabelecimento das plantas e isso exige mais estudo.

Devido ao seu alto valor nutritivo, as sementes de *A. angustifolia* são intensamente predadas por aves e mamíferos (Solórzano-Filho, 2001; Ribeiro & Vieira, 2014). Alguns desses animais, tais como cutias (*Dasyprocta* sp.) e esquilos (*Sciurus* sp.) possuem o comportamento de enterrar sementes para consumo futuro (*scatterhoaders*) e acabam atuando como dispersores de sementes (Vander Wall & Beck, 2012). Isso ocorre porque devido à alta oferta de recursos ou mesmo devido à morte do

dispersor, algumas sementes não são recuperadas e podem germinar, recrutando novas plantas. Sementes enterradas encontram condições de temperatura e umidade diferentes das condições encontradas por sementes dispersas sobre o solo, o que acarreta em diferenças nas respostas e no sucesso do estabelecimento da planta (Batlla & Benech-Arnold, 2006).

Além de interferir no recrutamento de novos indivíduos, a alta predação dos pinhões e coleta para consumo humano (Silva & Reis, 2009) dificulta o estudo e entendimento do desempenho de sementes enterradas e não enterradas em condições naturais. Portanto, estudos que caracterizem o desempenho e as condições microclimáticas encontradas pelos pinhões no sub-bosque da Floresta Ombrófila Mista são de extrema importância e ajudam a entender as estratégias ecofisiológicas da espécie.

Diante disso, testamos aqui a Tese geral de que a baixa temperatura pode beneficiar a germinação de sementes e o crescimento de mudas de *A. angustifolia*. Logo, procuramos responder às seguintes perguntas:

1) O enterrio de sementes no sub-bosque de uma Floresta Ombrófila Mista pode favorecer a germinação da espécie?

2) Considerando que as sementes desta espécie devem germinar no outono/inverno, será que suas plântulas crescem melhor sob temperaturas baixas?

3) O crescimento de *A. angustifolia* é prejudicado por condições de temperaturas elevadas?

REFERÊNCIAS

- ASSENG, S.; EWERT, F.; MARTRE, P.; RÖTTER, R.P.; LOBELL, D.B.; CAMMARANO, D.; REYNOLDS, M.P. Rising temperatures reduce global wheat production. **Nature Climate Change**, v.5, p.143-147, 2015.
- ATKIN, O.K.; LOVEYS, B.R.; ATKINSON, L.J.; PONS, T.L. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability. **Journal of Experimental Botany**, v.57, p.267-281, 2005.
- BACKES, A. Condicionamento Climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no Brasil - II. **Pesquisa (Botânica)**, v.49, p.31-51, 1999.
- BATLLA, D.; BENECH-ARNOLD, R.L. The role of fluctuations in soil water content on the regulation of dormancy changes in buried seeds of *Polygonum aviculare* L. **Seed Science Research**, v.16, p.47-59, 2006.
- BERJAK, P.; PAMMENTER, N.W. From *Avicennia* to *Zizania*: seed recalcitrance in perspective. **Annals of Botany**, v.101, p.213-228, 2008.
- BITA, C. E.; GERATS, T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. **Frontiers in plant science**, v.4.p.273, 2013.
- CAPOVILLA, G.; SCHMID, M.; POSÉ, D. Control of flowering by ambient temperature. **Journal of experimental botany**, v. 66, p. 59-69, 2014.
- CHUINE, I. Why does phenology drive species distribution? **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v.365, p. 3149-3160, 2010.
- FRANKLIN, K.A. Light and temperature signals crosstalk in plant development. **Current opinion in plant biology**, v.12, p. 63-68, 2009.
- GASPARIN, E.; FARIA, J.M.R.; JOSÉ, A.C.; HILHORST, H.W.M.. Physiological and ultrastructural responses during drying of recalcitrant seeds of *Araucaria angustifolia*. **Seed Science and Technology**, v.4, p.1-18, 2017.

GORSUCH, PETER A.; PANDEY, SUBEDAR; ATKIN, OWEN K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves. **Plant, Cell & Environment**, v.33, p.244-258, 2010.

KISSMANN, C.; HABERMANN, G. Different approaches on seed germination to look into global warming effects on *Araucaria angustifolia*. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v.1, p.39-47, 2014.

LEDRU M.P.; STEVENSON, J. The rise and fall of the genus *Araucaria*: a southern hemisphere climatic connection. In: Haberle SG, David B Peopled landscapes: archaeological and biogeographic approaches to landscapes, 1st edn., ANU Press, Australia, p 241-254, 2012.

MCDOWELL, N.G.; WILLIAMS, A.P.; XU, C.; POCKMAN, W.T.; DICKMAN, L.T. Multi-scale predictions of massive conifer mortality due to chronic temperature rise. **Nature Climate Change**, v.6, p.295-300, 2016.

MANTOVANI, A.; MORELLATO, L. P. C.; REIS, M. S. D. Fenologia reprodutiva e produção de sementes em *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. **Brazilian Journal of Botany**, v.27, p.787-796, 2004.

NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H.C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in ecology & evolution**, v.15, p.278-285, 2000.

OLIVEIRA, J.M.; ROIG, F.A.; PILLAR, V.D. Climatic signals in tree-rings of *Araucaria angustifolia* in the southern Brazilian highlands. **Austral Ecology**, v. 35, p. 134-147, 2010.

OVERBECK, G. E.; MÜLLER, S. C.; FIDELIS, A.; PFADENHAUER, J.; PILLAR, V.D.; BLANCO, C.C.; FORNECK, E.D. Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, p. 101-116, 2007.

PATEL, D.; FRANKLIN, K. A. Temperature-regulation of plant architecture. **Plant signaling & behavior**, v.4, p.577-579, 2009.

RIBEIRO, J.F.; VIEIRA, E.M. Interactions between a seed-eating neotropical rodent, the Azara's agouti (*Dasyprocta azarae*), and the Brazilian pine *Araucaria angustifolia*. **Austral ecology**, v.39, p.279-287, 2014.

SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. **Plant, cell & environment**, v.30, p. 1086-1106, 2007.

SÁNCHEZ, B.; RASMUSSEN, A.; PORTER, J. R. Temperatures and the growth and development of maize and rice: a review. **Global change biology**, v.20, p.408-417, 2014.

SAVVIDES, A.; IEPEREN, W.; DIELEMAN, J. A.; MARCELIS, L. F. Phenotypic plasticity to altered apical bud temperature in *Cucumis sativus*: more leaves-smaller leaves and vice versa. **Plant, cell & environment**, v.40, p. 69-79, 2017.

SCHENKER, G.; LENZ, A.; KÖRNER, C.; HOCH, G. Physiological minimum temperatures for root growth in seven common European broad-leaved tree species. **Tree physiology**, v.34, p.302-313, 2014.

SILVA, C.V.; REIS, M.S.. Produção de pinhão na região de Caçador, SC: aspectos da obtenção e sua Importância para comunidades locais. **Ciência Florestal**, v.19, p. 363-374, 2009.

SLOT, M.; WINTER, K. Photosynthetic acclimation to warming in tropical forest tree seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, p.2275-2284, 2017.

SOLÓRZANO-FILHO J. A. Demografia, fenologia e ecologia da dispersão de sementes de *Araucaria angustifolia* em uma população relictual em Campos do Jordão, SP (MSc Thesis). Universidade de São Paulo, São Paulo, 2001.

STAVANG, J. A.; GALLEGO-BARTOLOMÉ, J.; GÓMEZ, M. D.; YOSHIDA, S.; ASAMI, T.; ØLSEN, J. E.; GARCIA-MARTÍNEZ, J.L.; ALABÁDI, D.;

BLÁZQUEZ, M. A. Hormonal regulation of temperature-induced growth in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v.60, p.589-601, 2009.

STEWART, J. J.; DEMMIG-ADAMS, B.; COHU, C.M.; WENZL, C.A.; MULLER, O.; ADAMS, W.W. Growth temperature impact on leaf form and function in *Arabidopsis thaliana* ecotypes from northern and southern Europe. **Plant, cell & environment**, v.39, p.1549-1558, 2016.

TWEDDLE, J.C.; DICKIE, J.B.; BASKIN, C.C.; BASKIN, J.M. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. **Journal of ecology**, v. 91, p. 294-304, 2003.

VANDER WALL, S.B.; BECK, M.J. A comparison of frugivory and scatter-hoarding seed-dispersal syndromes. **The Botanical Review**, v.78, p.10-31,2012.

VIEIRA, E.M.; RIBEIRO, J.F.; IOB,G.. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) by small rodents in two areas with contrasting seed densities in the Brazilian Araucaria forest. **Journal of Natural History**, v. 45, p. 843-854, 2011

WAY, D.A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. **Tree physiology**, v.30, p.669-688, 2010.

WIGGE, PHILIP A. Ambient temperature signalling in plants. **Current opinion in plant biology**, v. 16, p. 661-666, 2013.

YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis research**, v.119, p.101-117, 2014.

CONCLUSÃO

Ao contrário do que esperávamos, mudas de *Araucaria angustifolia* apresentaram melhor desempenho em condições de maiores temperaturas e amplitudes térmicas. Já as sementes apresentaram melhor desempenho em menores amplitudes térmicas e nas temperaturas constantes (laboratório) de 20 e 25°C. Nossos resultados sugerem que o enterrio de sementes de *A. angustifolia* por animais dispersores deve proporcionar melhores condições de umidade e temperatura para a germinação dos pinhões. Além disso, a germinação e estabelecimento da planta o quanto antes na estação de dispersão parece garantir melhores condições para crescimento da mesma. Diante disso, podemos dizer que incrementos na temperatura poderiam ser mais prejudiciais ao sucesso germinativo das sementes do que para o crescimento das mudas, o que indica que as respostas das sementes sejam realmente um filtro ecológico para o estabelecimento da espécie.