

# **ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES OCORRENTES EM UMA FLORESTA DE RESTINGA**

**LUCIANA ANDRÉA PIRES**

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade Estadual  
Paulista “Julio de Mesquita Filho”,  
Campus de Rio Claro, para a obtenção do  
título de Doutor em Ciências Biológicas  
(Área de Concentração: Biologia Vegetal)

**Rio Claro  
Estado de São Paulo – Brasil  
Março de 2006**

# **ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES OCORRENTES EM UMA FLORESTA DE RESTINGA**

**LUCIANA ANDRÉA PIRES**

**Orientador: Prof. Dr. Victor José Mendes Cardoso**

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade Estadual  
Paulista “Julio de Mesquita Filho”,  
Campus de Rio Claro, para a obtenção do  
título de Doutor em Ciências Biológicas  
(Área de Concentração: Biologia Vegetal)

**Rio Claro  
Estado de São Paulo – Brasil  
Março de 2006**

581.5 Pires, Luciana Andréa  
P667e Ecofisiologia de espécies ocorrentes em uma floresta de  
restinga da Ilha do Cardoso - SP / Luciana Andréa Pires. –  
Rio Claro : [s.n.], 2006  
251 f. : il., tabs., fots., gráfs.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista,  
Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientador: Victor José Mendes Cardoso

1. Ecologia vegetal. 2. Fisiologia vegetal. 3. Germinação.  
4. Crescimento. 5. Regeneração. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI – Biblioteca da UNESP  
Campus de Rio Claro/SP

**“Se não houver frutos, valeu a beleza das flores  
Se não houver flores, valeu a sombra das folhas  
Se não houver folhas,  
Valeu a intenção da semente”**

**(Henfil)**

**Aos meus pais, Maria Zoraide e Nelson,  
Dedico**

## AGRADECIMENTOS

Este trabalho só foi possível graças à contribuição, direta e indireta, de muitas pessoas que gostaria de agradecer:

O meu orientador, Dr. Victor J. M. Cardoso, pela confiança, amizade, paciência, e ensinamentos científicos e pessoais;

Ao CNPq, pelo apoio financeiro;

A Coordenação do Projeto Parcelas Permanentes/Biota-Fapesp por possibilitar a inclusão deste trabalho, e pela ajuda financeira nas viagens de campo; à sua equipe técnica pela inestimável contribuição no fornecimento de dados e apoio, especialmente à Mariana, Chicão, Rose, Cibele, Andréia e Sérgio.

Os auxiliares do campo, Cláudio, Juninho, Ary, e muito especialmente, o Ednilson da Silva (o Nanuka) pelo companheirismo e total desempenho nos trabalhos de campo;

O Diretor (Marcos) e funcionários do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, pela ajuda logística na pesquisa e cordialidade, especialmente, o Lair.

Ao pessoal da Ilha do Cardoso pela generosidade, acolhimento, alegria e lições de vida;

Ao Dr. Pablo G. Carrasco pelas mudas de *Ocotea pulchella* cedidas;

Aos funcionários e professores do Departamento de Botânica da Unesp, Rio Claro, especialmente seu Rui e João pela força no Jardim Experimental, a Celinha pela cortesia, as secretárias da pós-graduação, e o professor Massanori, pela amizade e descontraídas conversas, científicas ou não;

Aos amigos que ajudaram diretamente neste trabalho: Artur Wieckzorec, pela realização dos mapas; Aloysio Teixeira, pela PCA; a Valesca Ziparro e Paulo Rubin pela leitura de parte do manuscrito; ao Edson Simão, pela ajuda nos experimentos no Jardim Experimental; a Piti, pela força na bibliografia; a Adriana pela disposição em sempre ajudar, o João pelo empréstimo do computador, o Roberto pelas dicas nas análises estatísticas, o Rodrigo de Castro pelas informações “fenológicas”, e o Antonio Pádua e Yuri pela ajuda no campo.

Aos amigos, que sempre me dão a mão e fazem a vida mais feliz;

A minha família - pais, irmãos, cunhados, sobrinhos, todo o pessoal do “quintal” e o Marcello, por tudo!

## ÍNDICE

	PÁGINA
<b>LISTA DE TABELAS</b>	vi
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	viii
<b>ABREVIACÕES UTILIZADAS</b> .....	xx
<b>RESUMO</b> .....	xxii
<b>ABSTRACT</b> .....	xxv
<b>APRESENTAÇÃO</b> .....	xxvii
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	001
1. A problemática abordada e os objetivos.....	001
2. Caracterização da área de estudo.....	004
3. Descrição e caracterização dos pontos de amostragens.....	006
4. Caracterização das espécies estudadas.....	012
5. Literatura citada.....	016
<b>CAPÍTULO 1 – GERMINAÇÃO DE ESPÉCIES OCORRENTES EM UMA FLORESTA DE RESTINGA NA ILHA DO CARDOSO, SP.</b>	
1. Introdução .....	021
2. Material e Métodos .....	024
2.1 Caracterização das sementes.....	024
2.2 Ensaio em laboratório.....	025
2.3 Ensaio em campo.....	027
2.4 Análises estatísticas.....	030
3. Resultados .....	030
3.1 Caracterização das sementes.....	030
3.2 Ensaio em laboratório .....	031
3.3 Ensaio em campo.....	032
4. Discussão.....	046
5. Considerações finais.....	052
6. Literatura citada.....	053

PÁGINA

**CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DA LUZ E UMIDADE DO SOLO NA SOBREVIVÊNCIA E CRESCIMENTO INICIAL DE *Ocotea pulchella* Mart. (LAURACEAE) E *Ternstroemia brasiliensis* Cambess (PENTAPHYLLACACEAE), DUAS ESPÉCIES DE UMA FLORESTA DE RESTINGA DA ILHA DO CARDOSO-SP.**

1. Introdução .....	059
2. Material e Métodos .....	061
2.1 Experimentos em condições semi-controladas.....	061
2.2 Experimentos no campo.....	064
2.3 Variáveis biológicas analisadas.....	066
2.4 Análises estatísticas.....	068
3. Resultados .....	065
3.1 Os ambientes – condições físicas.....	069
3.2 Experimentos em condições semi-controladas.....	071
3.2.1 <i>Ocotea pulchella</i> – Sobrevivência .....	071
3.2.2 <i>Ocotea pulchella</i> – Crescimento.....	074
3.2.3 <i>Ternstroemia brasiliensis</i> – Sobrevivência .....	098
3.2.4 <i>Ternstroemia brasiliensis</i> – Crescimento.....	098
3.3 Experimentos no campo.....	106
3.3.1 <i>Ocotea pulchella</i> – Sobrevivência.....	106
3.3.2 <i>Ocotea pulchella</i> – Crescimento.....	108
3.3.3 <i>Ternstroemia brasiliensis</i> – Sobrevivência.....	119
3.3.4 <i>Ternstroemia brasiliensis</i> – Crescimento.....	120
4. Discussão .....	124
4.1 Os ambientes estudados.....	124
4.2 Sobrevivência <i>Ocotea pulchella</i> .....	125
4.2 Sobrevivência <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	127
4.3 Crescimento <i>Ocotea pulchella</i> .....	129
4.3 Crescimento <i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	135
4.4 Comparação entre as espécies.....	137

	PÁGINA
5. Considerações finais.....	139
6. Literatura citada.....	140
<b>CAPÍTULO 3: ASPECTOS DA REGENERAÇÃO NATURAL DE <i>Ocotea pulchella</i> Mart. (LAURACEAE) E <i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess. (PENTAPHYLLACACEAE) EM DISTINTAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS DE UMA FLORESTA DE RESTINGA.</b>	
1. Introdução .....	149
2. Material e Métodos .....	152
2.1 Área de Estudo .....	152
2.2 Chuva e Banco de Sementes, Emergência e Sobrevivência de plântulas na regeneração .....	153
2.3 Crescimento de plântulas.....	155
2.4 Análises estatísticas.....	155
2.5 Mapas de distribuição através da estimativa por krigagem.....	155
3. Resultados.....	156
3.1 Área de estudo e as espécies estudadas.....	156
3.2 Chuva e banco de sementes, emergência e sobrevivência de plântulas .....	159
<i>Ocotea pulchella</i> .....	159
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	170
3.3 Crescimento de plântulas na regeneração natural.....	177
<i>Ocotea pulchella</i> .....	177
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	180
4. Discussão.....	183
<i>Ocotea pulchella</i> .....	183
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	192
5. Conclusões.....	197
6. Literatura citada.....	199

	PÁGINA
<b>CAPÍTULO 4: RITMOS SAZONAIS DE <i>Ocotea pulchella</i> Mart. (LAURACEAE) E <i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess. (PENTAPHYLLACACEAE) NUMA FLORESTA DE RESTINGA.</b>	
1. Introdução.....	208
2. Material e Métodos .....	210
2.1 Área de Estudo .....	210
2.2 Produção de Serapilheira, e Sazonalidade da deposição de folhas, da frutificação e do crescimento de plântulas de <i>Ocotea pulchella</i> e <i>Ternstromia brasiliensis</i> .....	211
2.3 Análises estatísticas.....	212
3. Resultados.....	212
3.1 Produção de serapilheira - total, folhas e frutos- e deposição foliar específicas anuais.....	212
3.2 Sazonalidade da deposição de folhas, frutificação, dinâmica de plântulas e crescimento das espécies estudadas.....	213
<i>Ocotea pulchella</i> .....	213
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> .....	223
4. Discussão .....	230
<i>Ocotea pulchella</i> .....	230
<i>Ternstromia brasiliensis</i> .....	236
5. Considerações finais.....	240
6. Literatura citada.....	241

	PÁGINA
<b>CONCLUSÕES FINAIS</b> .....	247
<b>APÊNDICE</b> .....	250
Anexo 1 – O Projeto “ Parcelas Permanentes”.....	250
Anexo 2 - Análise química de substrato orgânico utilizado nos experimentos de sobrevivência e crescimento de plântulas de <i>O. pulchella</i> e <i>T. brasiliensis</i> , e de juvenis da primeira, realizados no Jardim Experimental.....	251
Anexo 3 - Correlação de Pearson ( $r$ ) das variáveis ambientais (luz e umidade e nutrientes do solo) da floresta de Restinga, avaliadas nos locais onde foram realizados os experimentos de sobrevivência e crescimento das plantas de <i>O. pulchella</i> e <i>T. brasiliensis</i> .....	251

## ÍNDICE DE TABELAS

<b>Capítulo 1</b>	<b>PÁGINA</b>
Tabela 1 - Radiação fotossinteticamente ativa (média e erro-padrão em $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e percentagem (%) em relação a área mais iluminada, e temperatura, mínima e máxima, estimadas nos diferentes ambientes da floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP.....	028
<b>Capítulo 2</b>	
Tabela 1 - Valores médios de luz (RFA), em ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), e temperatura (média anual de 2004) nos diferentes tratamentos de luz no JE.....	065
Tabela 2 - Valores médios de luz (RFA), em ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e % em relação a área mais iluminada, umidade do solo e temperatura média, mínima e máxima nos diferentes ambientes da floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP .....	065
Tabela 3. Análise química do solo, média e desvio-padrão, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP.....	070
<b>Capítulo 3</b>	
Tabela 1- Correlações significativas da densidade de plântulas – média anual e de cada ano separadamente - com luz, deposição de sementes (média e de cada ano) e número de mortos em cada ano.....	160
Tabela 2- Correlações significativas entre os dados de chuva de semente, emergência e mortalidade de plântulas de <i>O. pulchella</i> .....	161
Tabela 3- Limitação de Sementes (LS), e seus componentes (Fonte – LF, e Dispersão - LD) e Limitação de Estabelecimento Fundamental (LEF) e de Estabelecimento Realizadas (LER) quantificadas para <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma Floresta de Restinga.....	162
Tabela 4- Correlações significativas com os dados de luz, chuva de sementes e densidade de plântulas de <i>T. brasiliensis</i> no sub-bosque seco da floresta de restinga.....	171

	Página
Tabela 5- Limitação de Sementes (LS), e seus componentes (Fonte – LF, e Dispersão - LD) e Limitação de Estabelecimento Fundamental (LEF) e de Estabelecimento Realizada (LER), quantificadas para <i>T. brasiliensis</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	172

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	<b>PÁGINA</b>
Figura 1 - Localização da área de estudo (retirado de Gomes 2005).....	004
Figura 2 - Dados de precipitação e temperatura média do período de estudo, obtidos em Cananéia-SP.....	005
Figura 3 - Localização da parcela inserida na Floresta de Restinga, na Ilha do Cardoso-SP.....	006
Figura 4 - Fisionomia de clareira no interior da parcela estudada.....	007
Figura 5 - Mapa de distribuição dos solos na parcela de uma floresta de restinga na Ilha do Cardoso, SP (retirado de Gomes 2005).....	008
Figura 6 – Transecto do perfil de solo na parcela estudada (retirado Gomes 2005).....	008
Figura 7 - Flutuação térmica durante o ano (dezembro/03 – novembro/04) nas distintas condições ambientais de uma floresta de restinga na Ilha do Cardoso, SP.....	010
Figura 8 - Médias mensais da umidade superficial do solo durante o ano em distintas condições de uma floresta de restinga.....	011
Figura 9 - Estimativa da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), em Fevereiro e Agosto de 2005, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	011
Figura 10 – Fisionomias de sub-bosque no interior da parcela estudada.....	012
Figura 11 - Frutos, verdes e maduros, e plântula de <i>O. pulchella</i> .....	013
Figura 12 – Frutos, verdes e maduros (com sementes expostas), e plântulas (pós-germinação) de <i>T. brasiliensis</i> .....	014
Figura 13 - Sementes germinadas de <i>Erythroxylum amplifolium</i> .....	015
Figura 14 – Semente germinada de <i>Pera glabrata</i> .....	015
<b>CAPITULO 1 -</b>	
Figura 1 – Médias mensais da umidade superficial do solo em distintas condições de uma floresta de restinga.....	029
Figura 2 – Curva de embebição das espécies estudadas da floresta de restinga..	031
Figura 3 – Germinabilidade (A), e velocidade da germinação (B) de sementes de <i>O. pulchella</i> sob diferentes tratamentos de luz.....	033

	PÁGINA
Figura 4- Germinabilidade (A) e velocidade da germinação (B) de sementes (controle), frutos, e sementes submetidos ao alagamento, de <i>O. pulchella</i> , sob 25° C.....	033
Figura 5 - Germinabilidade (A), velocidade (B) e sincronia da germinação (C) de sementes de <i>O. pulchella</i> , no escuro, submetidas a diferentes temperaturas. ....	034
Figura 6 - Germinabilidade (A) e velocidade da germinação (B) de sementes de <i>T. brasiliensis</i> , sob 25°C, em diferentes tratamentos: luz branca (controle), escuro, vermelho-extremo, e, sob luz branca, sementes com arilo e sem arilo em substrato alagado.....	035
Figura 7 – Germinabilidade, velocidade e sincronia da germinação de sementes de <i>T. brasiliensis</i> , sob luz branca (A, B e C), e no escuro (D, E e F), submetidas a diferentes temperaturas.....	036
Figura 8 – Germinabilidade (A), velocidade (B) e sincronia da germinação (C) de sementes de <i>E. amplifolium</i> , à 25°C, sob diferentes tratamentos: Luz branca, Vermelho-Extremo, Escuro, e, sob Luz branca e Escuro, em substrato alagado .....	037
Figura 9 – Germinabilidade - mensal (A) e total (B)-, in loco, de sementes de <i>O. pulchella</i> dispostas sobre a superfície do solo, em distintas condições ambientais, de uma floresta de restinga.....	040
Figura 10 – Germinabilidade de <i>T. brasiliensis</i> , in loco, dispostas sobre a superfície do solo em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	041
Figura 11 – Germinabilidade <i>in loco</i> de sementes de <i>T. brasiliensis</i> enterradas no solo (5cm de profundidade) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	041
Figura 12 –Germinabilidade total de sementes de <i>T. brasiliensis</i> enterradas em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga no primeiro mês (Maio a Junho) de experimento, no campo e no laboratório .....	042

	PÁGINA
Figura 13 – Germinabilidade de sementes de <i>E. amplifolium</i> sobre a superfície do solo em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. (A) mensal, (B) total.....	042
Figura 14- Germinabilidade das sementes de <i>P. glabrata</i> em distintas condições de uma floresta de restinga. (A) superfície. (B) enterradas.....	043
Figura 15 – Germinabilidade das sementes de <i>P. glabrata</i> , em sala climatizada, após submetidas às distintas condições de uma floresta de restinga. (A) superfície. (B) enterradas. ....	044
Figura 16– Germinabilidade das sementes de <i>P. glabrata</i> , considerando as germinadas em campo e em sala climatizada, após submetidas às distintas condições de uma floresta de restinga. (A) superfície. (B) enterradas.....	045
 <b>CAPITULO 2 –</b>	
Figura 1 - Precipitação e temperatura média de Rio Claro-SP.....	062
Figura 2 - Flutuação térmica (temperaturas máxima e mínima) no período de Fevereiro/2004 a Janeiro/2005, nos diferentes tratamentos no JE (A e B), e distintas condições ambientais de uma floresta de Restinga (C e D).....	066
Figura 3 - Diagrama gerada pela PCA determinando o agrupamento das sub-parcelas amostradas de acordo com as características ambientais (luz e solo).....	071
Figura 4 - Sobrevivência no decorrer de um ano das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no J.E.....	072
Figura 5 – Sobrevivência de juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	073
Figura 6 - Crescimento em altura, no decorrer de um ano, das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	075

	PÁGINA
Figura 7 – Número de folhas no decorrer de um ano das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	076
Figura 8 – Crescimento em altura, no decorrer de um ano, dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	077
Figura 9 – Número de folhas dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	078
Figura 10 – Taxa de crescimento relativo em altura (acima) e número de folhas (abaixo) das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	079
Figura 11 – Taxa de crescimento relativo de altura (acima) e número de folhas (abaixo) dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	080
Figura 12 – Peso seco das folhas, após 3 e 12 meses, das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	082
Figura 13 – Peso seco dos ramos, após 3 e 12 meses, das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato JE.....	083
Figura 14 – Peso seco das raízes, após 3 e 12 meses, das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	084
Figura 15 – Peso seco total, após 3 e 12 meses, das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	085
Figura 16 – Peso seco, após 3 e 12 meses, da de folhas dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no J.E.....	086

	PÁGINA
Figura 17 – Peso seco, após 3 e 12 meses dos ramos dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no J.E.....	087
Figura 18 – Peso seco, após 3 e 12 meses, das raízes dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no J.E.....	088
Figura 19 – Peso seco, após 3 e 12 meses, da massa seca total dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no J.E.....	089
Figura 20 – Taxa de Crescimento Relativo, de 3 e 12 meses, da massa seca (órgãos e total) das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	090
Figura 21 – Taxa de Crescimento Relativo, de 3 e 12 meses, da massa seca (órgãos e total) dos juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	092
Figura. 22 – Razão raiz parte aérea das plântulas de <i>O. pulchella</i> , após 3 e 12 meses, submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	093
Figura. 23 – Razão raiz parte aérea dos juvenis de <i>O. pulchella</i> , após 3 e 12 meses, submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	094
Figura 24 – Área Foliar total (AF), Área Foliar total Específica (A), Razão de Massa Foliar (B) e Razão de Área Foliar das plântulas de <i>O. pulchella</i> após um ano submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE .....	096
Figura 25 – Área Foliar Específica (A), Razão de Massa Foliar (B) e Razão de Área Foliar dos juvenis de <i>O. pulchella</i> , após um ano, submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	097

	PÁGINA
Figura 26 – Taxa de Assimilação Líquida no período de um ano das plântulas e juvenis de <i>O. pulchella</i> submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	098
Figura 27 – Sobrevivência de plântulas de <i>T. brasiliensis</i> submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	099
Figura 28 – Altura e número de folhas das plantas de <i>T. brasiliensis</i> , durante um ano, sob distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	101
Figura 29 - TCR em altura das plantas de <i>T. brasiliensis</i> submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	102
Figura 30 – Número de folhas, em diferentes períodos, das plantas de <i>T. brasiliensis</i> submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	102
Figura 31 – Matéria seca dos órgãos e total de <i>T. brasiliensis</i> , após um ano, submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	103
Figura 32 – Razão raiz/parte aérea de <i>T. brasiliensis</i> , após um ano, submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	103
Figura 33 - TCR anual da matéria seca total, foliar, de ramos e raízes de <i>T. brasiliensis</i> submetidas a distintas condições de luz e umidade no JE.....	104
Figura 34 - Área Foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF) e Razão de Massa Foliar (RMF) de <i>T. brasiliensis</i> , após um ano, em distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.....	105
Figura 35- Sobrevivência (%) de plântulas de <i>O. pulchella</i> , ao longo de um ano, sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	107
Figura 36 – Sobrevivência (%) de juvenis de <i>O. pulchella</i> , ao longo de um ano, sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	107

	PÁGINA
Figura 37 – Altura das plântulas de <i>O. pulchella</i> , no decorrer de um ano, sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	108
Figura 38 –Número de folhas das plântulas de <i>O. pulchella</i> , no decorrer de um ano, sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	109
Figura 39 – Altura dos juvenis de <i>O. pulchella</i> , no decorrer de um ano, sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	109
Figura 40 –Número de Folhas dos juvenis de <i>O. pulchella</i> , no decorrer de um ano, sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	110
Figura 41 – TCR em altura (acima) e número de folhas (abaixo) das plântulas e juvenis de <i>O. pulchella</i> em distintas condições em uma floresta de restinga.....	110
Figura 42 – Peso seco após 3, 6 e 12 meses das plântulas de <i>O. pulchella</i> submetidas a distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	114
Figura 43 – Peso seco após 3, 6 e 12 meses dos juvenis submetidos a distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	115
Figura 44– Taxa de Crescimento Relativo da matéria seca de folhas, ramos, raízes e total, nos intervalos de 3 e 12 meses, das plântulas e juvenis de <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	116
Figura 45 – Razão raiz parte aérea das plântulas e dos juvenis de <i>O. pulchella</i> , em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	117
Figura 46 – Área Foliar Específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF), Razão de Massa Foliar (RMF) e Taxa de Assimilação Líquida (TAL) das plântulas, após um ano, e dos juvenis, após 3 e 12 meses, de <i>O. pulchella</i> sob condições distintas em uma floresta de restinga.....	118
Figura 47 - Sobrevivência de <i>T. brasiliensis</i> ao longo de um ano submetidas a distintas condições ambientais numa floresta de restinga.....	119

	PÁGINA
Figura 48– Altura e número de folhas das plantas de <i>T. brasiliensis</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	121
Figura 49- Taxa de Crescimento Relativo anual em altura (A) e número de folhas (B) de <i>T. brasiliensis</i> submetidas a distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	122
Figura 50 –Matéria seca dos órgãos (A) e da razão raiz/parte aérea (B) de <i>T. brasiliensis</i> , após um ano, em distintas condições ambientais numa floresta de restinga.....	122
Figura 51 – Taxa de Crescimento Relativa da matéria seca total e dos órgãos de <i>T. brasiliensis</i> em clareiras secas e úmida numa floresta de restinga.....	123
Figura 52 – Área Foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF) e Razão de Massa Foliar (RMF) de <i>T. brasiliensis</i> em clareiras secas (CS) e úmidas (CU) numa floresta de restinga.	123
Figura 53 – Taxa de Assimilação Líquida de matéria seca total de <i>T. brasiliensis</i> em clareiras secas e úmidas numa floresta de restinga.	124
 <b>Capítulo 3 –</b>	
Figura 1 – Mapa da estimativa, por krigagem, da umidade superficial do solo na parcela.....	157
Figura 2 - Mapa da estimativa, por krigagem, da radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) ao nível do solo, na parcela (Fevereiro).....	157
Figura 3 - Mapa da estimativa, por krigagem, da radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) ao nível do solo, na parcela (Agosto).....	158
Figura 4 - Mapa da estimativa da distribuição dos adultos de <i>O. pulchella</i> na parcela.....	158
Figura 5 - Mapa da estimativa da distribuição dos adultos de <i>T. brasiliensis</i> na parcela.....	159
Figura 6 – Deposição anual de sementes, totais (intactas e com sinais de predação/deterioramento), intactas e imaturas, de <i>O. pulchella</i> , em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	163

	PÁGINA
Figura 7 – Deposição em cada ano de coleta de sementes totais (A), intactas (B) e imaturas (C) de <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	164
Figura 8 – Densidade anual (média de Agosto de 2003, 2004 e 2005) de plântulas de <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	165
Figura 9 – Densidade de plântulas de <i>O. pulchella</i> amostradas em agosto de 2003, 2004 e 2005, nos distintos ambientes de uma floresta de restinga.....	165
Figura 10 - Número de plântulas emergidas (A), e a taxa de mortalidade de plântulas de <i>O. pulchella</i> durante um ano (Agosto/2003 – Julho/2004). .....	166
Figura 11 – Mapa da estimativa, por krigagem, da ocorrência de sementes (sementes.m <sup>2</sup> ) de <i>O. pulchella</i> na parcela.....	167
Figura 12 – Mapa da estimativa, por krigagem, da ocorrência de plântulas (plântulas.m <sup>2</sup> ) de <i>O. pulchella</i> na parcela.....	167
Figura 13 – Mapa da estimativa, por krigagem, da ocorrência de emergência (plântulas.m <sup>2</sup> ) de <i>O. pulchella</i> na parcela.....	168
Figura 14 – Mapa da estimativa, por krigagem, da taxa de mortalidade (%) de <i>O. pulchella</i> na parcela.....	168
Figura 15 – Sobrevivência (%) dos indivíduos de <i>O. pulchella</i> amostrados no início do período (A) após 1 e 2 anos. ....	169
Figura 16–Sobrevivência (%), estimada em Agosto/04 e Agosto/05, das plântulas de <i>O. pulchella</i> que emergiram durante o período estudo (set/2003 a agosto/2004). ....	169
Figura 17- Deposição anual de sementes totais (viáveis + predadas e/ou deterioradas), intactas e imaturas de <i>T. brasiliensis</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	172
Figura 18 - Deposição anual de sementes totais (viáveis + predadas e/ou deterioradas), intactas e imaturas de <i>T. brasiliensis</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	173

	PÁGINA
Figura 19 – Densidade de plântulas de <i>T. brasiliensis</i> , anual (A) e em cada ano separadamente (B), em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	174
Figura 20 - Emergência (A) e Taxa de mortalidade (B) de plântulas de <i>T. brasiliensis</i> ocorridas durante o ano (Agosto/2003 a Julho/04) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	175
Figura 21 – Sobrevivência (%) das plântulas de <i>T. brasiliensis</i> em SS, após 1 e 2 anos da primeira observação (Agosto/03) .....	176
Figura 22 – Sobrevivência (%) das plântulas de <i>T. brasiliensis</i> que emergiram durante o período estudo (Setembro/2003 a Agosto/2004), em Agosto/04 e Agosto/05.....	176
Figura 23 – Variação da altura (A) e número de folhas (B) das plantas de <i>O. pulchella</i> amostradas em agosto de 2003, em distintas condições de uma floresta de restinga.....	178
Figura 24 – Taxa de crescimento relativo em altura e número de folhas, calculados com os dados do intervalo de 2 anos, dos indivíduos da regeneração natural de <i>O. pulchella</i> , em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	178
Figura 25 – Variação em altura (A) e número de folhas (B) entre o período de Agosto/04 – Agosto/05, das plântulas de <i>O. pulchella</i> que emergiram durante o período de estudo.....	179
Figura 26 - Taxa de crescimento relativo (período entre agosto/2004 – 05) em altura (A) e número de folhas (B) dos indivíduos de <i>O. pulchella</i> que emergiram durante o período avaliado, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	180
Figura 27 – Variação da altura e número de folhas (B) das plântulas de <i>T. brasiliensis</i> estimadas em agosto de 2003, 2004 e 2005, em distintas condições de uma floresta de restinga.....	181
Figura 28 –Variação em altura (A) e número de folhas (B) entre o período de Agosto/04–Agosto/05, das plântulas de <i>T. brasiliensis</i> que emergiram durante o estudo, em SS e CS.....	182

<b>Capítulo 4-</b>	<b>PÁGINA</b>
Figura 1 - Produção mensal de serapilheira - total, fração foliar e de frutos, em distintas condições ambientais.....	216
Figura 2 – Deposição mensal de folhas de <i>O. pulchella</i> (em kg.ha <sup>-1</sup> ) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	217
Figura 3 – Deposição mensal de sementes totais e intactas de <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	218
Figura 4 – Deposição mensal de sementes imaturas de <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	219
Figura 5 – Densidade, emergência e número de plântulas mortas de <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	220
Figura 6 – Sobrevivência, no decorrer de um ano, das plântulas de <i>O. pulchella</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	221
Figura 7 – Variação da altura (A) e número de folhas (B) das plântulas de <i>O. pulchella</i> amostradas em agosto de 2003, em distintas condições de uma floresta de restinga.....	222
Figura 8 – Taxa de crescimento relativo em altura (A) e número de folhas (B) de plântulas de <i>O. pulchella</i> em distintas condições de uma floresta de restinga .....	223
Figura 9 – Deposição mensal de folhas de <i>T. brasiliensis</i> (em kg.ha <sup>-1</sup> ) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	225
Figura 10 – Deposição mensal de sementes totais e intactas de <i>T. brasiliensis</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	226
Figura 11 – Deposição mensal de sementes imaturas de <i>T. brasiliensis</i> em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.....	227
Figura 12 – Densidade, emergência e número de plântulas mortas de <i>T. brasiliensis</i> em distintas condições ambientais.....	228
Figura 13 – Sobrevivência (%) dos indivíduos de <i>T. brasiliensis</i> , no decorrer de um ano, em distintas condições de uma floresta de restinga	229

	PÁGINA
Figura 14 – Variação da altura e número de folhas (B), no decorrer de um ano, das plântulas de <i>T. brasiliensis</i> amostradas em agosto de 2003, no sub-bosque seco (SS) uma floresta de restinga.....	229
Figura 15 – Taxa de crescimento relativo anual em altura e número de folhas de <i>T. brasiliensis</i> em sub-bosque seco de uma floresta de restinga.....	230

**ABREVIACÕES UTILIZADAS (por ordem de ocorrência no texto)**

PEIC: Parque Estadual da Ilha do Cardoso/SP

JE: Jardim Experimental

SS: Sub-bosque seco

SU: Sub-bosque úmido

SA: Sub-bosque alagado

CS: Clareiras secas

CU: Clareiras úmidas

LB: Luz branca (Cap.1)

VE: Luz Vermelho-extremo (Cap.1)

E: Escuro (Cap.1)

SCc: Pleno sol em capacidade de campo (Cap.2)

SbCc: Sombrite em capacidade de campo (Cap.2)

FCc: Failet em capacidade de campo (Cap.2)

SFCc: Sombrite + failet em capacidade de campo (Cap.2)

SM: Pleno sol em nível médio de água (Cap.2)

SbM: Sombrite em nível médio de água (Cap.2)

FM: Failet em nível médio de água (Cap.2)

SFM: Sombrite + failet em nível médio de água (Cap.2)

SA: Pleno sol em alagamento (Cap.2)

SbA: Sombrite em alagamento (Cap.2)

FA: Failet em alagamento (Cap.2)

SFA: Sombrite + failet em alagamento (Cap.2)

SbS: Sombrite em situação de “seca” (Cap.2)

TCR: Taxa de Crescimento Relativo (Cap.2)

TCRalt: Taxa de Crescimento Relativo em altura (Cap.2)

TCRnf: Taxa de Crescimento Relativo em número de folhas (Cap.2)

TCRm: Taxa de Crescimento Relativo de matéria seca total (Cap.2)

TCRf: Taxa de Crescimento Relativo de matéria seca de folhas (Cap.2)

TCRrm: Taxa de Crescimento Relativo de matéria seca de ramos (Cap.2)

TCRrz: Taxa de Crescimento Relativo de matéria seca de raízes (Cap.2)

AF: Área foliar (Cap.2)

RAF: Razão de área foliar (Cap.2)

RMF: Razão de massa foliar (Cap.2)

TAL: Taxa de assimilação líquida (Cap.2)

## RESUMO

As florestas de restinga são unidades vegetacionais que diferem florística e estruturalmente, condicionadas principalmente por variações no nível do lençol freático. Considerando que, água e luz são alguns dos principais fatores que influenciam nos processos da regeneração de plantas, este trabalho tem o objetivo de avaliar aspectos ecofisiológicos de espécies (*Ocotea pulchella* e *Ternstroemia brasiliensis*) que ocorrem com frequência nestas formações na Ilha do Cardoso-SP, em distintas condições de umidade do solo (seco, úmido e alagado) e de luz (sub-bosque e clareira). Foram avaliados aspectos da germinação (também em *Erythroxylum amplifolium* e *Pera glabrata*), crescimento inicial e sobrevivência, em condições naturais e semi-controladas. Para avaliar a regeneração natural foram estimados a chuva e banco de sementes, densidade, emergência, crescimento e sobrevivência de plântulas. Os ritmos sazonais da queda foliar, dispersão de sementes, emergência e mortalidade das plântulas foram relacionados com o clima e produção de serapilheira em cada ambiente. *O. pulchella*, *T. brasiliensis* e *E. amplifolium* foram em geral indiferentes à luz quanto à germinabilidade, exceto a última, que teve uma menor germinação no escuro. Para as duas primeiras, nas quais o efeito da temperatura também foi avaliado, também se observa uma ampla faixa de temperatura em que a germinação ocorre. O alagamento foi o fator que mais afetou, negativamente, este processo. *P. glabrata* apresentou a menor germinabilidade dentre as espécies estudadas, com uma tendência a aumentar nos ambientes mais secos. A sobrevivência das plantas de *O. pulchella* no Jardim Experimental (JE) foi alta e pouco influenciada pela luz e pela umidade do substrato, sendo que apenas a radiação direta afetou negativamente as plântulas, e o substrato alagado, os juvenis. No JE, o crescimento das plântulas de *O. pulchella* foi favorecido por níveis intermediários de luz, enquanto, a radiação com menor razão V:VE favoreceu os juvenis. O alagamento reduziu o crescimento das plantas de ambas as idades. No campo, o crescimento, especialmente das plântulas foi maior nas clareiras. *T. brasiliensis* apresentou alta mortalidade, tanto no JE quanto no campo, onde sobreviveram apenas em clareiras. Esta espécie parece apresentar tolerância a breves períodos de alagamento, principalmente em substrato mais fértil, desde que níveis adequados de luz sejam mantidos. Embora *T. brasiliensis* e *O. pulchella* tenham

apresentado taxas de crescimento relativo muito baixas, algumas características no padrão de crescimento sugerem que *O. pulchella* seja mais tolerante à sombra do que *T. brasiliensis*. Ambas as espécies parecem ter o sub-bosque seco (SS) como nicho de regeneração mais adequado. *O. pulchella* apresentou elevada dinâmica de plântulas, principalmente em SS, sub-bosque alagado (SA) e clareira úmida (CU), e, sendo mais generalista quanto à luz e umidade do solo, pode ser observada uma distribuição mais ampla de adultos e regenerantes, inclusive nos locais de afloramento do lençol freático. A distribuição agregada no SS, provavelmente, deve-se às condições mais uniformes, a maior fonte de sementes e estabelecimento das plantas. Em *O. pulchella* os eventos pós-germinação, relacionados principalmente às condições ambientais, foram em geral determinantes para seu recrutamento. Em *T. brasiliensis*, além destes, a limitação de sementes, também contribuiu para o baixo recrutamento. A sobrevivência de plântulas de ambas as espécies foi favorecida em clareiras. Enquanto em *O. pulchella* a deposição de sementes parece acoplada à presença de indivíduos reprodutivos, em *T. brasiliensis* a dispersão das sementes parece atuar favoravelmente para estes ambientes. O SA alagado parece beneficiar a dispersão das sementes de ambas as espécies. Enquanto para *O. pulchella* se observa uma alta sazonalidade da deposição de folhas, mais elevada durante o período mais quente e chuvoso, *T. brasiliensis* apresenta uma fraca sazonalidade desta fenofase, sendo que parece ser regida, principalmente, pela condição de umidade do solo. A sazonalidade da dispersão de sementes e emergência também foi antagônica entre as espécies, ocorrendo para *O. pulchella* principalmente no verão, e para *T. brasiliensis* principalmente no período de temperatura e precipitação mais amenas. As condições hídricas do solo parecem ser um dos principais fatores relacionados à mortalidade das plântulas de *O. pulchella*. Em *T. brasiliensis* a alta mortalidade, ocorrida logo após a germinação, sugere a influência, além de características intrínsecas e restrição imposta pelos ambientes mais úmidos, de uma possível pressão de herbívoros/patógenos. No SA se observou uma sazonalidade mais definida na emergência e mortalidade das plântulas de *O. pulchella*, e em CU uma maior sincronização entre eles, relacionada possivelmente às flutuações sazonais do lençol freático. Embora a importância dos fatores ambientais (temperatura, precipitação e umidade do solo) difira conforme as peculiaridades do ambiente, estas não chegam a imprimir variações discordantes nos ritmos fenológicos. O crescimento muito lento de

ambas as espécies impediu evidenciar a influência da sazonalidade climática neste processo.

## ABSTRACT

Restinga forests are vegetational units, which differ floristically and structurally, conditioned mainly by variations of the water table. Considering that water and light are some of the main factors that influence the regeneration process of plants, this paper aims at evaluating the ecophysiological aspects of the species (*Ocotea pulchella* and *Ternstroemia brasiliensis*) that occur frequently in these formations on Ilha do Cardoso – SP in distinct conditions of soil moisture (dry, moist and flooded) and of light (understory forest and gap). Germination aspects (also in *Erythroxylum amplifolium* and *Pera glabrata*), initial growth and survival in natural and semi-controlled conditions were evaluated. In order to evaluate the natural regeneration, the rain, seed banks, density, emergence, growth and survival of seedlings were estimated. The seasonal rhythms of the leaf fall, dispersal of seeds, emergence and mortality of seedlings were related to the climate and to the production of litterfall in each environment. *O. pulchella*, *T. brasiliensis* and *E. amplifolium*, were usually indifferent as to light in terms of germination except that the latter had less germination in the dark. The first two, for which the temperature was evaluated, a broad band of temperature was observed in which germination occurred. Flooding was the factor that affected this process more negatively. *P. glabrata* presented the smallest germinability among the studied species, with a tendency to increase in drier environments. The survival of plants of *O. pulchella* in the EG (Experimental Garden) was high and little influenced by light and moisture of the understory, and only the direct radiation affected the seedlings negatively, and the flooded understory affected the juveniles. In the EG, the seedling growth of *O. pulchella* was favored by intermediate levels of light while the radiation with the smallest ratio V: VE favored the juveniles. The flood reduced the growth of the plants of both ages. In the field, the growth, especially of the seedlings was higher in the gaps. *T. brasiliensis* presented a high mortality rate both in the EG and in the field where they only survived in the gaps. This species seems to present a tolerance in brief flooded periods, especially in the more fertile understory as long as adequate light levels are kept. Although *T. brasiliensis* and *O. pulchella* have presented relatively low growth rates, some characteristics in the growth pattern suggest that *O. pulchella* is more tolerant in the shade than *T. brasiliensis*. Both species seem to have

the dry understory (DU) as a better adequate niche of regeneration. *O. pulchella* presented high number of seedlings, especially in DU, FU (flooded understory) and MG (moist gap) and being more generalist as to light and soil moisture a larger distribution of adults and regenerants was also observed in places of outcrop of the water table. The aggregated distribution in DU is probably due to the more uniform conditions, to the higher source of seedlings and to the establishing of plants. In *O. pulchella* the events post germination related especially to environmental conditions were in general necessary for its recruiting. In *T. brasiliensis*, besides these, the limitation of seeds in the post germination processes also contributed to the low recruiting. The survival of seedlings in both species was favored in gaps. While in *O. pulchella* the deposition of seeds seems to be linked to the presence of reproductive individuals, in *T. brasiliensis* the dispersal of seeds seems to act favorably for this environment. The FU seems to favor the dispersal of seeds in both species. In *O. pulchella* a high seasonality in the deposition of leaves, higher during the hotter and rainier period is observed. *T. brasiliensis* presents a weak seasonality of this phenophase, seeming to be conducted mainly by conditions of the soil moisture. The seasonality of the dispersal of seeds and emergence was also antagonic between the species, occurring for *O. pulchella* mainly in the summer and in *T. brasiliensis* mainly in the period of milder temperature and precipitation. The hydric condition of the soil seems to be one of the main factors related to the mortality of seedlings in *O. pulchella*. In *T. brasiliensis* the high mortality occurred just after the germination, which suggests the influence of, intrinsic characteristics, restrictions imposed by the more moist environments, and a possible pressure of herbivorous/pathogenous. The evidence of this factor was observed in the understory for *O. pulchella*. In the FU a better-defined seasonality of emergence and mortality of seedlings is observed, and in MG a higher synchronism between them probably related to seasonal fluctuations of the water table occurs. Although the importance of environmental factors (temperature, precipitation and soil moisture) differs according to peculiarities of the environment, these do not present variations in disagreement to the phenological rythms. The very slow growth of both species impeded the evidencing of the influence of climatic seasonality in this process.

## APRESENTAÇÃO

Este trabalho foi organizado em uma introdução, que apresenta uma descrição da área amostrada, seguida de quatro capítulos. O primeiro e segundo capítulos abordam a influência da luz e umidade do substrato, sobre, respectivamente, os aspectos da germinação, de *Ocotea pulchella*, *Ternstroemia brasiliensis*, *Erythroxylum amplifolium* e *Pera glabrata*, e do crescimento inicial (apenas para as duas primeiras espécies), em condições semi-controladas, no laboratório/JE (exceto para última), e no campo. O terceiro capítulo avalia os aspectos da regeneração natural (chuva e banco de sementes, densidade, emergência e mortalidade de plântulas), de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, em distintas condições ambientais da floresta. O quarto capítulo trata da sazonalidade destes processos, bem com da fenologia de queda foliar específica e da serapilheira produzida, total, foliar e de frutos, inter-relacionando estes fatores.

## **INTRODUÇÃO GERAL**

### **1. A problemática abordada e os objetivos**

Os processos envolvidos no recrutamento de plantas, especialmente a dispersão de sementes, germinação, crescimento e sobrevivência, vêm sendo amplamente estudados, com o objetivo de se conhecer a função crítica do estágio inicial do desenvolvimento na dinâmica de populações de plantas, e suas implicações para a diversidade das comunidades vegetais (Janzen 1970; Grubb 1977; Harper 1977; Clark & Clark 1992; Nathan & Muller-Landau 2000).

Estes processos exibem padrões muito diversificados entre as espécies e são determinados por vários fatores, tais como a variabilidade do microhabitat - principalmente, relacionados a disponibilidade de luz, nutrientes e água, competição intra e interespecífica, e herbivoria/patógenos (Janzen 1970; Connell 1971; Harper 1977; Denslow 1980; Crawley 1986; Ribbens *et al.* 1994).

Uma generalização amplamente aceita na ecologia das comunidades é que a heterogeneidade ambiental decorrente da variação destes fatores pode se dar espacial e temporalmente, ou em ambas, tal como assumida pelo modelo de 'mosaico vegetacional' (Whitmore 1978). Este reconhece as florestas tropicais como unidades vegetacionais distintas em sua composição e estrutura, condicionadas por aberturas temporárias no dossel, que por resultar numa ampla diversidade de 'nichos de regeneração' (Grubb 1977), pode promover a coexistência de espécies que tem diferentes estratégias de uso de recursos, dispersão, e capacidade competitiva (Connell 1971; Hubbel & Foster 1986).

As características, especialmente, relacionadas a sua dependência a luz nos ciclo vital, são bem documentadas para as espécies pioneiras – aquelas que presumivelmente ocupam os locais recentemente abertos – e as tolerantes a sombra, que podem permanecer por longo período ou todo ciclo no sub-bosque da floresta (Denslow 1980; Hubbel & Foster 1986; Clark & Clark 1992). Todavia, nas florestas submetidas a condições ambientais mais extremas, onde se encontra a maior especificidade entre os nichos de regeneração e os fatores ambientais (Crawley 1986), as variações espaço-temporais impostas pelos elementos estressantes também devem atuar fortemente na dinâmica das populações. Entre estes elementos, podem ser citados a escassez de nutrientes e o alagamento periódico, tal como ocorre em formações de restinga.

As florestas de restinga ocorrem sobre a planície costeira arenosa, e compõe-se de um imenso mosaico de comunidades florística e estruturalmente diferenciadas, condicionadas, principalmente, pelas peculiaridades do substrato (grau de saturação hídrica do solo, profundidade do lençol freático, teor de matéria orgânica, idade e tempo de exposição, natureza do material, entre outros) e pelo posicionamento destas unidades (proximidades da zona de praia ou de manguezais, parte alta dos cordões litorâneos ou depressões inter-cordões e margens de riachos) (Silva 1998). Sua complexidade, de maneira geral, aumenta no sentido oceano-continente, sendo interpretado por alguns autores como faixas de zonação e fases sucessionais, simultaneamente (Waechter 1985).

Como a saturação hídrica nas florestas de restinga, está relacionada ao afloramento do lençol freático - que decorre de períodos mais intensos de precipitação e de mudanças topográficas súbitas-, um gradiente, espaço-temporal, de locais secos até inundáveis pode se formar em uma mesma área (Scarano *et al.* 1997). Deste modo, é esperado que as espécies possuam determinadas características fisio-morfológicas (tolerância das sementes, plântulas e adultos ao alagamento) que as permitam, indistintamente ou não, a colonização destes ambientes, combinando ainda uma série de comportamentos que otimizam o estabelecimento e sobrevivência, tais como ajustes fenológicos na dispersão de sementes para estação favorável, dispersão tanto pela água quanto por animais e dormência de sementes, pré e pós-dispersão (Scarano *et al.* 1997; Marques 2002).

Sendo as espécies das comunidades de restinga quase totalmente de origem Atlântica, atribuída à sua proximidade com a encosta (Rizzini 1979), o sucesso destas

plantas, que foram capazes de emigrar de um ambiente florestal méxico e colonizar ambientes recentes mais extremos, deve ser resultado tanto de um comportamento generalista quanto por especialização adquirida. Considerando ainda que determinadas espécies ocorrem em formações vegetais distintas (desde arbustivas até florestais) (Silva & Brites 2005), inclusive em outros biomas (ex. mata ciliar; cerrado e floresta de altitude) (Lorenzi 1998; Rodrigues & Nave 2001; Souza & Lorenzi 2005), tornam-as interessantes no ponto de vista ecofisiológico (Scarano 2002). Por apresentarem gradientes de luz e umidade em áreas muito próximas, as formações de restinga, podem propiciar estudos comparativos que permitam avaliar a influencia macro e microambientais na vegetação, e as possíveis adaptações de plantas a situações distintas, relacionando-as com padrões de dominância e abundância na vegetação (Scarano *et al.* 1997; Marques 2002).

Embora estudos voltados para as classes de plântulas e juvenis sejam ainda escassos, são de grande importância por representarem o potencial regenerativo da floresta (Martinez-Ramos 1991), e serem, juntamente a fase de sementes, a de maior pressão demográfica na comunidade (Whitmore 1996).

Este trabalho tem o objetivo de avaliar a influência das clareiras e das condições hídricas do solo sobre a regeneração de duas populações de árvores (*Ocotea pulchella* e *Ternstroemia brasiliensis*) em uma floresta de restinga, pretendendo contribuir para o entendimento deste processo, ainda tão pouco conhecido neste ecossistema. Aspectos relacionados a germinação também foram estudados em *Erythroxylum amplifolium* e *Pera glabrata*.

As seguintes questões foram indagadas:

1. Qual a relação entre características fisiológicas das sementes, tais como resistência e exigência para germinação, e o recrutamento das espécies nos gradientes de luz e umidade do solo?

2. Em que medida – e em qual fase (disponibilidade de sementes, germinação, crescimento ou estabelecimento) – os fatores luz e umidade do solo podem limitar o recrutamento destas espécies nos gradientes encontrados na floresta?

3. Como o comportamento ecofisiológico, pertinente à chuva e banco de sementes, emergência e mortalidade de plântulas, bem como a sazonalidade destes

eventos, podem estar relacionados com a abundância das espécies nas distintas unidades vegetacionais?

## 2. Caracterização da Área de Estudo

### 2.1. Localização e dados climáticos

Os trabalhos de campo foram realizados no interior de uma parcela permanente em trecho de Floresta de Restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, situado no litoral sul do Estado de São Paulo, município de Cananéia (entre os paralelos 25°03'05" e 25°18'18" S e os meridianos 47°53'48" e 48° 05'42 W) (Figura 1), onde está sendo desenvolvido parte do projeto temático "Diversidade, Dinâmica e Conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de Parcelas Permanentes" (BIOTA- FAPESP) (ver Anexo 1).

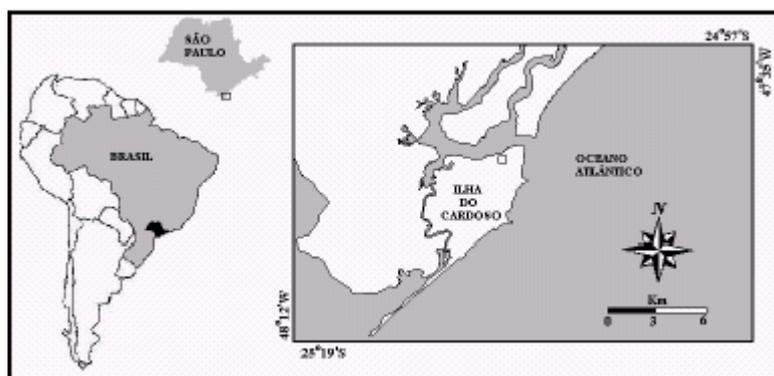


Figura 1 – Localização da área de estudo, P.E. da Ilha do Cardoso, SP (retirado de Gomes 2005).

A Ilha do Cardoso possui uma área de aproximadamente 22.500ha e foi transformada em Parque Estadual pelo Decreto Estadual 40.319 de 1962. A topografia é predominantemente montanhosa, sendo a região central da ilha formada por um maciço que atinge mais de 800m de altura (Giulietti *et al.* 1983).

As diferentes formações vegetais da Ilha são relacionadas principalmente com as características do substrato, sendo identificadas como: 1. vegetação de dunas próximo a zona de maré; 2. vegetação de restinga nos podzóis hidromórficos da planície litorânea; 3. Floresta Pluvial Tropical da planície litorânea; 4. Floresta Pluvial Tropical da Serra do Mar, nos terrenos de maior declive; 5. Manguezais nos solos lodosos das várzeas dos rios periodicamente inundados por água salobra (Noffs & Baptista-Noffs 1982); 6.

vegetação arbustiva no alto dos morros onde os solos são rasos, com ocorrência de afloramento rochoso e vegetação secundária (Barros *et al.* 1991).

Os solos das planícies são resultado de sedimentação marinha recente, em sua maioria, holocênicos, relacionados ao abaixamento do nível do mar na Transgressão Santos. Predominam os solos do tipo podzol hidromórfico, caracterizado pelo alto teor de areia, baixos teores de argila e silte e baixa fertilidade (Giulietti *et al.* 1983).

O clima da Ilha é megatérmico, superúmido, sem estação seca definida, e com grande excesso de chuvas durante o verão (Funari *et al.* 1987); clima tipo Af segundo a classificação climática de Köppen. Para o período de 30 anos (1956 – 1985), obtidos no Boletim Climatológico do Instituto Oceanográfico da USP de Cananéia *apud* Castro & Galetti, inédito), a média de precipitação anual foi de 2200mm, apresentando médias mensais de umidade relativa do ar sempre elevadas, geralmente, superiores a 87%. A temperatura média foi 23,8 °C, sendo a média mensal mais elevada em fevereiro (27 °C), e a menor em julho (19,8° C).

Os dados climáticos referentes às médias mensais do período de estudo (Fevereiro/2003 a Janeiro/2005), foram obtidos da estação meteorológica em Cananéia-SP, fornecidos pelo Ciiagro (Figura 2), exceto para os meses de Dezembro/2004 e Janeiro e Fevereiro de 2005, disponibilizados pelo “Projeto Parcelas Permanentes”, que conta com uma estação meteorológica próximo a parcela.

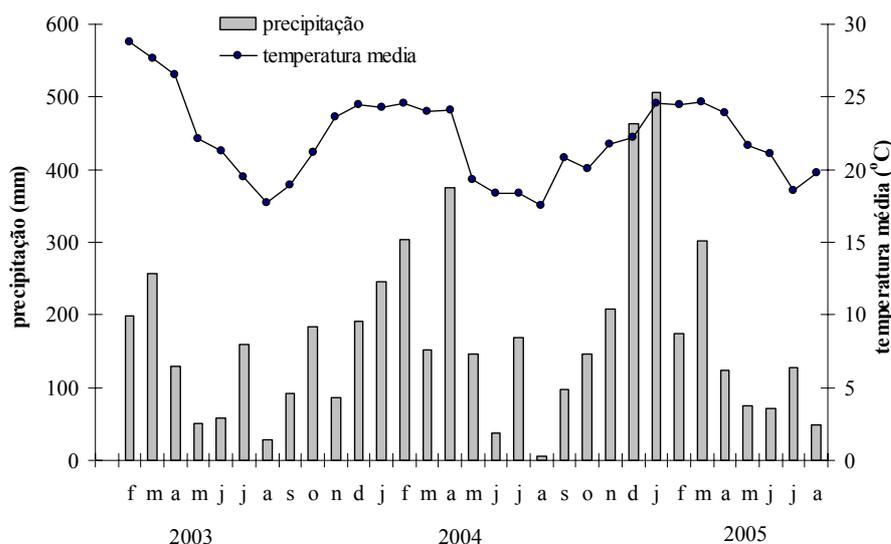


Figura 2 – Dados de precipitação e temperatura média do período de estudo, obtidos em Cananéia-SP

## 2.2. Descrição e caracterização da área nos pontos de amostragens

A parcela (10,24ha, subdividida em 256 sub-parcelas de 20mX20m) na Floresta de Restinga estudada situa-se na porção noroeste da Ilha, estando associada à parte abrigada de áreas estuarinas e lagunares como as que ocorrem na região de Iguape-Cananéia, e se estendem para o estado do Paraná (Figura 3).



Figura 3- Localização da parcela inserida na Floresta de Restinga, na Ilha do Cardoso-SP.

Os pontos de amostragens foram selecionados, priorizando a metade leste da parcela, em unidades vegetacionais discriminadas quanto à maior ou menor abertura do dossel e nível de água no solo. Tais unidades foram denominadas neste trabalho como: sub-bosque seco (**SS**), sub-bosque úmido (**SU**); sub-bosque alagado (**SA**); clareira seca (**CS**) e clareira úmida (**CU**).

Foi considerado como “clareira”, locais de aberturas no dossel com ausência de indivíduos maiores que 2m (Brokaw 1985), e que apresentavam alguma evidência de queda de galhos ou morte de árvore (Figura 4), sendo a maioria pequena (<40m<sup>2</sup>), visto serem mais comumente encontradas na área.

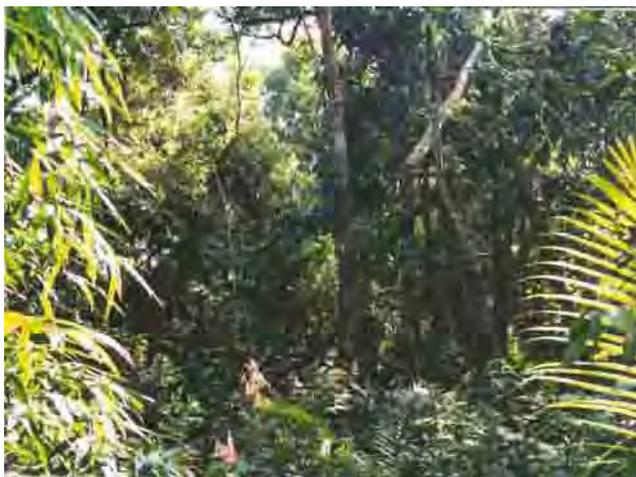


Figura 4 – Fisionomia de clareira no interior da parcela estudada

Os solos da parcela foram classificados como, predominantemente, Espodossolos hidromórficos, além de Neossolos Quartzarenicos e Organossolos (Gomes 2005) (Figura 5). Em geral, os valores de alumínio foram muito altos, e visto ser o cátion dominante no complexo de troca, resulta em solos álicos, sendo os valores de pH muito baixos, menores ainda que os descritos para outros Espodossolos da costa do estado de São Paulo (Gomes 2005).

Na descrição do perfil do solo (Figura 6), elaborado por Gomes (2005), que começa próximo ao mar e segue em direção sul, pode ser observado variações em relação a profundidade do horizonte eluvial, o qual condiciona os diferentes níveis de umidade do solo encontrada na parcela.

Na porção mais próxima ao mar, mais baixa e freqüentemente alagada na maior parte da área e do ano, ocorre os Neossolos Quartzarênicos (antigas Areias Quartzozas), onde estão inseridos os pontos de amostragem denominados de sub-bosque alagado **(SA)** e algumas clareiras úmidas (CU) (Figuras 5 e 6). Estes são solos minerais de formação mais recente ( $1500 \pm 60$ anos A.P.) que os Espodossolos, que ocorrem em cotas mais elevadas, e diferem destes pela ausência de horizonte espódico e eluvial, apresentando uma seqüência de horizontes A-C (Gomes 2005).

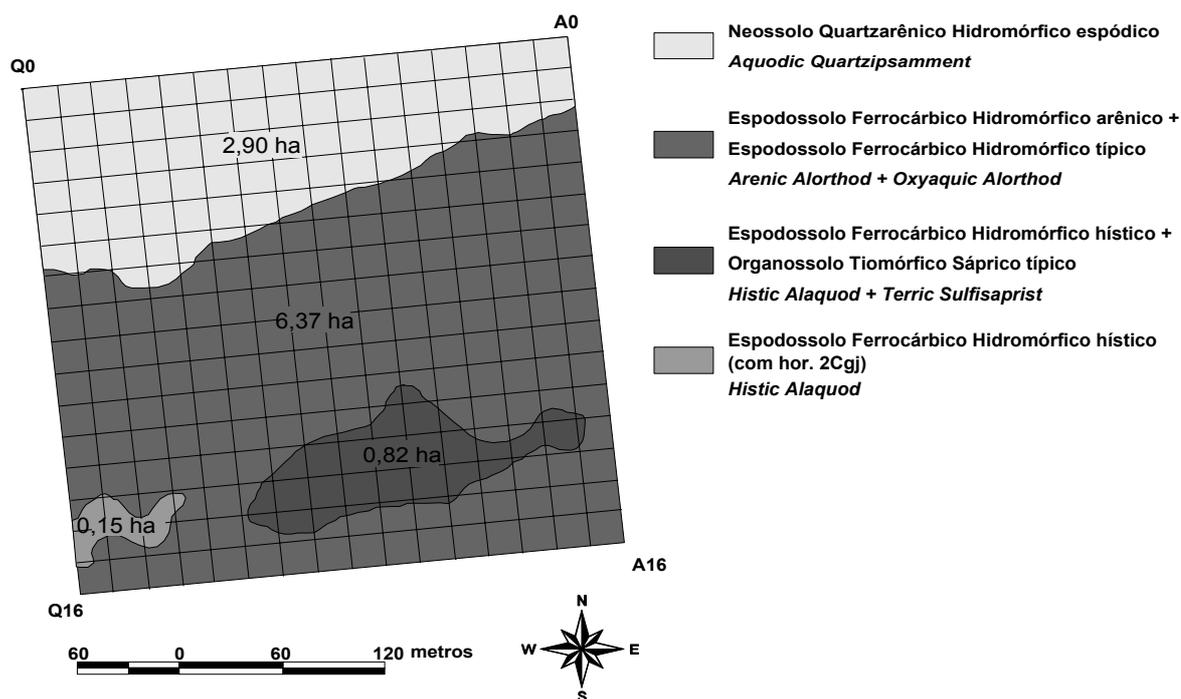


Figura 5 – Mapa de distribuição dos solos na parcela de uma floresta de restinga na Ilha do Cardoso, SP (retirado de Gomes 2005).

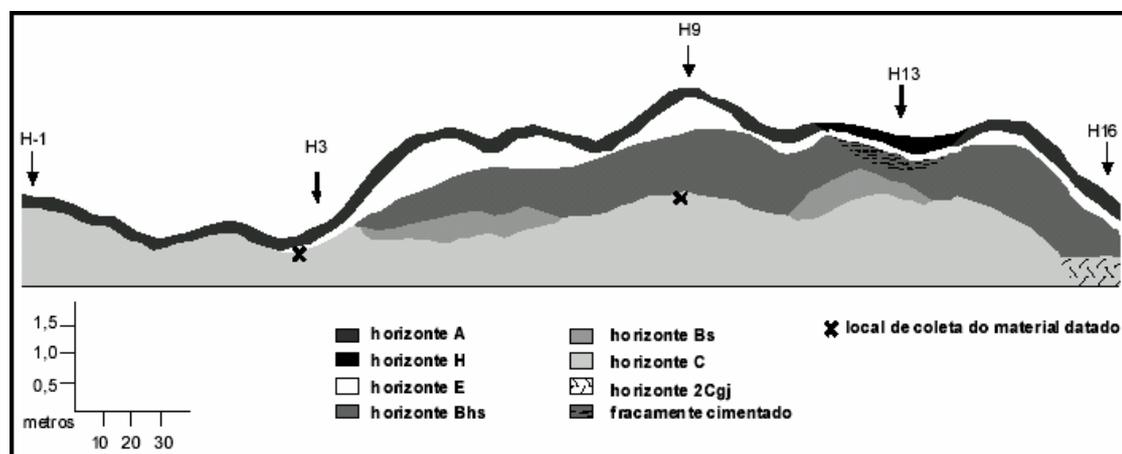


Figura 6 – Transecto (linha H), em direção mar-interior, do perfil do solo (retirado de Gomes 2005). A área entre os pontos H1 e H3, representam os locais alagados do presente trabalho (SA e CU), entre os H3 e H9, as áreas mais secas (SS e CS), e no H13, os mais úmidos (SU e CU).

Na transição para área de Espodossolos, predominante na parcela, ocorre uma pequena elevação no terreno (aproximadamente 1m) denotando o abaixamento do nível do mar. Os Espodossolos (antigamente denominados Podzóis), são solos minerais, na

maioria arenosos, com origem à cerca de  $4690 \pm 80$  anos AP na parcela (holocênicos), que apresentam horizonte B espódico, imediatamente abaixo do horizonte E ou A, podendo ser encontrado a seguinte seqüência de horizontes A-E-Bh e/ou Bs e/ou Bhs-C, dependendo, principalmente da ondulação do terreno. A microtopografia exerce papel fundamental na morfologia, sendo que os que estão em posições mais elevadas apresentam horizonte E mais espessos (antigas cristas praias), classificado como Espossolo Ferrocárbico Hidromórfico arênico, onde estão, principalmente, amostrados os pontos em sub-bosque seco (**SS**) e clareiras secas (**CS**). Nas posições mais baixas, a proximidade do lençol freático devido a pequena espessura do horizonte E, condiciona uma hidromorfia mais acentuada; apresenta maiores teores de matéria orgânica na superfície, sendo classificado como Espossolo Ferrocárbico Hidromórfico típico, onde estão inseridas algumas CU.

Na porção sul da parcela se observa um pequeno abaciamento no terreno onde, sobre um delgado horizonte E quando presente, se forma um horizonte superficial de constituição predominantemente orgânica (horizonte hístico), que pode atingir cerca de 70cm, quando é classificado como Organossolo Tiomórfico Sáprico típico, segundo EMBRAPA (1999). Este é gerado pela deficiência de oxigênio promovido pela saturação hídrica constante, e apresentam os menores índices de pH e fertilidade do solo dentre as demais unidades de solo, visto a imobilidade dos nutrientes na serapilheira acumulada (Gomes 2005). Os pontos de amostragem do sub-bosque úmido (**SU**) foram instalados, principalmente, nestes pontos (Figuras 6 e 7 – notar ponto H13), bem como algumas CU.

Infelizmente, quando foi realizada a instalação dos coletores, o estudo dos solos da parcela ainda não tinha sido realizado, sendo, portanto, os locais selecionados apenas pela umidade e textura do solo aparente, e, em parte, buscando fisionomias comparáveis às unidades vegetacionais descritas para as distintas gradações de umidade do solo (Silva 1998). Devido à irregularidade da área, nem sempre foi possível conseguir distingui-los nitidamente, e em sub-parcelas contíguas, sendo que alguns pontos tanto do 'sub-bosque seco', quanto do 'sub-bosque úmido', ficaram localizados sobre Espodossolos Cárbicos hidromórficos típicos, apresentando níveis de umidade e, provavelmente, características físico-químicas do solo intermediária entre os mais secos e mais úmidos.

Os ambientes estudados neste trabalho foram caracterizados quanto à temperatura, luz e umidade do solo.

A temperatura, mínima e máxima, foi estimada, mensalmente (Dezembro/03 – Novembro/04), em três pontos de amostragens de cada ambiente (exceto SA) (Figura 7).

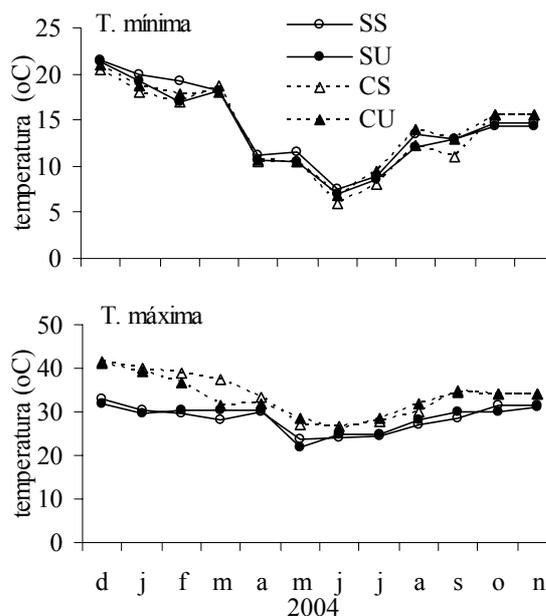


Figura 7 - Flutuação térmica durante o ano (dezembro/03 – novembro/04) nas distintas condições ambientais de uma floresta de restinga na Ilha do Cardoso, SP.

A umidade superficial do solo (0-5cm) foi estimada, mensalmente (Outubro/03 – Setembro/04), em cada ponto amostrado (3 sub-amostras para compor cada uma), por intermédio do método gravimétrico (Figura 8).

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao nível do solo foi estimada, em cada ponto de coleta (3 medidas para compor cada uma), por meio de um radiômetro LI 1000 (LiCOR), em dois dias (com pouca nebulosidade), entre o período das 10:30hs às 14:00hs, nos meses de Fevereiro e Agosto de 2005 (Figura 9).

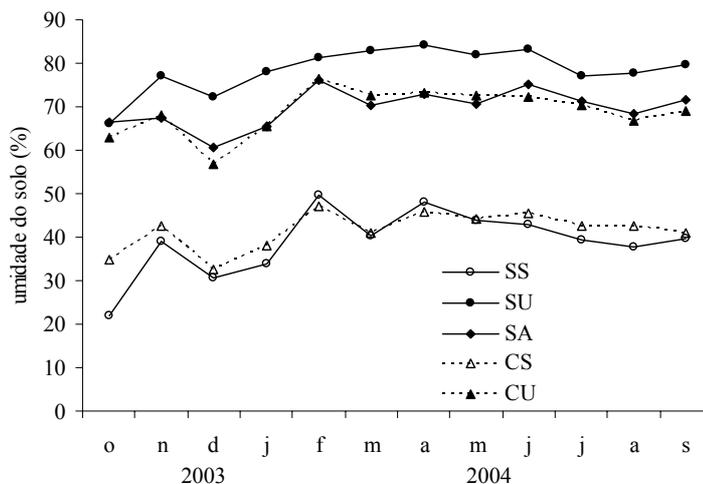


Figura 8 – Médias mensais da umidade superficial do solo durante um ano em distintas condições de uma floresta de restinga.

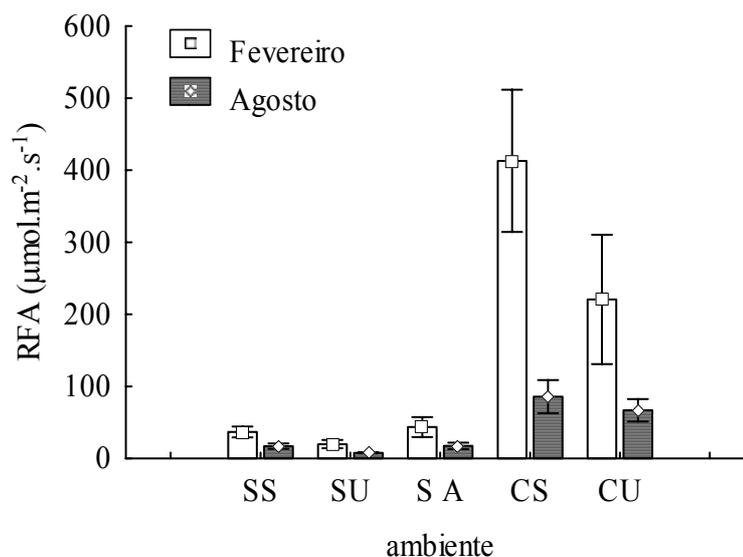


Figura 9 - Estimativa da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) (média e erro-padrão), em Fevereiro e Agosto de 2005, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.

De modo geral, os pontos do SS (Figura 10a) foram amostrados em unidades de floresta com uma maior densidade de árvores, de menor porte, quando comparado a fisionomia amostrada no SU (Figura 10b), onde foi estimada menor radiação fotossinteticamente ativa ao nível do solo, e do SA (Figura 10c). Neste último, a

fisionomia é de floresta paludosa, bem desenvolvida, embora tenha sido observado uma entrada de luz relativamente alta, principalmente nas parcelas que fazem ecótono com a vegetação mais baixa do mangue; provavelmente, por estar sujeita a maior ação do vento e da instabilidade do substrato, é frequente a presença de aberturas no dossel devido à queda de galhos e árvores. Embora o alagamento ocorra, em alguns locais, onde se observa uma deposição de areia irregular, a umidade do solo foi relativamente baixa nos períodos em que a precipitação ainda estava pequena e a temperatura já elevada.



Figura 10a – Sub-bosque seco



Figura 10b – Sub-bosque úmido



Figura 10c – Sub-bosque alagado

#### 4. Caracterização das espécies estudadas

Os trabalhos foram realizados com *Ocotea pulchella* Mart. (LAURACEAE) e *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (PENTAPHYLLACACEAE), selecionadas pela

denotada importância, geralmente encontradas com elevada densidade, nos estudos fitossociológicos em diversas fisionomias de restinga- desde fruticetos até florestas- do sul do Estado de São Paulo, Paraná e norte de Santa Catarina (Sugyama 1998, 2003; Salimon & Negrelle 2001; Carrasco 2003; Silva & Britez 2005).

Dentre os levantamentos florísticos realizados nas quatro áreas estudadas no projeto Biota/PP, estas espécies foram encontradas exclusivamente na restinga.

*Ocotea pulchella*, comumente conhecida como canela-lageana, é uma árvore semidecídua que pode apresentar indivíduos com cerca de 4 a 30 metros de altura e 80cm de diâmetro de caule, ocupando freqüentemente o dossel ou aparecem como emergente. É bastante comum em ambientes de cerrado, matas e restingas. A frutificação é abundante e os frutos, dispersos por aves (Carrasco 2003; Marques 2002), são elipsóides de coloração púrpura quando maduros. Sua plântula é do tipo morfofuncional criptocotiledonar-hipogeal de reserva (Marques 2002) (Figura 11). Distribui-se amplamente nas florestas estacionais nos estados do Espírito Santo, Minas Gerais e Mato Grosso do Sul, até o Rio Grande do Sul (Lorenzi 1998) e em matas ciliares e cerrados do estado de São Paulo (Rodrigues & Naves 2001; Durigan *et al.* 2002). Na Resolução 21 da SMA (São Paulo 2001), que traz uma lista de espécies indicadas para o reflorestamento, foi classificada como secundária tardia, assim como por Sugyama (2003) em estudo nas florestas de restinga da Ilha do Cardoso; foi descrita em floresta secundária da planície costeira em Santa Catarina, como pioneira antrópica (Salimon & Negrelle 2001), e em floresta estacional e de restinga, respectivamente, como pioneiras (Carrasco 2003) e secundária inicial (Gandolfi 2000), respectivamente.



a



b

Figura 11 – Frutos, verdes e maduros (a), e plântula (b) de *Ocotea pulchella*.

*Ternstroemia brasiliensis*, conhecida como pinta-noiva, é uma árvore perenifolia, com 4 e 12m de altura (Carrasco 2003), fruto tipo baga, deiscente (Souza e Lorenzi 2005), com 5 a 10 sementes de vermelho intenso; dispersa por aves (Figura 12). É comumente encontrada também em florestas de altitude (Souza & Lorenzi 2005) e das planícies litorâneas, sendo a espécie de maior valor de importância em floresta sobre turfeira livre de inundações em Pariquera-Açu-SP (Sztutman 2000). Sua classificação sucessional foi descrita desde pioneira antrópica, por Salimon & Negrelle (2001) em floresta de planície em Itapoã-SC, secundária por Carrasco (2003) em floresta de restinga da Ilha Comprida-SP, a secundária tardia por Sugyama (2003) na restinga da Ilha do Cardoso-SP.

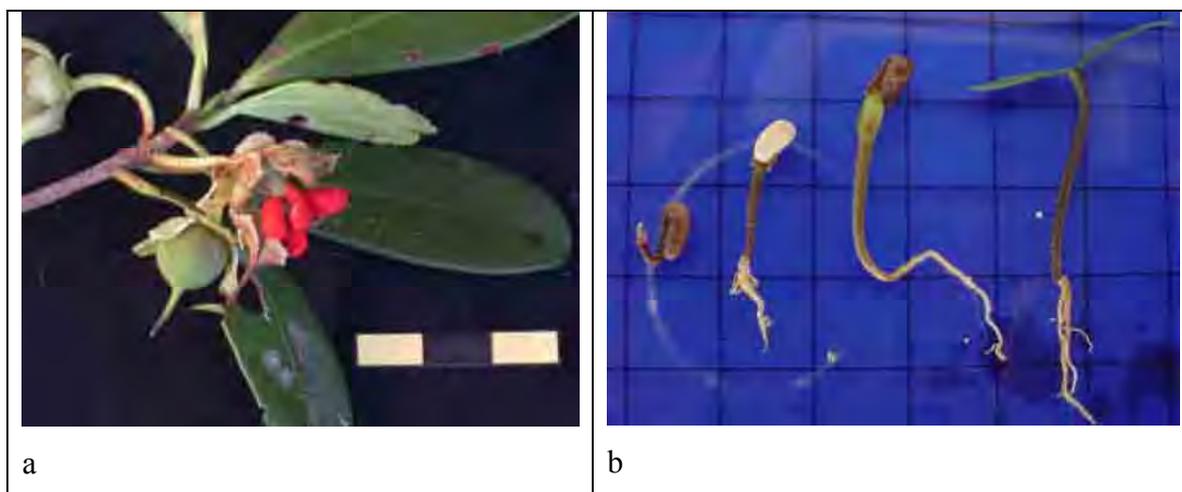


Figura 12 – Frutos, verdes e maduros (com sementes expostas) (a), e plântulas (pós-germinação) (b) de *Ternstroemia brasiliensis*.

Na planície litorânea, pode ser observada uma ocorrência correlata de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, e, embora, geralmente, ocorrem com os maiores valores de importância em fisionomias de restinga não inundáveis, são também descritas para as florestas alagadas periodicamente (Sugyama 2003; Carrasco 2003; Silva & Britez 2005). *Ternstroemia brasiliensis*, seguida de *O. pulchella*, foram as espécies de maior valor de importância em levantamento fitossociológico realizado em quatro fisionomias de florestas de restinga na Ilha Comprida-SP, exceto para trecho de floresta baixa de restinga, com provável influência antrópica no passado, e, onde é comum a presença de

charcos (Carrasco 2003). Na parcela do presente trabalho, ambas contribuíram com 3,5% do número de indivíduos arbóreos amostrados (Souza *et al.* 2006).

Segundo Conama (1996), *O. pulchella* e *T. brasiliensis* são espécies indicadoras das seguintes formações de restinga, respectivamente: vegetação de dunas, escrube e floresta alta (primária e estágio médio de regeneração), e floresta baixa de restinga (original e estágio avançado de sucessão) e estágio médio de regeneração da floresta alta de restinga.

Aspectos da germinação também foram avaliados em *Erythroxylum amplifolium* (Mart.) Schult. (ERYTHROXYLACEAE) (Figura 13), devido a sua alta disponibilidade de sementes e ocorrência descrita em outras formações de restinga (Carrasco 2003), e em *Pera glabrata* (Schott) Baill. (EUPHORBIACEAE) (Figura 14), a qual representou 3,4% do total de indivíduos amostrados na parcela estudada (Souza *et al.* 2006), sendo descritas abaixo (Carrasco 2003):

*Erythroxylum amplifolium*: popularmente conhecida como pimentinha, de hábito arbustivo ou arbóreo, com 2 a 5m de altura, heliófita. Ocorre em floresta alta de restinga, e em estágio médio de regeneração desta formação, e floresta baixa de restinga. Classificada como pioneira a secundária. Fruto carnoso, tipo drupa, de cor vermelha; dispersão ornitocórica.

*Pera glabrata*: árvore, conhecida como tabocuva, zoocórica, com 4 a 10m de altura, heliófila. Ocorre nas florestas alta de restinga em estágio médio de regeneração e floresta baixa de restinga. Classificada como pioneira a secundária. Apresenta ampla distribuição em outras formações florestais, como as florestas estacionais, cerrado e floresta ombrófila.



Figura 13 – Sementes germinadas de *Erythroxylum amplifolium*



Figura 14 – Semente germinada de *Pera glabrata*

## 5. Literatura Citada

- Barros, F.; Melo, M. M. F.; Chiea, S. A. C.; Kirizawa, M.; Wanderley, M. G. L. & Jung-Mendaçolli, S. L. 1991. Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso. São Paulo. **Boletim do Instituto de Botânica 1**: 1-184.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical Forest. **Ecology**: **66**. 682-687.
- Carrasco, P. G. 2003. Produção de mudas de espécies florestais de restinga, com base em estudos florísticos e fitossociológicos, visando a recuperação de áreas degradadas, em Ilha Comprida/SP. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs 62**: 315-344.
- Crawley, M. J. 1986. The structure of plant communities. In: Crawley, M. J. **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford London Edinburgh Boston Palo Alto Melbourne.
- Conama. 1996. Conselho Nacional do Meio Ambiente. **Anexo. Resolução n.7**. 23 de junho de 1996.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. **Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations**. Pudoc. Wageningen. 298-312pp.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica**: **12**. 47-55.
- Durigan, G.; Nishikawa D. L. L.; Rocha, E.; Silveira, E. R.; Pulitano, F. M.; Regalado, L. B.; Carvalhaes, M. A.; Paranaguá, P. A. & Ramilu, V. E. L. 2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas-SP-Brasil. **Acta Botanica Brasílica 16(3)**: 251-262.
- EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). 1999. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. Brasília: Embrapa, Produção de informação; Rio de Janeiro: Embrapa, Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 412p.

- Funari, F.L. Struffaldi-De-Vuono, Y. & Salum, S.T. 1987. Balanço hídrico de duas áreas de Mata Atlântica: Reserva Biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (São Paulo). In: Congresso da Sociedade Brasileira de São Paulo. **Anais...**São Paulo. SBSP 4: 95 -101.
- Gandolfi, S. 2000. História natural de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). **Tese** (Doutorado). Universidade Estadual de Campinas.
- Gandolfi, S. 2004. Caracterização do regime de luz nas Parcelas Permanentes. In: Rodrigues, R.R. **Relatório Científico III do Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes”**. Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba-SP.
- Giulietti, A. M.; Ribeiro Filho, E.; Bueno, M. C. G. & Avelar, N. E. P. 1983. **Em busca do conhecimento ecológico. Uma introdução a metodologia**. Edgar Bluscher, São Paulo.
- Gomes, F. H. 2005. Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP. **Tese** (Doutorado em Agronomia). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Esalq/USP. Piracicaba-SP. 107p.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Review** **52**:107-145.
- Harper, J. L. 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press, London.
- Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a Neotropical Forest. In: Crawley, M. J. **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford London Edinburgh, Boston Palo Alto Melbourne.
- Janzen D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist** **104**: 501-528.
- Lorenzi, H. 1998. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. v.1. Ed. Plantarum, Nova Odessa-SP.
- Marques, M.C.M. 2002. Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 145p.

- Martinez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos e mecanismos em la comunidad de plántulas de uma selva humeda neotropical. **Tese de Doutorado**, Universidad Nacional de México. 142p.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Tree** **15**: 278-284.
- Noffs, M. S. & Baptista-Noffs, C. J. 1982. Mapa da vegetação do Parque Estadual da Ilha do Cardoso-SP – as principais formações. In: Congresso Nacional sobre Essências Nativas, Campos do Jordão. Silvicultura em São Paulo, **Revista do Instituto Florestal**, edição especial, 16A (1): 620-628.
- Ribbens, E.; Silander, J.A. & Pacala, S. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. **Ecology** **75**(6): 1794-1806.
- Rizzini, C.T. 1979. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. Aspectos sociológicos e florísticos. São Paulo, Hucitec, 2ed. v.2:
- Rodrigues, R. R. & Nave, A. G. 2001. Heterogeneidade florística das matas ciliares. In: Rodrigues, R. R. & Leitão Filho, H. **Matas ciliares: conservação e recuperação**. 2ª. Ed. São Paulo. Fapesp. 45-71.
- Salimon, C.I. & Negrelle, R.B. 2001. Natural regeneration in a Quarternary Coastal Plain in the Southern Brazilian Atlantic Rain Forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **44** (2): 155-163.
- São Paulo (Estado). 2001. **Resolução SMA n. 21**. São Paulo, Secretaria do Meio Ambiente. 21 de novembro de 2001.
- Scarano, F.R. 2002. Ecofisiologia de plantas nas vegetações à margem da Mata Atlântica sensu stricto no Estado do Rio de Janeiro. Mesa-redonda: Ecofisiologia, genômica e biodiversidade. In : **Resumos**. XIV Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo. 2- 5 de Setembro, Rio Claro-SP.
- Scarano, F.R. Ribeiro, K.T. Moraes, L.F.D. & Lima, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. 1997. **Journal of Tropical Ecology** **14**: 793-803.
- Silva, S.M. 1998. As formações vegetais da planície litorânea da Ilha do Mel, Paraná, Brasil: Composição florística e principais características estruturais. **Tese**

- (Doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. 262p.
- Silva, S. M. & Britez, R.M. 2005. A vegetação da planície costeira. In: Marques, M. C. M. e Britez, R.M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: Editora UFPR.
- Souza, V.C. et al. 2006. A Vegetação – Flora. In: Rodrigues, R.R. **Relatório Científico IV do Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes”**. Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba-SP.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2005. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- Sugyama, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica 11**: 119-159.
- Sugyama, M. 2003. Estudos florísticos e fitossociológicos em comunidades vegetais de restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. **Tese** (Doutorado em Ecologia em Recursos Naturais). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos-SP.
- Sztutman, M. 2000. O mosaico vegetacional da planície litorânea de Cananéia/Iguape e suas relações com o ambiente: um estudo de caso no Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera-Açu (SP). Piracicaba. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Florestais). Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP.
- Waechter, L.L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. Porto Alegre. **Comun. Museu de Ciências da PUC-RS, série Botânica 33**: 49-68.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M.H. (eds). **Tropical Trees as Living Systems**. Cambridge University Press. New York. 639-655p.
- Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further inquiry. In: Swaine, M. D. (ed). **The ecology of**

**tropical forest tree seedling.** UNESCO and Parthenon Publishing group. Paris.  
Pp. 3-39.

## **CAPITULO 1: GERMINAÇÃO DE ESPÉCIES OCORRENTES EM UMA FLORESTA DE RESTINGA DA ILHA DO CARDOSO-SP.**

### **1. Introdução**

Em florestas tropicais de terras baixas a regeneração de quase todas as árvores são originadas por sementes. Desta forma, o conhecimento do efeito de diferentes fatores ambientais sobre a germinação é essencial para a compreensão da distribuição das espécies e dos processos operantes ao nível da comunidade, como por exemplo, o estabelecimento de plantas, a sucessão e a regeneração natural (Raich & Khoon 1990; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1984).

A germinação está intimamente associada ao ambiente ao qual as plantas estão adaptadas, sendo as sementes sensíveis a numerosos sinais de seu ambiente, os quais irão determinar o tempo para que este processo se complete: luz, temperatura, umidade e oxigênio (Bewley & Black 1982; Mayer & Poljakoff-Mayber 1989). Do ponto de vista biológico, a germinação propriamente dita termina com a protrusão de alguma parte do embrião – em geral a radícula – através do tegumento.

Quando uma semente viva não germina num intervalo de tempo razoável (30 dias – Baskin & Baskin 1998), quando colocada em condições de água, temperatura e composição atmosférica consideradas adequadas, diz-se que a semente está em estado de dormência, ou dormente (Cardoso 2004). Existem várias modalidades de dormência, sendo uma delas relacionada às condições de luz do meio. Sementes cuja germinação é afetada pela luz são conhecidas como fotoblásticas, sendo que o comportamento fotoblástico é mediado pelo pigmento fitocromo (Kendrick & Kronenberg 1994).

Em condições naturais ocorrem gradientes na intensidade e qualidade espectral da luz, relacionados a fatores como a estrutura do dossel, a cobertura do solo por camada de serapilheira e o enterramento. A luz solar “filtrada” pela cobertura vegetal apresenta menores razões V:VE em comparação a luz direta, condição que tende a produzir na semente um fotoequilíbrio – a proporção de fitocromo “ativo” em relação ao fitocromo total – mais baixo (Smith 1982; Labouriau 1983; Vasquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990; Pearson *et al.* 2003). Muitas sementes, especialmente de espécies consideradas pioneiras, têm sua germinação sensivelmente inibida quando o fotoequilíbrio é reduzido: ou a semente não germina, ou germina muito pouco em ambientes sombreados por cobertura vegetal, como por exemplo, numa situação de sub-bosque (Vasquez-Yanes & Smith 1982; Vasquez-Yanes & Orozco-Segovia 1984; Godoi & Takaki 2004).

O processo de germinação tem sido objeto de numerosos estudos sobre sua dependência da temperatura (Covell & Ellis 1986; Cardoso 1992). Tais estudos abordam diversos aspectos da relação entre germinação e temperatura, indo desde os aspectos estritamente fisiológicos até os de caráter mais ecológico.

Sabe-se que sementes de certas espécies apresentam necessidades térmicas diferentes, de acordo com sua variedade e origem. Por exemplo, sementes de *Tsuga canadensis* de regiões mais frias apresentam ótimo de temperatura na faixa de 12-17 °C, enquanto que sementes de locais mais quentes têm sua faixa ótima de 17 a 22 °C (Bewley & Black 1982). Desse modo tem-se que a fisiologia da germinação adapta-se a um determinado ambiente, o que por sua vez poderá determinar diferentes padrões de distribuição.

Bewley & Black (1982) abordam em sua revisão a questão das diferenças inter e intra-específicas em termos de resposta de germinação à temperatura. Trabalhos têm revelado interessantes correlações entre padrões de germinação e origem geográfica da espécie. Diferentes populações do gênero *Mimulus* mostram adaptações em termos de germinação de acordo com as condições de temperatura que prevalecem nas respectivas áreas que as populações ocupam (Mayer & Poljakoff-Mayber 1989).

Considerando o estabelecimento de comunidades vegetais em clareiras, acredita-se que um dos sinais ambientais que irão modular a resposta da planta à clareira é a temperatura, mais particularmente as flutuações de temperatura, que podem quebrar a

dormência de sementes (Murdoch *et al.* 1989). Além disso, as flutuações na temperatura podem funcionar como um sinal para que a semente “identifique” o ambiente em que ela está situada, evitando, por exemplo, a germinação a partir de camadas mais profundas do solo, o que poderia comprometer o desenvolvimento da plântula. Portanto, sugere-se que a sensibilidade de sementes à alternância de temperatura poderia atuar, além da percepção de clareiras, como um mecanismo de percepção de profundidade no solo, já que as flutuações térmicas tendem a diminuir sua amplitude à medida que aumenta a profundidade do solo (Ghersa *et al.* 1992).

A disponibilidade de água no substrato, representada pelo potencial hídrico, é talvez o principal fator determinante da germinação, já que o processo se inicia apenas com a hidratação da semente (embebição), uma consequência do gradiente de potencial da água entre os tecidos da semente e o meio circundante. A plena hidratação das células do embrião irá gerar uma pressão de turgescência suficiente para o crescimento do eixo embrionário, que irá culminar com a germinação visível (Welbaum *et al.* 1998).

Se a baixa disponibilidade de água pode afetar negativamente a germinação, o excesso de água também pode inibir o processo. Em solos alagados há uma deficiência de oxigênio, o que irá inibir processos metabólicos dependentes da respiração, entre eles a germinação de sementes não tolerantes a anoxia ou hipoxia (Kozlowski *et al.* 1991).

Muitos estudos têm revelado que a composição de espécies de distintas unidades vegetacionais que formam as florestas tropicais (Whitmore 1978) está relacionada aos requerimentos e adaptações específicas à germinação e estabelecimento sob diferentes condições de luz, temperatura, umidade e nutrientes do solo, relacionadas aos diferentes microambientes da floresta, tais como clareiras ou/e áreas sujeitas a alagamento (Denslow 1980; Joly 1991; Crawford 1992, Losos 1995).

Considerando seu papel na dinâmica sucessional, resumidamente as espécies podem ser classificadas, em: a) pioneiras, cujas sementes em geral requerem elevadas razões V:VE para germinar, são fotoblásticas positivas, respondem a temperaturas alternadas, são pequenas e produzidas continuamente e abundantemente, têm viabilidade longa e muitas vezes apresentam dormência e; b) não pioneiras ou tolerantes à sombra, cujas sementes geralmente não necessitam de luz para germinar, e apresentam características contrastantes em comparação com as pioneiras (Bazzaz 1979; Bazzaz & Pickett 1980; Denslow 1987; Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1990).

Entretanto, uma grande variedade de respostas, e características fisiológicas das sementes estão relacionadas, principalmente, à: interação entre luz, temperatura e potencial hídrico (Figliolia 2005), o que torna difícil classificar uma espécie em pioneira ou não, com base apenas no comportamento de suas sementes.

As florestas de restinga que ocupam extensas áreas da planície litorânea brasileira são formadas por um mosaico de comunidades florística e estruturalmente diferenciadas, decorrente, em grande parte, das condições hídricas do solo (Silva & Britez 2005; Scarano *et al.* 1997). Devido à oscilação do lençol freático e variações micro-topográficas súbitas, tais florestas apresentam gradientes de umidade do solo, indo desde permanentemente alagados até bem drenados, em áreas muito próximas. Espera-se, assim, que espécies vegetais adaptadas a tais ambientes apresentem adaptações fisiológicas tanto a diferentes condições de luz, como a bruscas flutuações de umidade no solo.

Embora os esforços para o conhecimento da ecofisiologia das espécies de restinga venham sendo intensificados (Scarano *et al.* 1997; Carrasco 2003; Pinheiro & Borghetti 2003), muitos trabalhos ainda são necessários – particularmente com relação às fases iniciais do desenvolvimento da planta – no sentido de auxiliar o entendimento da dinâmica florestal e contribuir para ações de conservação e recuperação deste ecossistema, altamente degradado.

Este trabalho tem como objetivo conhecer o comportamento germinativo de *Ocotea pulchella* Mart., *Ternstroemia brasiliensis* Cambess., *Pera glabrata* (Schott) Baill e *Erythroxylum amplifolium* (Mart.) Schult., espécies ocorrentes numa floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP, como resposta a diferentes condições de luz, temperatura e umidade do solo, em condições naturais e experimentais.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Caracterização das sementes**

As sementes de *Ocotea pulchella*, *Ternstroemia brasiliensis*, *Erythroxylum amplifolium* e *Pera glabrata* foram coletadas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, fora da área da parcela onde foi realizado os experimentos. Pelo menos seis indivíduos de cada espécie serviram como fonte das sementes. Sementes de *O. pulchella* também foram coletadas em restinga da Ilha da Comprida – SP.

Os frutos foram despolidos manualmente, com o auxílio de água corrente e peneira. Para os experimentos em laboratório, bem como para o de *T. brasiliensis* no campo, foram utilizadas sementes recém coletadas. Nos ensaios realizados com *O. pulchella*, *E. amplifolium* e *P. glabrata* na floresta, foram utilizadas sementes armazenadas durante cerca de 10 dias, para as primeiras, e 30 dias para a última.

## 2.2. Ensaio em laboratório

Os experimentos foram realizados no Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da UNESP, Campus Rio Claro-SP.

As sementes coletadas foram caracterizadas quanto: ao tamanho, peso fresco (sem a polpa), conteúdo de água e embebição.

A dimensão das sementes (medidas dos eixos maior e menor) e o peso fresco foram estimados, em 100 sementes para *O. pulchella* e *E. amplifolium* e 50 sementes para as demais.

Para a determinação do conteúdo de água, baseada em Silva (1988), foram pesadas 5 amostras, com 10 sementes frescas cada, exceto em *O. pulchella* que 60 sementes foram pesadas, individualmente, colocadas em estufa a 105 °C por pelo menos 24 horas. Após esse período foram pesadas, calculando-se a porcentagem do conteúdo de água através da fórmula:  $\% U_{pf} = (P_u - P_s) / P_u \cdot 100$ , onde:

$\% U_{pf}$  : porcentagem de umidade, base peso fresco.

$P_u$  : peso fresco das sementes (g).

$P_s$  : peso seco das sementes (g).

Para obtenção da curva de embebição, foram realizadas cinco repetições de 20 sementes para *O. pulchella* e *E. amplifolium*, e 10 sementes para as demais, retiradas aleatoriamente de cada lote, foram embebidas à temperatura de 25°C. As pesagens são realizadas nos vários períodos de tempo, sendo os dados utilizados na seguinte fórmula para a obtenção da curva:

$\% \text{ de embebição} = (P_f - P_i) / P_i \cdot 100$

onde:  $P_f$  = peso final (mg)

$P_i$  = peso inicial (mg)

Os testes de germinação foram realizados em caixas plásticas de germinação (gerbox) – transparentes, para os testes sob luz branca, e pretas para os tratamentos de

escuro – tendo como substrato vermiculita saturada com água destilada. No caso de *E. amplifolium*, as sementes foram colocadas para germinar em placas de Petri de vidro, forradas com 3 folhas de papel filtro saturadas com água destilada. Cada tratamento constou de 5 repetições, com 20 sementes cada.

A irradiação de luz branca foi obtida por intermédio de lâmpadas fluorescentes “luz do dia” de 15W, e de VE, por luz branca de lâmpada incandescente de 40W, filtrada através de uma camada de acrílico vermelho e uma de acrílico azul.

Para avaliar o efeito do alagamento na germinação, manteve-se um nível de água no substrato suficiente para cobrir toda a semente; para testar a influencia da polpa em *O. pulchella* e do arilo em *T. brasiliensis*, utilizou-se, respectivamente, frutos e sementes frescos intactos.

Foram consideradas germinadas as sementes que apresentaram protrusão radicular, sendo as contagens realizadas diariamente. Para os tratamentos de escuro e VE, as contagens de germinação foram realizadas sob luz verde de baixa intensidade (Amaral-Baroli & Takaki 2001).

A germinabilidade foi medida como a porcentagem final de germinação (%G). As velocidades médias de germinação (V) foram determinadas pela fórmula:  $V=1/t$ , sendo:

$t$  = tempo médio de germinação =  $\sum ni.ti/\sum ni$ , onde:  $ni$  = número de sementes germinadas no intervalo de tempo  $ti$ , em dias (Labouriau & Agudo 1987).

As freqüências relativas de germinação (f) foram calculadas segundo a fórmula:  $f = fi/\sum fi$ , onde  $fi$  = número de sementes germinadas no tempo  $i$ .

A sincronização da germinação (U) associada a essas freqüências foi calculada por intermédio da expressão  $U = - \sum(fi \times \log_2 fi)$ , onde a grandeza U é expressa em bits (Labouriau e Agudo 1987). De acordo com esse índice, quanto mais “espalhada” a germinação ao longo do tempo, maior o valor de U e, conseqüentemente, menor sua sincronização.

Abaixo segue a descrição dos ensaios de germinação realizados em cada espécie.

### 2.2.1 Efeitos da luz, substrato, polpa e temperatura em *Ocotea pulchella*

Os ensaios foram realizados em câmaras de germinação à 25° C constante, com os tratamentos de luz branca (LB), escuro, 50% de luz branca, vermelho extremo e 50%

de vermelho extremo. A redução da quantidade de luz foi obtida por intermédio da cobertura das caixas de gerbox com sombrite 50%. Na mesma condição, foram testadas a influência do substrato alagado e da presença da polpa, utilizando-se de frutos frescos intactos.

O efeito da temperatura na germinação foi avaliado em bloco de termogradiante, cobrindo diferentes temperaturas na faixa de 16°C a 41°C, baseado em Labouriau & Agudo (1987). As temperaturas de cada estação térmica do bloco foram monitoradas continuamente com auxílio de chave seletora digital “JK”, modelo SK 010, dotada de sensores térmicos (termistores). As sementes foram colocadas para germinar sobre pequenas bandejas de polipropileno, utilizando-se como substrato camada dupla de papel de filtro saturado com água destilada. Cada bandeja foi inserida dentro de um tubo de vidro dotado de tampa, o qual foi colocado dentro das respectivas estações térmicas do bloco de gradiente térmico, em escuro contínuo.

#### 2.2.2 Efeitos da luz, substrato, arilo e temperatura em *Ternstroemia brasiliensis*

O efeito da luz branca e escuro foi testado em câmara de germinação, à temperatura constante de 25° C. Para a avaliação da resposta germinativa da semente à luz VE, ao alagamento e à presença do arilo, os experimentos foram conduzidos em sala climatizada à 25° C.

Os ensaios de temperatura constante foram feitos em câmaras de germinação, sob luz branca e escuro, às temperaturas de 15, 20, 25, 30 e 35° C.

#### 2.2.3 Efeitos da luz e substrato em *Erythroxylum amplifolium*

Os experimentos testando-se a resposta germinativa da semente à luz branca e ao escuro foram conduzidos em câmaras de germinação sob temperatura constante de 25° C. Em sala climatizada à 25° C, foi avaliada a influência da luz vermelha extrema (VE) e alagamento do substrato.

### 2.3. Ensaios de Campo

#### 2.3.1 Área experimental

Os estudos de campo foram realizado no interior de uma parcela (10,24ha) numa Floresta de Restinga inserida no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (ver “Introdução

Geral” para descrição detalhada), em 20 sub-parcelas distribuídas em 5 de cada um dos seguintes ambientes: sub-bosque seco (SS); sub-bosque úmido (SU); clareira: seca (CS) e clareira úmida (CU). No experimento de germinação com *Pera glabrata* foi avaliado também a influência do sub-bosque alagado (SA).

Medidas da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao nível do solo, foram feitas, por meio de um radiômetro LI 1000 (LiCOR), nos meses de Fevereiro e Agosto de 2005, em cada ponto de amostragem (Tabela 1). A média anual de temperatura (mínima e máxima) foi estimada através de medidas mensais (Dezembro/03 – Novembro/04), em 3 pontos de coleta de cada ambiente (Tabela 1; ver também Figura 7 em “Introdução Geral”, para flutuações durante o ano).

Mensalmente, durante o período de estudo, a umidade superficial do solo (0-5cm) foi estimada por meio do método gravimétrico, em cada ponto de coleta, utilizando-se três sub-amostras de solo (0-5cm de profundidade) para compor cada amostra (Figura 1).

Tabela 1. Radiação fotossinteticamente ativa (média e erro-padrão em  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e percentagem (%) em relação a área mais iluminada, e temperatura\* mínima e máxima, estimadas nos diferentes ambientes da floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP.

	Luz ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )				Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )	
	Fev	%	Ago	%	Max	Min
SS	43 ( $\pm 15$ )	6	16 ( $\pm 5$ )	12	28,5	14,5
SU	13 ( $\pm 3$ )	2	8 ( $\pm 3$ )	6	28,7	13,8
SA	50 ( $\pm 19$ )	9	30 ( $\pm 18,2$ )	24	-	-
CS	561 ( $\pm 99$ )	100	127 ( $\pm 44$ )	100	33,8	13,6
CU	324 ( $\pm 123$ )	58	85 ( $\pm 34$ )	67	33,1	14,3

\* Média anual (Dezembro/03 – Novembro/04). Em SA, a temperatura não foi avaliada.

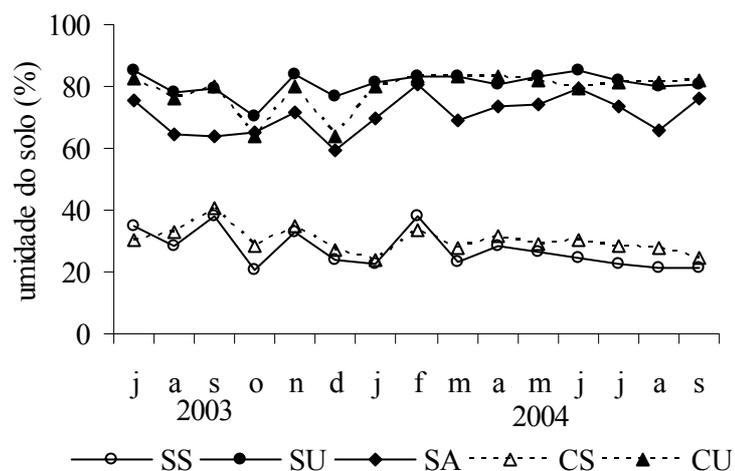


Figura 1 – Médias mensais da umidade superficial do solo em distintas condições de uma floresta de restinga.

### 2.3.2. Germinação e viabilidade de sementes no solo

Os ensaios de germinação *'in situ'* foram conduzidos em cada uma das sub-parcelas mencionadas acima.

De acordo com o período de dispersão de cada espécie (cap. 4), foram instalados os seguintes experimentos:

1. *Ocotea pulchella* e *Erythroxylum amplifolium*: 20 sementes dispostas em 4 bolsas (envelopes) de tela de náilon (12 x 12cm), preenchidas com solo do local, colocadas sobre a superfície do solo. O experimento foi instalado no início de Dezembro/2003, sendo a germinação acompanhada mensalmente.

2. *Ternstroemia brasiliensis*: No início de Maio/2004, 30 sementes sem arilo foram colocadas diretamente sobre o solo, num espaço circunscrito por um anel de PVC de 12cm de diâmetro e 5cm de altura acima do solo. Esses segmentos de tubo foram cobertos com tela de filó, para se evitar a entrada de predadores, bem como de novas sementes. O experimento foi acompanhado mensalmente. Nos mesmos locais, foram dispostas 20 sementes em 4 envelopes de tela de náilon (12 x 12cm), preenchidos com solo do local, e enterrados à 5cm de profundidade, sendo um lote retirado a cada mês para averiguação da germinação. Nesse caso, avaliou-se o número de sementes germinadas no campo, sendo que as não germinadas foram submetidas à teste de germinação em sala climatizada, a 25 °C, sob luz branca.

3. *Pera glabrata*: 10 sementes dispostas em envelopes de tela de náilon 12 x 12 cm preenchidos com solo do local, colocadas sobre a superfície do solo ou enterradas a 5cm de profundidade. Amostras de sementes foram retiradas a cada mês, durante seis meses, sendo contadas as sementes germinadas, e as restantes submetidas à teste de germinação, colocadas em sala climatizada a 25° C, e luz branca contínua.

Como tratamento controle para os ensaios realizados, foram utilizadas sementes do mesmo lote, armazenadas em sacos plásticos pretos, em sala climatizada a 25 °C, cuja germinação foi testada simultaneamente com as sementes recuperadas no campo. Os testes foram realizados em sala climatizada a 25° C, sob luz branca contínua.

#### 2.4 Análises estatísticas

Os dados de germinação, velocidade e sincronização foram submetidos a análise de variância seguido do teste de comparação de médias - teste F, para as variáveis germinabilidade e índice de sincronização, e teste de Wilcoxon para a velocidade da germinação.

### 3. Resultados

#### 3.1. Caracterização das Sementes

Os valores de tamanho, peso e teor de umidade das sementes foram os seguintes: a) *O. pulchella* – 7,9x4,3mm 80mg e 39%; b) *E. amplifolium* – 6,8x 4mm, 55mg e 47%; c) *T. brasiliensis* – 6,4x4mm, 26mg e 37% e; c) *P. glabrata* – 5x3,5mm, 17mg e 17% (Ver cap.1). As sementes de *O. pulchella*, armazenadas em sala climatizada a 25° C, após 1 e 2 meses, perderam 30 e 48% do seu teor de umidade inicial, e reduziram a percentagem de germinação, respectivamente, em 51 e 68%. Após 1 e 2 meses, respectivamente, as sementes de *T. brasiliensis* perderam 40 e 60% do seu teor de umidade inicial, e reduziram a percentagem de germinação, respectivamente, em 63 e 99% em relação ao tempo zero.

Já em *E. amplifolium* e *P. glabrata* a redução no teor de umidade, avaliado no primeiro mês, foi de apenas 5 e 1,5%, respectivamente, ocorrendo uma pequena diminuição na germinabilidade apenas da primeira. Nesta, foi verificado que após dois meses de coleta, houve uma redução de 35% na sua germinação em relação à inicial. Para *P. glabrata*, não se constatou diferenças significativas na germinabilidade durante

os seis meses estudados, como será descrito adiante nos experimentos realizados em campo.

Houve uma nítida diferença entre as curvas de embebição (Figura 2), principalmente de *O. pulchella*, a qual apresentou níveis baixos e lentos, e *T. brasiliensis*, que apresentou os níveis mais altos (72%) e rápidos de embebição, sendo que em 24 horas tinha sua curva quase estabilizada.

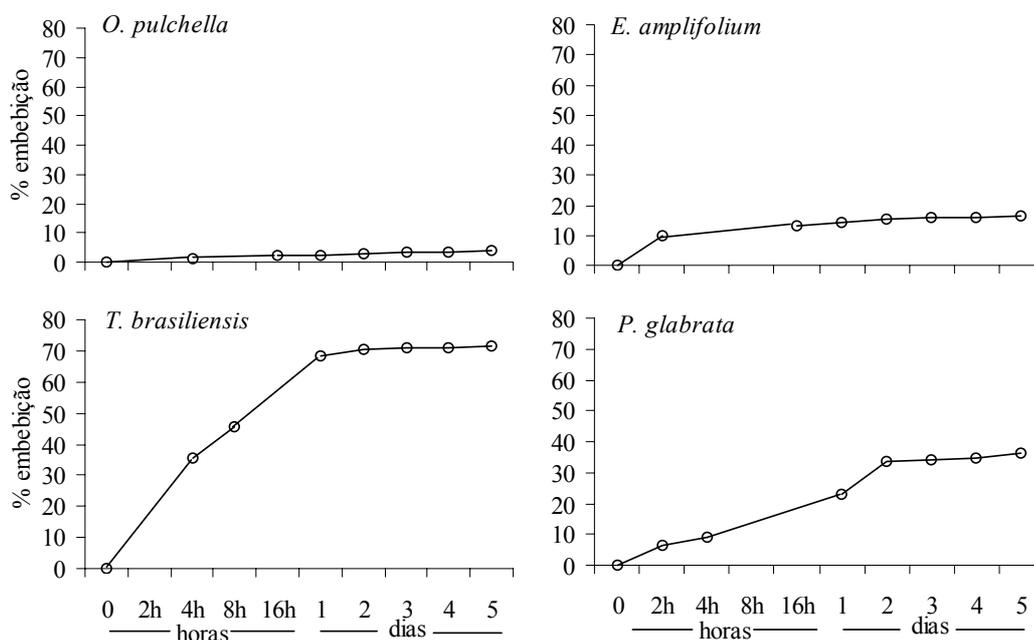


Figura 2 – Curva de embebição das espécies estudadas

### 3.2. Ensaio em laboratório

Os diferentes tratamentos de luz não tiveram efeito sobre a germinabilidade de sementes de *O. pulchella*. Não houve diferença entre as velocidades de germinação de sementes mantidas em escuro e luz branca, observando-se apenas uma menor velocidade nos tratamentos com 50% LB e vermelho extremo, em comparação com a luz branca (Figura 3). Já o substrato alagado e a presença de polpa reduziram tanto a germinabilidade como a velocidade de germinação (Figura 4).

A germinabilidade de *O. pulchella* não variou significativamente na faixa de 16 °C a 35 °C, sendo nula a 41 °C (Figura 5A). Quanto à velocidade, observa-se que esta aumenta gradativamente com a elevação da temperatura (Figura 5B). Com relação à

sincronização, observa-se que de um modo geral não houve diferença significativa entre as temperaturas, destacando-se apenas o menor valor de U (maior sincronização) a 35° C, em comparação com 20 °C (Figura 5).

A germinabilidade de *T. brasiliensis* não diferiu comparando-se os tratamentos de luz (luz branca, escuro e vermelho extremo); também não houve efeito da presença do arilo. Em substrato alagado, a germinabilidade foi bastante reduzida (Figura 6A). O vermelho extremo inibiu a velocidade da germinação, assim como o substrato alagado. A presença do arilo não influenciou essa variável. (Figura 6B).

A temperatura não afetou significativamente a germinabilidade de *T. brasiliensis* na faixa de 15 °C a 35 °C, tanto no claro como no escuro (Figura 7A e 8D). A velocidade de germinação foi maior na faixa de 20 a 30° C, sob luz branca, e às temperaturas de 25 °C e 30 °C, no escuro (Figura 7B e 7E). A germinação tende a ser mais sincronizada (menores valores de U) às temperaturas de 15 °C e 20 °C, na luz, e 25 °C e 35° C, no escuro (Figura 7C e 7F).

Em *Erythroxylum amplifolium*, a germinabilidade foi favorecida pelos tratamentos de luz branca e vermelho extremo, tendendo a ser reduzida em escuro, em relação à luz branca. Os tratamentos com substrato alagado, tanto em luz como no escuro, reduziram drasticamente a germinabilidade e a sincronização da germinação. Quanto à velocidade, não houve diferenças entre os tratamentos de luz, enquanto que os tratamentos com alagamento também não diferiram estatisticamente em relação aos respectivos controles; apenas uma diferença significativa foi observada entre luz branca-não alagado e escuro-alagado (Figura 8).

### 3.3 Ensaio de Campo

Em condições de campo (sementes dispostas na superfície do solo), a germinação de *O. pulchella* ocorreu principalmente no primeiro mês, sendo praticamente nula no terceiro mês (Março) (Figura 9A). Os percentuais totais foram mais altos em sub-bosque, sendo reduzidos principalmente em clareiras secas (Figura 9B), tendência observada desde o início do experimento.

As sementes de *T. brasiliensis* dispostas sobre a superfície do solo apresentaram uma alta germinabilidade principalmente no primeiro mês, quando, com exceção das

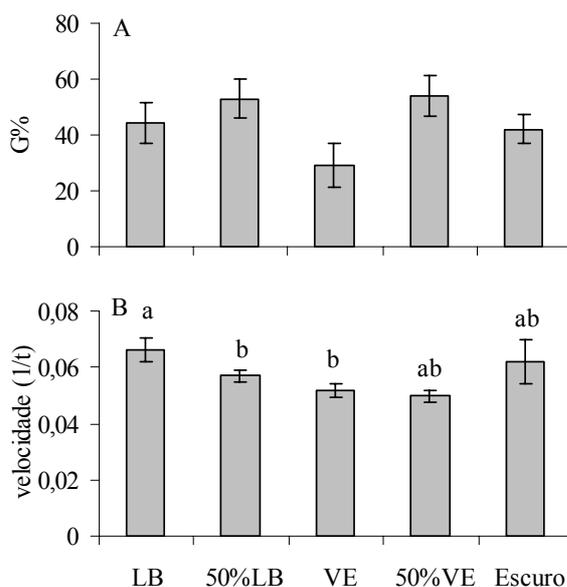


Figura 3 – Germinabilidade (A), e velocidade da germinação (B) de sementes de *O. pulchella* sob diferentes tratamentos de luz. Em (A) médias não diferem ( $p > 0,05$ , Anova) e, em (B), médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ , teste de Wilcoxon).

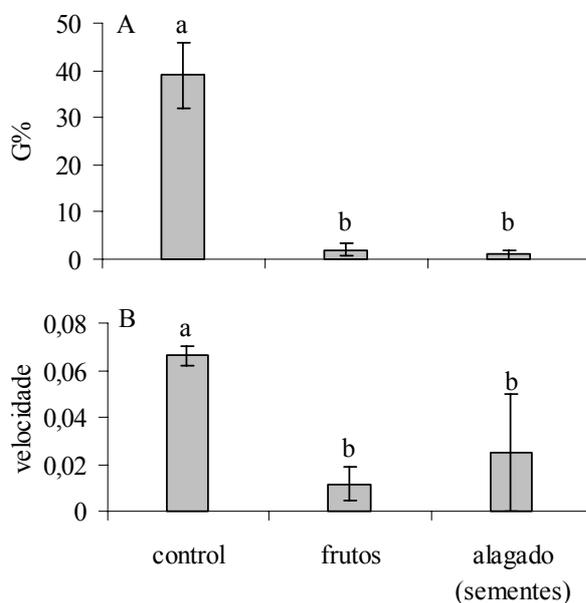


Figura 4- Germinabilidade (A) e velocidade da germinação (B) de sementes (controle), frutos e sementes submetidas ao alagamento, de *O. pulchella*, sob 25° C. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste F em (A), e teste de Wilcoxon em (B)).

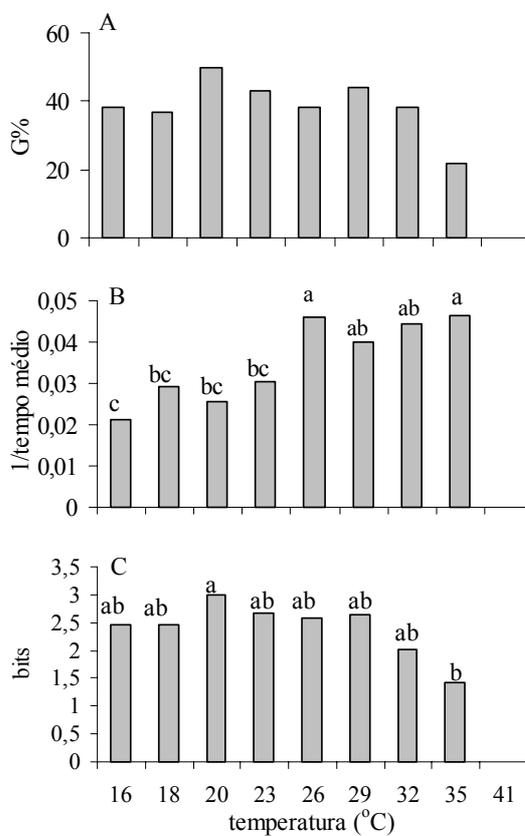


Figura 5 - Germinabilidade (A), velocidade (B) e sincronia da germinação (C) de sementes de *O. pulchella*, no escuro, submetidas a diferentes temperaturas. Em (A) médias não diferem ( $p > 0,05$ , Anova). Em (B) e (C), médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Wilcoxon em (B), e teste F em (C)).

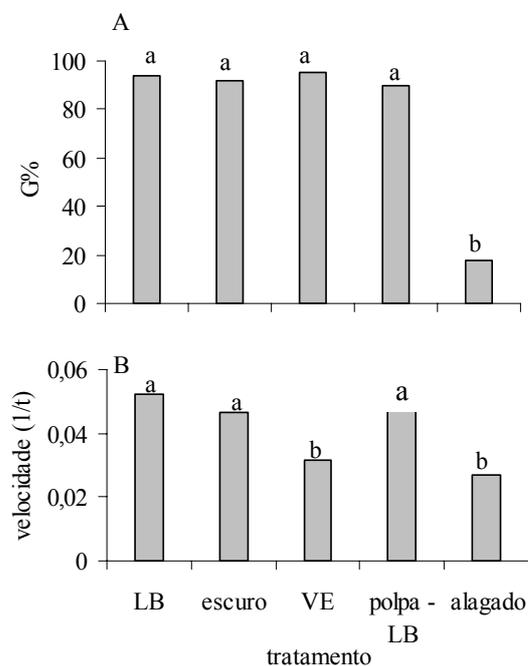


Figura 6 – Germinabilidade (A) e velocidade da germinação (B) de sementes de *T. brasiliensis*, sob 25°C, em diferentes tratamentos: luz branca (controle), escuro, vermelho-extremo (VE), e, sob luz branca (LB), sementes com arilo e sem arilo em substrato alagado. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; (A) teste F, e (B) teste de Wilcoxon).

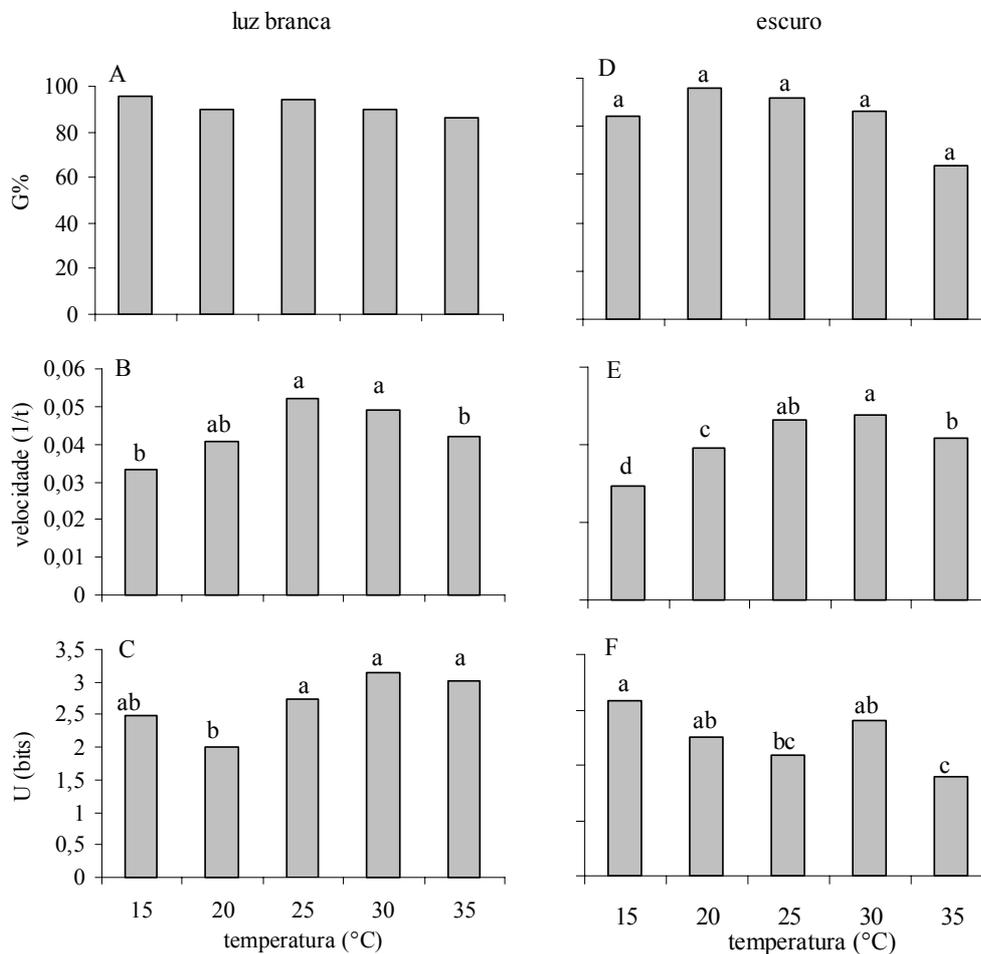


Figura 7 – Germinabilidade, velocidade e sincronia da germinação de sementes de *T. brasiliensis*, sob luz branca (A, B e C), e no escuro (D, E e F), submetidas a diferentes temperaturas). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste F em A, C, D e F, e teste de Wilcoxon em C e E). Em (A) médias não diferiram ( $p > 0,05$ )

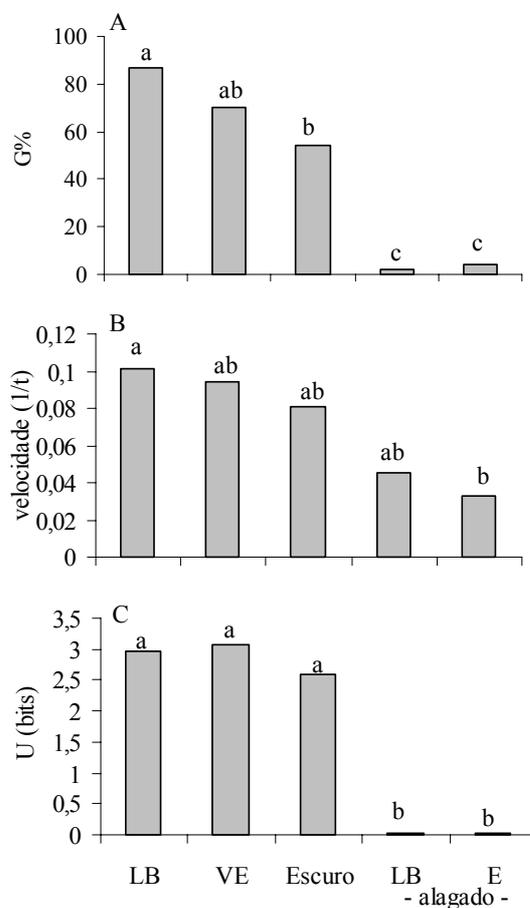


Figura 8 – Germinabilidade (A), velocidade (B) e sincronia da germinação (C) de sementes de *E. amplifolium*, à 25°C, sob diferentes tratamentos: Luz Branca (LB), Vermelho-extremo (VE), Escuro, e, sob LB e no Escuro(E), em substrato alagado. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si. ( $p < 0,05$ ; em (A) e (C) teste F, em (B) teste de Wilcoxon).

clareiras úmidas e sub-bosque úmido, atingiram quase 100% de germinação. Considerando a germinação final após 2 meses, em SU a porcentagem média foi significativamente menor do que nos demais ambientes (Figura 10).

Nos ensaios de enterramento – realizados inicialmente para se checar a capacidade das sementes de *T. brasiliensis* de conservarem seu poder germinativo – observou-se um número relativamente grande de sementes germinadas *in loco* (Figura 11) o que de certa forma comprometeu a análise dos resultados. A quantidade de plântulas diminuiu com o decorrer do experimento, mas, como muitas vezes não se constatou a presença de sementes inteiras remanescentes, é possível que as sementes germinadas tenham morrido no interior dos envelopes de nylon.

Nos primeiros 30 dias do início do experimento, a germinabilidade das sementes “controle” (armazenadas em laboratório e germinadas em sala climatizada) foi maior do que a das sementes enterradas, qualquer que tenha sido o ambiente (Figura 11). No primeiro mês, as sementes enterradas nas clareiras secas apresentaram as maiores germinabilidades em comparação com aquelas mantidas em clareiras úmidas. No segundo mês, a quantidade de plântulas observadas nos envelopes foi maior em clareiras secas, não só em relação às clareiras úmidas, como também em relação ao sub-bosque úmido (Figura 11). No terceiro mês, o número de plântulas enterradas no sub-bosque seco ainda se manteve relativamente alto, sendo maior do que o tratamento de clareiras úmidas (Figura 11).

As sementes de *T. brasiliensis* não germinadas nos ensaios de enterramento foram submetidas à teste de germinação em laboratório, para verificar se ainda estavam viáveis. Observou-se que apenas no primeiro mês as sementes apresentaram viabilidade, e comparando-se os diferentes ambientes em relação à germinação total (*in loco* + laboratório), não foi verificada diferença significativa entre eles (Figura 12). A partir do segundo mês, a germinação de sementes exumadas foi nula (gráfico não apresentado).

Com exceção do tratamento clareiras secas, as sementes de *E. amplifolium* dispostas na superfície do solo, bem como em laboratório (controle), apresentaram uma alta germinação no campo, estando essa praticamente concentrada no primeiro mês (Figura 13).

Em *P. glabrata* observou-se que as sementes dispostas na superfície em SS e CS tenderam a apresentar maior quantidade de plântulas, *in loco*, no primeiro e segundo

de mês de experimento, em comparação com sub-bosque alagado. Nas coletas realizadas a partir do terceiro mês, observa-se uma flutuação na quantidade de plântulas presentes nos diferentes ambientes, decorrente não apenas de novas germinações como também de eventuais mortes de plântulas e/ou deterioração de sementes, sendo tais eventos afetados pelas condições vigentes em cada micro-ambiente, como denotam as diferenças estatísticas detectadas entre eles (Figura 14A). O sub-bosque alagado (SA) foi o único ambiente onde foram constatadas diferenças significativas nos percentuais de germinação dentre os meses estudados, sendo maior no final do experimento (6º mês – Dezembro) (Figura 14A).

A viabilidade destas sementes, avaliada pelos testes de germinação com as sementes não germinadas exumadas do campo, diferiu entre os ambientes (% de germinação em relação ao total de sementes), nos distintos meses (Figura 15A). Em Setembro, as sementes retiradas do SA apresentaram maior germinabilidade quando comparadas às exumadas da CS e SU, e em Dezembro, maior do que ao obtido para SS e SU. Em Outubro, as sementes retiradas do SS apresentaram maiores percentuais do que as retiradas de clareiras e que as sementes armazenadas em laboratório (controle), e em Novembro, com exceção das CS, foi maior que as dos demais ambientes e do controle (Figura 15A).

Quando considerada a contagem total de plântulas, ou seja, campo (*in loco*) e laboratório (Figura 16A), observa-se que em Setembro a quantidade de plântulas em SU foi maior do que em SA, CS e controle; em Novembro (5º mês), houve maior porcentagem em SS do que em SA e controle. Após 4 meses (Outubro), a germinação de sementes armazenadas em laboratório (controle) foi nula, diferindo, portanto, dos demais tratamentos.(Figura 16).

No ensaio com sementes enterradas de *P. glabrata*, a maior quantidade de plântulas no campo (*in loco*) ocorreu em ambiente de clareira seca, exceto na última coleta realizada em Dezembro, quando não houve diferenças significativas entre os ambientes (Figura 14B).

Comparando-se as coletas em relação aos meses, observa-se que em SS e CS a germinação provavelmente é mais rápida ocorrendo já no primeiro mês do experimento. As variações observadas nos meses seguintes podem ser decorrentes tanto de novas germinações, como da morte de plântulas e/ou sementes. Já nos ambientes de sub-

bosque úmido e clareira úmida, considerando-se a maior presença de plântulas nas coletas de Dezembro, a germinação tendeu a ser retardada (Figura 14B). Em SA, o número de plântulas amostradas no interior dos envelopes foi praticamente nulo ao longo do período de coletas, podendo indicar uma baixa germinação ou elevada mortalidade de plântulas e/ou sementes (Figura 14B).

O percentual de germinação (em relação ao total de sementes), em laboratório, das sementes exumadas do campo (não germinadas) diferiu entre os ambientes apenas no mês de Outubro, quando foi mais elevada em SU do que em CS e controle, e em Novembro, quando o percentual de germinação foi maior no SS do que as retiradas na CU (Figura 15B).

Ainda sobre o tratamento de sementes enterradas, quando consideradas as quantidades totais de plântulas (campo + laboratório), não foram constatadas diferenças estatísticas entre os ambientes. Variações entre os meses foram verificadas apenas em SA, onde a percentagem de plântulas foi maior em Outubro (Figura 16B).

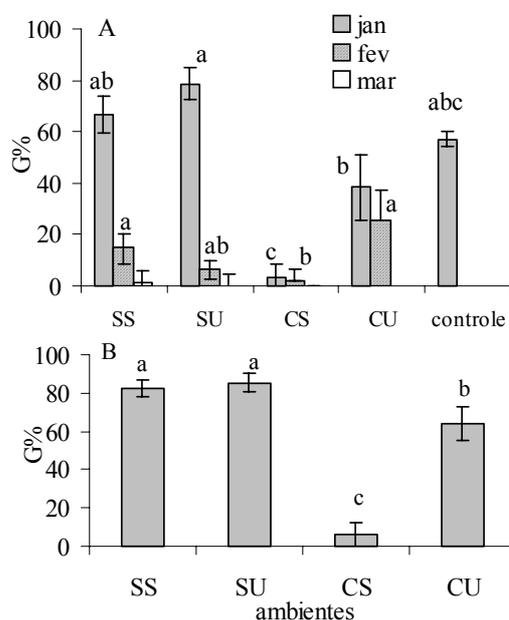


Figura 9 – Germinabilidade - mensal (A) e total (B)-, *in loco*, de sementes de *O. pulchella* dispostas sobre a superfície do solo, em distintas condições ambientais, de uma floresta de restinga. Médias (entre ambientes) seguidas da mesma letra não diferem significativamente entre si ( $p < 0,05$ ; teste F).

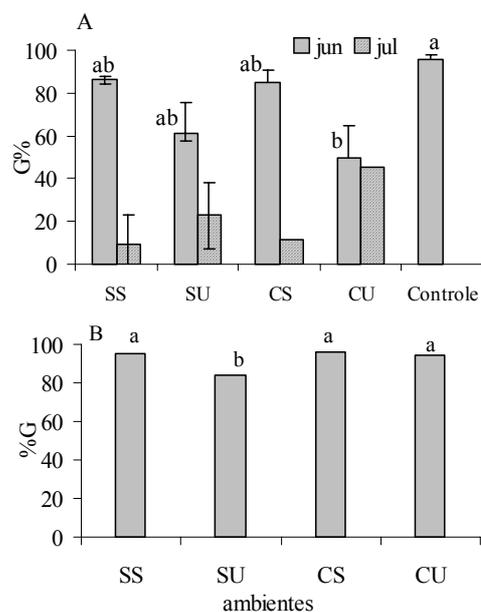


Figura 10 – Germinabilidade de *T. brasiliensis*, *in loco*, dispostas sobre a superfície do solo em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Controle: sementes testadas em laboratório. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste F). Em (A) %G em julho não diferiu entre tratamentos ( $p > 0,05$ , Anova).

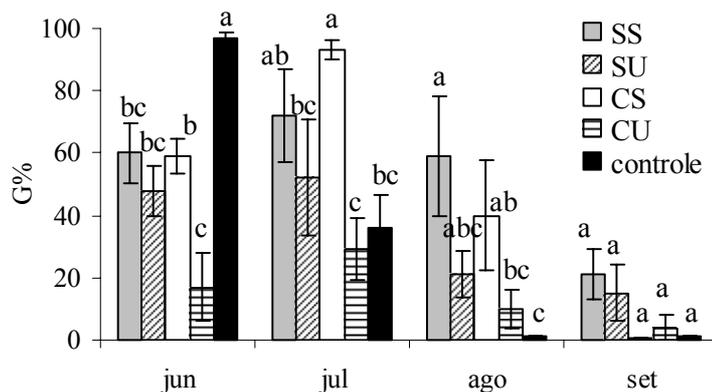


Figura 11 – Germinabilidade *in loco* de sementes de *T. brasiliensis* enterradas no solo (5cm de profundidade) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Controle: sementes armazenadas e testadas em laboratório. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente entre si ( $p < 0,05$ ; teste F).

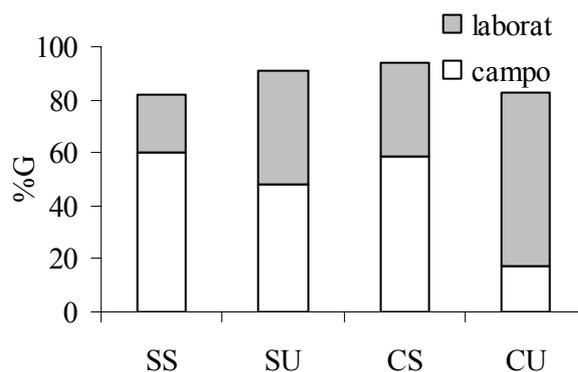


Figura 12 – Germinabilidade total de sementes de *T. brasiliensis* enterradas em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga no primeiro mês (maio a junho) de experimento, no campo e no laboratório (sala climatizada à 25 °C sob LB). Médias não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste F).

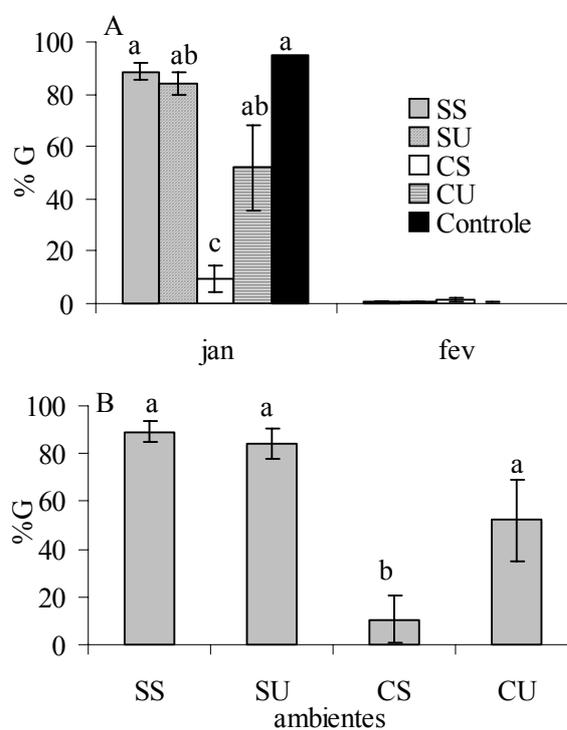


Figura 13 – Germinabilidade de sementes de *E. amplifolium* sobre a superfície do solo em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. (A) mensal, (B) total. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente entre si ( $p < 0,05$ ; teste F).

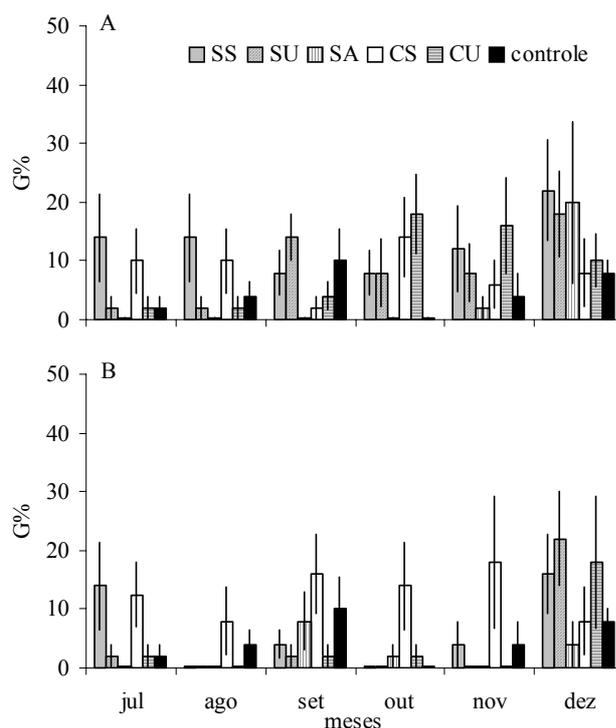


Figura 14 – Germinabilidade das sementes de *P. glabrata* em distintas condições de uma floresta de restinga. (A) superfície. (B) enterradas.

Figura 14 (anexo): Resultados do teste de comparação das médias ( $p < 0,05$ ; teste F). Letras minúsculas = comparação horizontal (entre meses); letras maiúsculas = comparação vertical (entre ambientes).

CAMPO	jul	ago	set	out	nov	dez
Superfície						
controle	a AB	a AB	a A	a B	a A	a A
SS	a A	a A	a A	a A	a A	a A
SU	a AB	a AB	a A	a A	a A	a A
SA	b B	b B	b B	b B	ab A	a A
CS	a A	a A	a AB	a A	a A	a A
CU	a AB	a AB	a AB	a A	a A	a A
Enterradas						
controle	a AB	a AB	a A	a B	a AB	a A
SS	ab A	c B	abc A	c B	abc AB	a A
SU	b AB	b B	a A	ab B	b B	ab A
SA	b B	ab B	b A	b AB	b B	a A
CS	a A	a A	a A	a A	a A	a A
CU	ab AB	b B	ab A	ab AB	b B	a A

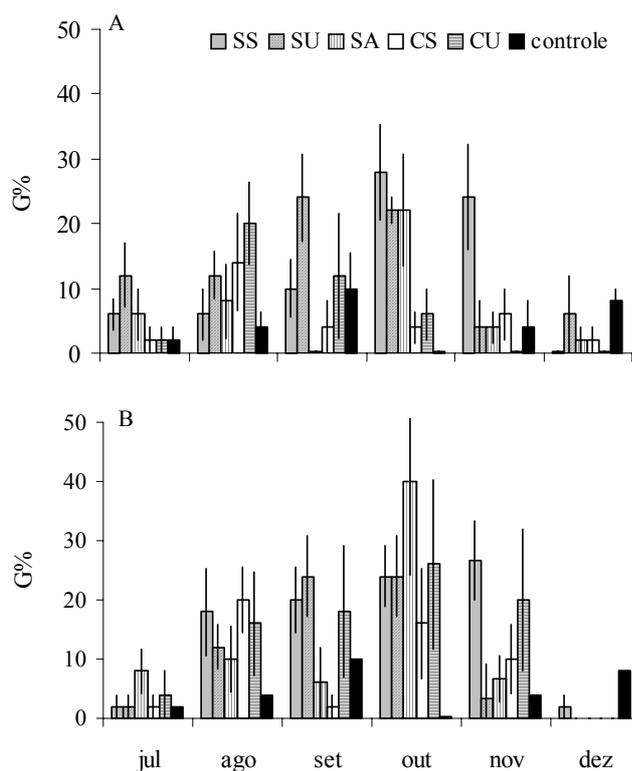


Figura 15 – Germinabilidade das sementes de *P. glabrata*, em sala climatizada, após submetidas às distintas condições de uma floresta de restinga. (A) superfície. (B) enterradas.

Figura 15 (Anexo): Resultados do teste de comparação das médias ( $p < 0,05$ ; teste F). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si (Letras minúsculas – entre meses; maiúscula – entre ambientes).

Laboratório	jul	ago	set	out	nov	dez
Superfície						
controle	a	A	a	A	a	AB
SS	b	A	b	A	ab	Ab
SU	abc	A	abc	A	a	B
SA	ab	A	ab	A	b	A
CS	a	A	a	A	a	B
CU	b	A	a	A	ab	AB
Enterradas						
controle	ab	A	ab	A	a	A
SS	a	A	a	A	a	A
SU	ab	A	a	A	a	A
SA	b	A	b	A	b	A
CS	ab	A	a	A	ab	A
CU	b	A	a	A	a	A



#### 4. Discussão

*Ocotea pulchella* e *T. brasiliensis* mostraram-se generalistas para a germinação em relação à necessidade de luz, sendo que suas sementes podem ser classificadas como fotoblásticas neutras ou afotoblásticas (Majerowicz & Peres 2004). Várias espécies de árvores nativas são descritas como afotoblásticas, principalmente aquelas de estágios mais avançados da sucessão ou que ocupam o sub-bosque da floresta (Vasquez & Yanes 1976, Vasquez-Yanes & Orózco-Segovia 1984). A germinação no escuro e em temperatura constante pode ser vantajosa no ambiente florestal, pois possibilita a emergência no sub-bosque da floresta – onde a entrada de luz, razão V:VE e variação da temperatura são baixas – mesmo em condições de enterramento ou cobertura da semente pela camada de serrapilheira, que impedem, mesmo em pequenas profundidades (4 a 5mm), a penetração de luz com intensidade fisiologicamente significativa (Souza *et al.* 1999; Vasquez-Yanes *et al.* 1990).

*Erythroxylum amplifolium* foi a única espécie, dentre as avaliadas, que apresentou redução significativa na sua germinabilidade quando em ausência de luz (Figura 9A). Entretanto, tal como para *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, a germinação não foi afetada pela incidência de luz rica em VE, o que pode explicar a alta germinação dessas espécies no sub-bosque da floresta, onde este comprimento de onda predomina (Lee 1989). Embora a germinabilidade não tenha sido inibida ou reduzida pelo VE, como ocorre para algumas pioneiras (Válio & Joly 1979; Vazquez & Yanes & Smith 1982; Zaia & Takaki 1998), houve uma redução da velocidade de germinação, em *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, sob essa faixa espectral, a exemplo do que ocorre com a pioneira *Cecropia obtusifolia* (Vazquez-Yanes & Smith 1982).

Para plântulas destas espécies, que se beneficiam de níveis de luz mais elevados do que aqueles normalmente encontrados no sub-bosque de uma floresta (Cap.2 e 3), uma germinação mais lenta sob luz difusa poderia “distribuir” mais as plântulas ao longo do tempo. Isso pode aumentar a probabilidade das plântulas encontrarem condições ambientais mais adequadas, tais como a abertura de clareiras. A maior irradiância nesses ambientes abertos propiciaria uma maior velocidade de germinação, possibilitando o melhor aproveitamento dos recursos disponíveis e, a conseqüente ocupação dessas clareiras.

*Ocotea pulchella* e *T. brasiliensis* germinaram numa ampla faixa de temperatura, sendo a primeira inibida apenas a 41°C, o que pode explicar os resultados obtidos em campo para esta espécie, que apresentou os menores percentuais de germinação em clareiras, onde foram registradas temperaturas máximas de 41,5 e 41 ° C (CS e CU, respectivamente), enquanto que no sub-bosque a máxima registrada foi de 32° C. A influência negativa de temperaturas elevadas na germinação, atribuída à desnaturação de proteínas e alteração na permeabilidade das membranas, é comumente relatada para espécies arbóreas tropicais (Silva *et al.* 2002; Santos 2003, Godói & Takaki 2004; Figliolia 2005).

A umidade superficial do solo, relativamente baixa em Dezembro/03, especialmente nas clareiras secas (Figura 1), também pode ter contribuído para a menor germinação de *O. pulchella* neste ambiente, por intermédio da redução do processo de embebição (Foster 1986) – já muito baixo e lento nas sementes ricas em lipídios desta espécie – ou causar a perda de umidade, que reduz sua germinação, ou ainda levar a morte da semente por desidratação. A redução no potencial hídrico do solo e na umidade do ar que pode se estabelecer nos ambientes de clareiras, afeta principalmente as sementes de maior tamanho, onde uma menor razão superfície/volume as tornam incapazes de manter um balanço hídrico favorável à germinação (Foster 1986). Essas considerações podem ser estendidas para *E. amplifolium*, que também apresentou a menor germinabilidade nas clareiras secas. Cabe ressaltar, que algumas vezes a mortalidade das sementes pode ser atribuída a sua desidratação, bem como ao ataque por fungos, embora no presente trabalho não tenham sido avaliadas eventuais diferenças entre os ambientes.

Do mesmo modo, mas no sentido inverso, a umidade do solo também parece exercer grande influencia na germinação de *T. brasiliensis*, que assim como *O. pulchella*, apresentou sementes com caráter recalcitrante. Muitas sementes de espécies não pioneiras das florestas tropicais que evoluíram num ambiente onde a água não é fator limitante – portanto, sem pressões seletivas em direção à resistência à dessecação (Pammenter & Berjak 2000) – são recalcitrantes (Baskin & Baskin 1998). Tais sementes, devido ao seu metabolismo contínuo, perdem a viabilidade se a umidade diminuir abaixo de um valor crítico antes da germinação ocorrer (Baskin & Baskin 1998). Vasquez-Yanes & Orozco-Segovia (1990) observaram que a árvore pioneira

*Buddleja cordata*, que ocorre em campos de altitude recobertos por vegetação de baixo porte, têm uma baixa dependência da germinação em relação à temperatura e a luz. Seu fotoblastismo é menos acentuado se comparado a espécies de florestas, sendo sua germinação limitada principalmente pela umidade do solo.

No mês de instalação das sementes de *T. brasiliensis* no campo (Maio) – início do período de sua dispersão (cap 4) – a presença do lençol freático ainda aflorado em algumas clareiras úmidas pode ter provocado a redução na germinação. A partir do 2º mês, quando o nível de água diminuiu, a germinação em clareiras úmidas ocorreu, principalmente, nas sementes dispostas na superfície. Nas sementes enterradas, a elevada saturação hídrica pode ter provocado sua deterioração.

No sub-bosque úmido, a manutenção da umidade do solo, retida na espessa camada de serapilheira, provavelmente, contribuiu para os menores valores de germinação ao final do experimento, embora a menor radiação estimada nestes ambientes (SU) também possa contribuir para compor este resultado.

O atraso na germinação de sementes de *T. brasiliensis* sob menores irradiâncias e razões V/VE, tendem a expor as sementes por mais tempo ao ataque de insetos, fungos e patógenos, diminuindo as chances de emergência da planta nesses ambientes. O mesmo pode ocorrer para as sementes enterradas, que apresentaram, em geral, menor taxa de germinação, tendo-se observado muitas vezes a predação das sementes por larvas de inseto. Observou-se também que algumas sementes, embora predadas, germinaram. É provável que a longevidade das sementes no solo, no ambiente da Restinga, seja baixa, considerando-se que sementes não germinadas, exumadas a partir de 2 meses, não apresentaram nenhuma germinação em laboratório, apresentando todas elas sinais de deterioração.

Considerando o efeito negativo da elevada umidade do solo na germinação de *T. brasiliensis*, o período de dispersão deslocada para o período menos chuvoso (Cap. 4) deve representar um ajuste importante para o seu estabelecimento nas florestas de restinga que sofrem, em grandes extensões, a saturação hídrica do solo por intermédio da ascensão do lençol freático. Além disso, a ocorrência da emergência desta espécie também durante a estação mais seca (Cap.4), deve ser propiciada pela capacidade de uma alta e rápida embebição das suas sementes, que pode torná-las aptas a germinar

com níveis relativamente baixos de umidade, aliado ao fato de que a umidade do ar permanece alta nesta época (Sentelhas 2004).

Embora *O. pulchella* também tenha tido, em laboratório, sua germinabilidade e velocidade da germinação, reduzidas em substrato alagado, as sementes dessa espécie demonstraram maior tolerância à alta umidade do solo, não sendo observado, no campo, uma redução da germinação nos ambientes mais úmidos. A tolerância – mesmo que por um curto período – ao alagamento, considerando-se a alta germinabilidade das sementes exumadas dos locais úmidos, bem como a ocorrência eventual de germinação após cerca de quatro meses de imersão, pode ser importante para a ocupação dos microhabitats espaço-temporalmente heterogêneos da restinga (Scarano *et al.* 1997). A capacidade de sementes submersas germinarem, após uma diminuição do nível da água, é comumente encontrada em espécies arbóreas de florestas higrófilas, e deve conferir uma vantagem competitiva a essas (Crawford 1992, Scarano *et al.* 1997; Souza *et al.* 1999).

As faixas de temperatura ótima para a germinação, aquela em que ocorre maior porcentagem de germinação no menor período de tempo (Malavasi 1988), das sementes de *O. pulchella* e *T. brasiliensis* foram respectivamente 26 a 35°C e 20 a 30° C. A redução da velocidade de germinação, em ambas as espécies, em temperaturas mais baixas, pode ser atribuída a uma redução no metabolismo da semente (Amaral & Paulilo 2002, Santos 2003; Figliolia 2005,).

A faixa de temperatura ótima de *O. pulchella* mais elevada do que a de *T. brasiliensis*, é consistente com o sugerido por alguns autores de que a temperatura ideal de germinação corresponde a uma adaptação às temperaturas específicas de seu local de ocorrência, e da sua época de dispersão e estabelecimento (Vazquez-Yanes 1976; Figliolia 2005). *O. pulchella* habita áreas de temperaturas elevadas, como o cerrado e as florestas da planície litorânea (Durigan *et al.* 2002; Souza & Lorenzi, 2005), e tem sua dispersão, preferencialmente, durante a primavera/verão (Cap. 4). *Ternstroemia brasiliensis*, ocorre também em locais onde a temperatura pode atingir valores baixos, como as florestas de altitude (Souza & Lorenzi 2005), e apresenta dispersão e emergência de plântulas, principalmente, durante período de temperaturas mais amenas (Cap.4). A maior sincronização da germinação ocorrendo no limite superior da

temperatura ótima de *O. pulchella*, e no limite inferior, sob luz branca, de *T. brasiliensis* ajuda a corroborar esta premissa.

Entretanto, nas sementes de *T. brasiliensis* mantidas no escuro, assim como para *O. pulchella*, e *Cedrella fissilis* (Santos 2003), a sincronização da germinação tendeu a ser maior com o aumento da temperatura. Este comportamento pode possibilitar a germinação de um número mais elevado de sementes que estão enterradas ou sob a serapilheira em clareiras, onde a temperatura atinge maior valor e amplitude, o que seria vantajoso por aumentar as chances de ocupação destes ambientes, altamente competitivos.

A sincronia na germinação, que indica uma resposta a algum mecanismo (térmico) de controle, geralmente, é reduzida em temperaturas sub-ótimas (Labouriau & Agudo 1987; Ferraz-Grande & Takaki 2001; Santos 2003), entretanto, tal fato não foi evidente para as espécies estudadas.

A presença de polpa nas sementes de *O. pulchella* reduziu sua germinabilidade e a velocidade de germinação, assim como observado em *Callophyllum brasiliensis*, árvore abundante nas florestas de restinga que sofrem alagamento (Scarano *et al.* 1997). Um certo grau de dormência imposta pela presença do pericarpo pode ser benéfico, considerando sua tolerância a alagamentos temporários, pois permite que sementes depositadas em locais alagados possam germinar quando o nível da água diminuir (Scarano *et al.* 1997). Por outro lado, a remoção da polpa das sementes por aves e/ou formigas (Passos & Oliveira 2002), pode, eventualmente, favorecer a germinação dessa espécie.

Nas sementes de *T. brasiliensis*, a presença de arilo não exerceu efeito sobre a germinação, o que pode ser importante para sementes dispersas por autocoria, que parece predominar nesta espécie. Considerando que suas sementes também são removidas por aves (Carrasco 2003), essas devem atuar principalmente como agentes dispersores, não influenciando, entretanto, o comportamento germinativo das sementes.

A germinação de *P. glabrata* foi baixa e não uniforme, especialmente nas sementes enterradas, o que pode sugerir a ocorrência de algum tipo de dormência. Essas sementes apresentaram características mais próximas daquelas de espécies consideradas pioneiras, tais como tamanho pequeno, teores de umidade relativamente baixos (em comparação com *O. pulchella* e *T. brasiliensis*), presença de dormência e viabilidade

prolongada. Sementes pequenas estão menos sujeitas ao ataque de predadores e patógenos e têm facilidade de se incorporar ao estoque no solo. Essas características são típicas de espécies que constituem o banco de sementes no solo, como é caso de *P. glabrata* em floresta atlântica montana (Baider *et al.* 1998).

Algumas sementes dormentes requerem estímulos externos para que possa ocorrer a germinação, tais como irradiância com elevado valor V:VE e temperaturas alternadas (Zaia & Takaki 1998; Pearson *et al.* 2002, 2003; Godoi & Takaki 2004), condições geralmente associadas à presença de clareiras. Embora não tenha sido possível identificar isoladamente a resposta de *P. glabrata* a cada um desses fatores (temperatura e luz), a maior germinação das sementes enterradas em clareiras secas sugere a importância da temperatura *per se*.

As sementes de *P. glabrata* apresentam aparentemente baixa sensibilidade à luz já que, de um modo geral, não foram constatadas diferenças significativas entre sementes germinadas em clareiras e sub-bosque.

A sementes enterradas nos ambientes mais úmidos tenderam a apresentar uma redução na germinabilidade, o que está de acordo com Guedes-Silva (2004), que sugere que a saturação hídrica deve contribuir para a baixa densidade de sementes no solo das florestas de restinga. A inibição da germinação e a perda da viabilidade de sementes mantidas submersas foram relatadas para várias espécies, inclusive, aquelas que habitam florestas alagáveis (Kozlowski 1984; Scarano *et al.* 1997; Marques & Joly 2000). Todavia, cabe ressaltar, que a deposição de folhas de *P. glabrata*, embora baixa em todos os ambientes, apresentou o maior percentual de contribuição na serapilheira foliar de CU (2%) (Pires inédito).

Marques (2002) estudando a chuva de sementes e a emergência de plântulas em duas florestas de restinga, relatou a ocorrência de dormência, inferido pelo período entre a dispersão e emergência, em cerca da metade das espécies destas comunidades, percentuais similares ao descrito para florestas tropicais estacionais (Garwood 1983) e mais elevados que as florestas úmidas (Ng 1978, Okali & Onywachusim 1991). Testes de germinação realizados com sementes de *Schefflera angustissimum*, *Byrsonima ligustrifolia* e *Ilex theezans*, espécies que ocorrem na floresta estudada, também indicaram a presença de algum tipo de dormência (Pires, inédito).

A presença de dormência em sementes contribui para com uma maior distribuição temporal da germinação. Esse “espalhamento” da germinação foi observado neste trabalho para *P. glabrata*. Tal característica, associada à variabilidade nos períodos de dispersão (Guedes-Silva 2004; Carrasco 2003), pode ser benéfica para a espécie, pois evita que todas as sementes produzidas num mesmo evento reprodutivo estejam sujeitas a uma condição ambiental desfavorável (Marques 2002).

Entretanto, cabe ressaltar, que, após cinco meses de experimento, enquanto as sementes de *P. glabrata* armazenadas em condições de laboratório, apresentaram ainda alguma percentagem de germinação, as expostas nas distintas condições da floresta, especialmente as enterradas, perderam sua viabilidade ou encontravam-se deterioradas e/ou predadas. Este resultado denota a incapacidade desta espécie em formar um banco persistente de sementes no solo – admitido quando os propágulos mantêm-se viáveis no solo por mais de um ano – tal como têm sido avaliados para a maioria das espécies em florestas tropicais (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1990), sendo provável que sua regeneração deva ser determinada, principalmente, pela chuva de sementes.

## 5. Considerações finais

O substrato alagado reduziu a germinação das espécies estudadas, as quais apresentaram boa germinabilidade em diferentes tratamentos de luz – exceto para *E. amplifolium* que teve uma menor germinação no escuro – e em ampla faixa de temperatura (avaliado apenas para *O. pulchella* e *T. brasiliensis*). Do mesmo modo, no campo, as condições hídricas do solo, parecem ser o principal fator limitante da germinação, embora interações entre luz, temperatura e umidade possam ser observadas. Enquanto para *O. pulchella* e *E. amplifolium*, que dispersam durante a primavera/verão, a menor disponibilidade de água pode ser crítica se aliada a altas temperaturas, para *T. brasiliensis*, que tem suas sementes dispersas no outono/inverno, o principal fator crítico à sobrevivência/germinação da semente no solo é a saturação hídrica, principalmente quando aliada à baixa intensidade luminosa.

Visto a umidade do solo estar condicionada à sazonalidade climática, ajustes fenológicos da dispersão e germinação de sementes parecem ser adaptações de suma importância para o sucesso reprodutivo dessas espécies nas florestas de restinga. *P.*

*glabrata* apresentou características que permitem a formação de um banco de sementes temporário, o que pode minimizar a dependência desses ajustes.

## 6. Literatura citada

- Amaral, L. V. I. & Paulilo, M. T. S. 1992. Efeito da luz, temperatura, reguladores de crescimento e nitrato de potássio na germinação de *Miconia cinnamomifolia* (D.C) Naudin. **Insula** **21**: 59-86.
- Alvarez-Buylla, E. R. & Martinez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer. **Oecologia (Berlin)** **84**: 314-325.
- Baider, C.; Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1998. O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (Sao Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Biologia** **59** (2): 319-328.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. 1998. **Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination**. São Diego: Academic Press.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** **10**:351-371.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** **11**:287 – 310.
- Bewley, J. D. & Black, M. 1982. Phytochrome controls achene germination in *Bidens pilosa* L. (Asteraceae) by very low fluence response. **Brasilian Archives of Biology and Technology**, **44(2)**: 121-124.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in tropical forest. **Ecology**. N.66, p.682-87.
- Cardoso, V. J. M. 1992. Temperature dependence on seed germination of a weed (*Sida glaziovii* – Malvaceae). **Naturalia** **17**: 89-97.
- Cardoso, V. J. M. 2004. Dormência: estabelecimento do processo. In: Borghetti, F. E e Ferreira, A. G. (orgs.). **Germinação: do básico ao aplicado**. Porto Alegre: Artmed.
- Carrasco, P. G. 2003. Produção de mudas de espécies florestais de restinga, com base em estudos florísticos e fitossociológicos, visando a recuperação de áreas degradadas, em Ilha Comprida/SP; **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal).

- Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Covell, S. & Ellis. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in legumes. **Journal of Experiments Botanic** **37 (178)**: 705 – 715.
- Crawford, R. M. M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. **Advances in Ecological Research** **23**: 93-185.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** **12**: 47-55.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** **18**: 431-52.
- Durigan, G.; Nishikawa D. L. L.; Rocha, E.; Silveira, E. R.; Pulitano, F. M.; Regalado, L. B.; Carvalhaes, M. A.; Paranaguá, P. A. & Ramilu, V. E. L. 2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas-SP-Brasil. **Acta Botanica Brasílica** **16(3)**: 251-262.
- Ferraz-Grande, F.G.A. & Takaki, M. 2001. Temperature dependent seed germination of *Dalbergia nigra* Allem (Leguminosae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **44**.
- Figliolia, M. B. 2005. Ecologia da germinação e desenvolvimento de mudas de *Platymiscium floribundum* Vog. (sacambu) – Fabaceae em viveiro e sob dossel no Parque Estadual da Cantareira, São Paulo/SP. **Tese (Doutorado)**. Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist Forest tees: a review and synthesis. **Botanical Review** **52**: 260-299.
- Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecological Monographs** **53(2)**: 159-181.
- Ghersa, C. M. Benez-Arnold, R. L. & Martinez-Guersa, M. A. 1992. The role of fluctuating temperatures in germination and establishment of *Sorghum halepense*. Regulation of germination at increasing depths. **Functional Ecology** **6**: 640 – 668.
- Godoi, S. & Takaki, M. 2004. Effects of light and temperature on seed germination in *Cecropia hololeuca* Miq. (Cecropiaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **47**: 185-191.

- Guedes-Silva, D. C. 2004. Florística, estrutura e informações sobre a regeneração natural de fragmentos de floresta de restinga no município de Bertiooga/SP. **Tese** (Doutorado). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Kendrick, R. E. & Kronenberg, G.H.M. 1994. **Photomorphogenesis in Plants**. Martinus Nijhoff. Dordrecht.
- Kolowski, T.T.1984. Responses of woody plants to flooding. In: Kolowski, T.T. (ed) **Flooding and plant growth**. Academic Press, London. Pp. 129-163.
- Kolowski, T.T. Kramer, P.J. & Pallardy, S.G. 1991. **The physiological ecology of wood plants**. Academic Press. New York. 657p.
- Joly, C.A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: **Plant life under oxygen stress**. Jackson, D.D. & Lambers (eds). SPB Academic Publishing, Hague, pp. 23-34.
- Labouriau, L.G. 1983. **A Germinação das sementes**. Chesneau, E.V. (coord), Sec. Ger. da Org. dos Est. Amer. Washington. D.C. 3-10 p.
- Labouriau, L. G. & Agudo, M. 1987. On the physiology of seed germination in *Salvia hispanica* L. I. Temperature effects. **Anais da Academia Brasileira de Ciência** 59 (1/2).
- Lee, D.W. 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous Forest in Índia. **Journal of Tropical Ecology** 5: 65-79.
- Losos, E. 1995. Habitat specificity of two palm species: experimental transplantation in Amazonian Successional Forests. **Ecology** 76 (8): 2595-2606.
- Malavasi, M. M. 1988. Germinação de sementes. In: Piña-Rodrigues, F. C. M. **Manual de análise de sementes florestais**. Campinas: Fundação Cargill. pp 25-40.
- Majerowicz, N. & Peres, L. E. P. 2004. Fotomorfogênese em plantas. In: Kerbancy, G. B. (ed). **Fisiologia Vegetal**, Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ. pp. 421– 438.
- Marques, M.C.M. 2002. Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 145p.

- Marques, M.C.M. & Joly, C. A. 2000. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. **Acta botanica brasílica**. **14(1)**: 113-20.
- Mayer, A. M. & Poljakff-Mayber, A. 1989. **The germination of seeds**. 4o ed. Pergamon Press. Oxford. 270p.
- Murdoch, A.J. Roberts, E. H. & Goedert, C.O. 1989. A model for germination responses to alternating temperatures. **Annals of Botany** **63**: 97-111.
- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: Tomlinson, P. B. & Zimmermann, M. H. (eds). **Tropical trees as living systems**. Cambridge University Press. Cambridge. pp: 129-162.
- Okali, D. U. U. & Onywachusim. 1991. The ground flora and rain forest regeneration at Omo Reserve, Nigeria. In: Gómez-Pompa, A.; Whitmore, T. C. & Hadley, M. (eds.). **Rain forest regeration and management**. Unesco/Parthenon Publishing. Paris. Pp: 273 – 283.
- Pammenter, N. W. & Berjak, P. 2000. Some thoughts on the evolution and ecology of recalcitrant seeds. **Plant Species Biology** **15**, 153-156.
- Passos, L. & Oliveira, P. 2003. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **19**: 261-270.
- Pearson, T.R.H., Burslem, D.F.R.P, Mullins, C.E., and Dalling, J.W. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. **Ecology** **83**:2798-2807.
- Pearson, T. R. H., Burslem, D. F. R. P., Mullins, C. E., & Dalling, J. W. 2003. Functional significance of photoblastic germination in neotropical pioneer trees: A seed-eye view. **Functional Ecology** **17**:394-402.
- Pinheiro, F. & Borghetti, F. 2003. Light and temperature requeriments for germiantionof seeds of *Aechmea nudicaulis* (L.) Griesebachand and *Streptocalyx floribundus* (Martius Ex Schultes F.) Mez (Bromeliaceae). **Acta Botanica Brasílica** **17(1)**: 27-35.
- Raich, J. W. & Khoon, G. W. 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. **Journal of Tropical Ecology** **6**: 203-217.

- Santos, D. L. 2003. Aspectos fisiológicos de cedro rosa (*Cedrella fissilis* VELOZZO) – Meliaceae. **Tese** (Doutorado). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Scarano, F. R.; Ribeiro, K. T.; Moraes, L. F. D. & Lima, H. C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. 1997. **Journal of Tropical Ecology** **14**: 793-803.
- Sentelhas, P. C. 2004. Caracterização climatológica das Parcelas Permanentes. In: Rodrigues, R.R. **Relatório Científico III do Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes”**. Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba-SP.
- Silva, E. M. N. 1988. Determinação de umidade. In: Piña-Rodrigues, F. C. M. **Manual de análise de sementes florestais**. Fundação Cargill. Campinas.
- Silva, S. M. & Britez, R.M. 2005. A vegetação da planície costeira. In: Marques, M. C. M. e Britez, R. M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Editora UFPR, Curitiba-PR
- Silva, L. M. M.; Rodrigues, T. J.; Aguiar, I. B. 2002. Efeito da luz e da temperatura na germinação de sementes de aroeira (*Myracrodruon urundeuva* Allemão). **Revista Árvore** **26**(6): 691-697.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. **Annu. Rev. Plant Physiol.** **33**: 481-518.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2005. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum. 640p.
- Souza, A. F. Andrade, A. C. S. Ramos, F. N. & Loureiro, M. B. 1999. Ecophysiology and morphology of seed germination of the neotropical lowland tree *Genipa americana* (Rubiaceae). **Journal of Tropical Ecology** **15**:667-680.
- Válio, I. F. M. & Joly, C. A. 1979. Light sensitivity of the seeds on the distribution of *Cecropia glasiiovii* Sneathlage (Moraceae). **Zeitschrift für Pflanzenphysiologie** **91**: 371-376.

- Vázquez-Yanes, C. 1976. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona calido-húmeda de México. In: Gomez-Pompa, A et al. (eds). **Regeneración de selvas**. México: Continental. Pp. 279-387.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid tropics of the world: a review. In: Medina, E. Mooney H.A. & Vázquez-Yanes, C.R. (eds). **Physiological of Plants of the Wet Tropics**. Dr. Junk Publishers. The Hague. Pp. 37-50.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. **Oecologia 83**: 171 – 175.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1994. Signal for seeds to sense and respond to gaps. In: Caldwell, M. & Pearcy, R. (eds). **Exploitation of environmental heterogeneity by plants: Ecophysiological Processes Above and Below Ground**. Chapman and Hall, London. Pp. 152-187.
- Vázquez-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.; Rincon, E.; Sánchez-Coronado, M. E.; Huante, P.; Toledo, J. R. & Barradas, V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. **Ecology 71**: 1952-1958.
- Vázquez-Yanes, C. & Smith, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. **New Phytologist 92**: 477-485.
- Welbaum, G. E.; Bradford, K.; Kyu-Ock, Y.; Booth, D. T. & Oluoch, M. O. 1998. Biophysical, physiological and biochemical processes regulating seed germination. **Seed Science Research 8**: 161-172.
- Whitmore, T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. In: Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M. H. (Eds). **Tropical Trees as Living Systems**. Cambridge University Press. New York. Pp.639-55.
- Zaia, J. E. & Takaki, M. 1998. Estudo da germinação de sementes de espécies arbóreas pioneiras: *Tibouchina pulchra* Cogn e *Tibouchina granulosa* Cogn. (Melastomataceae). **Acta Botanica Brasilica 12**: 221-229.

**CAPITULO 2: INFLUÊNCIA DA LUZ E UMIDADE DO SOLO NA SOBREVIVÊNCIA E CRESCIMENTO INICIAL DE *Ocotea pulchella* Mart. (LAURACEAE) E *Ternstroemia brasiliensis* Cambess (PENTAPHYLLACACEAE), DUAS ESPÉCIES DE UMA FLORESTA DE RESTINGA DA ILHA DO CARDOSO-SP.**

**1. Introdução**

A maioria das pesquisas acerca da ecologia de florestas tropicais tem sido direcionada ao comportamento da comunidade biótica frente aos ‘nichos de regeneração’ gerados pela aberturas do dossel, que pode ocasionar um aumento de luz, umidade do solo e nutrientes (Percy 1983, Denslow 1980, Clark 1990), fatores esses que afetam marcadamente o crescimento, morfologia e química das plantas (Lower & Orians 2003).

As respostas morfo-fisiológicas da espécie em relação à luz – a principal variável analisada na literatura científica – são utilizadas para o agrupamento das espécies em categorias ecológicas que podem variar, em um *continuum*, desde pioneiras (as quais demandam irradiâncias relativamente elevadas) até tolerantes à sombra ou secundárias tardias, sendo uma série de atributos ecofisiológicos, generalizados para cada grupo (Denslow 1980; Gandolfi 2000). Dentre outros, são descritos para as espécies pioneiras: fotoblastismo positivo, um crescimento rápido, alocando recursos preferencialmente para o crescimento em altura, baixa razão raiz/parte aérea, (Whitmore 1996; Lamberts & Poorter 1992; Ramakrishnan *et al.* 1982; Kitajima 1994), alta plasticidade fenotípica, intolerância ao sombreamento, altas taxas de fotossíntese, respiração no escuro e necessidade de alta irradiância para saturação da fotossíntese, enquanto no outro extremo, é presumido que as espécies tardias apresentem

características contrastantes a estas, que lhes dêem vantagem no ambiente sombreado do interior das florestas (Bazzaz 1979; Bazzaz & Picket 1980).

A disponibilidade de água também é um fator reconhecidamente importante para a colonização e distribuição das espécies, principalmente, em florestas que sofrem alagamento e/ou onde ocorre uma privação de oxigênio que, freqüentemente, representa uma séria depressão à germinação e estabelecimento de plantas (Kozlowski *et al.* 1991). Podem ser classificadas, resumidamente, em tolerantes, as quais apresentam uma série de adaptações anatômicas (lenticelas, aerênquima) e químicas que permitem sua resistência (Bianchini 1998), e não tolerantes à inundação. Em geral, as plantas de espécies arbóreas submetidas à saturação hídrica apresentam menor crescimento (Steege 1994a,b; Pimenta 1998; Marques *et. al.* 1996), sendo poucos os relatos na literatura daquelas que não tem seu padrão de crescimento alterado (Joly 1994; Lobo & Joly 1995).

Ainda que o estabelecimento das plantas (sobrevivência e crescimento inicial) seja considerado uma das fases mais críticas para a regeneração das florestas, poucos estudos têm abordado os fatores intervenientes no estabelecimento de plântulas de espécies tropicais em condições naturais (Augspurger 1984), bem como a resposta da plântula em função de sua idade (Clark & Clark 1987). A grande maioria dos trabalhos tem sido realizada sob condições experimentais controladas e/ou semi-controladas, onde pode ser testado o comportamento de uma dada espécie frente a uma variedade de condições (Walker & Chapin 1986). Entretanto, constatou-se que as variações espectrais da luz no campo são em geral muito diferentes das condições impostas em ambientes controlados, com evidente variação de resposta das plantas nessas situações (Souza & Válio 2003).

Embora estudos no campo não permitam uma discriminação nítida entre os efeitos da quantidade e qualidade da luz, estando sujeitos a interação dos fatores climáticos, bióticos e edáficos, eles podem ter alguma vantagem para a interpretação dos efeitos do sombreamento, e da interação entre estes fatores, sobre o crescimento. Portanto, estudos que confrontem dados de campo com obtidos em experimentos controlados podem contribuir para a compreensão da influência dos distintos ambientes da floresta na sobrevivência, crescimento e distribuição das espécies, e podem auxiliar no entendimento da dinâmica de populações e, conseqüentemente, de ecossistemas.

As florestas de restinga ocorrem sobre a planície arenosa de deposição marinha, sendo constituídas por mosaicos vegetacionais com distintas fisionomias, florística e estrutura, decorrente da sua alta heterogeneidade ambiental. Esta é gerada, principalmente, em função da microtopografia do terreno e da profundidade do lençol freático, que condiciona gradientes de umidade do solo, desde aqueles bem drenados, até inundados, em escalas tempo-espacial muito próximas (Silva & Britez 2005; Scarano *et al.* 1997). Portanto, o crescimento e sobrevivência das espécies que as ocupam, deve estar relacionado, tanto à dinâmica de clareiras (Gandolfi 2000, 2004), quanto ao nível de água no solo.

Este trabalho visa avaliar os efeitos das distintas condições de luz (clareira e dossel) e drenagem do solo, encontradas numa floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP (PEIC), na sobrevivência e crescimento inicial de duas espécies abundantes na comunidade – *O. pulchella* Mart. e *T. brasiliensis* Cambess – por intermédio de experimentos realizados em condições naturais e semi-controladas.

## **2. Material e Métodos**

Para descrição das espécies, ver a “ Introdução geral – Caracterização das espécies estudadas”.

### **2.1 Experimentos em condições semi-controladas**

Os experimentos em condições semi-controladas foram realizados no Jardim Experimental (JE) do Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro-SP. Os dados de precipitação e temperatura locais, durante os ensaios, foram fornecidos pelo CEAPLA - Instituto de Geociências, Unesp-Rio Claro (Figura 1).

O clima da região de Rio Claro é caracterizado por duas estações bem definidas, uma seca (Abril-Setembro) e outra chuvosa (Outubro-Março), classificado como tipo CWA pelo sistema de Köppen. Para um período de dez anos (1994-2003) a precipitação anual foi de 1456 mm, com temperatura média do mês mais frio (Junho) de 18,1° C, e do mês mais quente, de 25° C (Teixeira & Assis 2005).

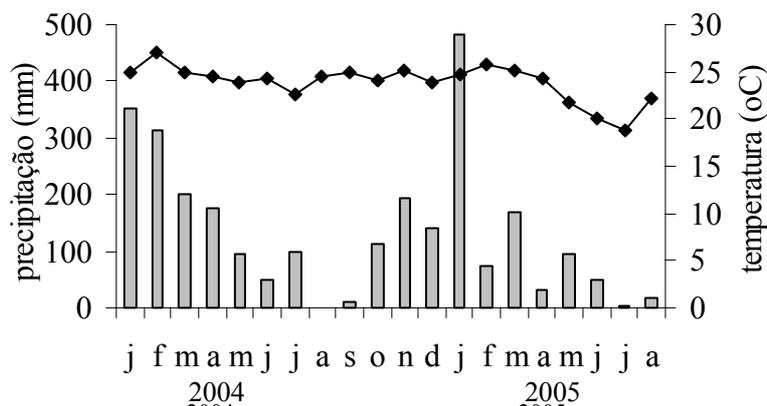


Figura 1 – Precipitação e temperatura média de Rio Claro-SP.

As plântulas de *O. pulchella* e *T. brasiliensis* foram obtidas a partir de sementes coletadas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso e germinadas em bandejas plásticas preenchidas com substrato Plantmax® - composto constituído basicamente de casca de *Pinus* moída e vermiculita (Figliolia, 2005) - mantidas em Casa de Vegetação. A data da instalação dos experimentos foi escolhida em função da época de dispersão dos propágulos dessas espécies na Restinga (Cap. 4), estando as plântulas com cerca de dois meses de idade, a contar da emergência.

Para se testar a influência da idade das plantas nas respostas de crescimento, foram também utilizadas plantas de *O. pulchella* com aproximadamente nove meses de idade, referidas neste trabalho como “juvenis”. Estes indivíduos foram obtidos no Viveiro Municipal da Ilha Comprida-SP, onde foram cultivados em substrato composto de 15% vermiculita, 15% palha de arroz, 40% de turfa e 30% de solo da restinga, com adição de adubo, e mantidas à pleno sol. Todavia, antes da montagem do experimento, os indivíduos permaneceram durante dois meses em local com sombreamento natural (borda de floresta no PEIC e sob árvores no JE).

Os juvenis foram transplantados para sacos plásticos com capacidade para 1,5 L, e as plântulas para copos plásticos (0,5 L), preenchidos com terra vegetal (Anexo 2), nos meses de Janeiro e Fevereiro de 2004, respectivamente.

As plantas foram distribuídas em três blocos, cada qual constituído por uma caixa plástica de 32 L, com cinco plantas cada, dispostas de acordo com o seguinte arranjo experimental:

I. Fator Idade: Plântulas e Juvenis

II. Fator Luz: Pleno Sol (S); Sombrite (Sb); Failet (F); Sombrite + Failet (SF)

III. Fator Água: Capacidade de Campo (Cc); Alagamento Médio (M); Alagamento Pleno (A).

A condição de “capacidade de campo” foi obtida dispondo-se os sacos plásticos ou os copos com as plantas no interior das caixas plásticas. Para que o substrato fosse mantido permanentemente saturado de umidade, um filme de água (cerca de 2cm de profundidade) era mantido no fundo da caixa. Na condição de “alagamento médio”, os recipientes (sacos ou copos) eram mantidos parcialmente submersos nas caixas, de modo que a água cobrisse apenas 50% do substrato. No tratamento de “alagamento pleno”, manteve-se um nível de água suficiente para cobrir todo o substrato. Para os juvenis não foi realizado o tratamento de nível médio de água.

A radiação fotossinteticamente ativa foi estimada por intermédio do radiômetro LI-1000, LiCOR, por volta de meio dia, com céu limpo, em Fevereiro e Agosto de 2004 (Tabela 1). A temperatura, máxima e mínima, foi anotada, a cada 15 dias, por intermédio de um termômetro em cada um dos diferentes tratamentos de luz (Figura 2A e 2B).

Quanto aos tratamentos de luz, além da condição de “Pleno Sol”, em que as plantas ficavam expostas diretamente à irradiação do meio ( $1816 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), para o tratamento de “Sombrite” as plantas foram colocadas sob cobertura formada por uma camada de tela de nylon preta Sombrite® 50%, proporcionando irradiância média de  $792 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Para o tratamento “Failet”, os vasos foram colocados sob uma camada do tecido denominado Failet (cuja textura lembra a seda) na cor roxa, sob o qual a irradiância média total não passou de  $192 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . No tratamento “Sombrite + Failet”, por sua vez, os vasos permaneceram sob uma cobertura formada por uma camada de Sombrite (interna) e uma camada de Failet (externa), produzindo uma irradiância média de  $34 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

Com relação à qualidade da luz, a cobertura de Failet produziu uma razão Vermelho: Vermelho extremo (V:VE) de 0,30 (fotoequilíbrio teórico do fitocromo,  $\phi$ , = 0,44), inferior portanto à condição de Pleno sol, cuja razão V:VE foi de 1,27 ( $\phi$  = 0,706). Essas medidas foram feitas com auxílio de espectroradiômetro LiCOR.

As plântulas de *T. brasiliensis*, diferentemente de *O. pulchella*, foram submetidas, em Julho/04, aos seguintes tratamentos de disponibilidade de água: 1.

“Capacidade de campo” (conforme descrito acima); 2. “Seco”, onde os copos plásticos foram colocados diretamente sobre o solo, sendo regados a cada 3 dias ; 3. “Alagamento pleno”, tal como descrito anteriormente. Os tratamentos de luz foram iguais para ambas espécies.

Em suma, o delineamento experimental seguiu o modelo de blocos casualizados, sendo cada tratamento constituído por 3 blocos (caixas plásticas) com 5 copos por bloco. Para cada grupo de idade de plantas, o experimento apresentou um arranjo fatorial, sendo 2 fatores (água e luz) x 7 níveis (sendo 3 níveis de água e 4 níveis de luz).

## 2.2 Experimentos no campo

Os trabalhos de campo foram realizados numa parcela (10,24ha) em Floresta de Restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, situado no litoral sul do Estado de São Paulo, município de Cananéia (entre os paralelos 25°03'05" e 25°18'18" S e os meridianos 47°53'48" e 48° 05'42 W). A descrição da área de estudo e dos pontos de amostragem, e a caracterização climática estão apresentadas na “Introdução geral”.

Os experimentos foram instalados em ambientes caracterizados por diferenças quanto à sua cobertura vegetal (dossel) e umidade do solo, denominadas no presente trabalho como: a) sub-bosque seco (**SS**); b) sub-bosque úmido (**SU**); c) clareira seca (**CS**) e; d) clareira úmida (**CU**), realizados em cinco áreas representativas (“repetições”) de cada ambiente, onde os gradientes eram mais nítidos. Em cada área, foram transplantados, diretamente ao solo, cinco juvenis de *O. pulchella* (em Novembro/03) e nove plântulas de *O. pulchella* (em Fevereiro/04) e *T. brasiliensis* (em Julho/04).

Medidas da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foram tomadas, ao nível do solo, em cada ponto de amostragem (3 medidas por ponto), por meio de um radiômetro LI 1000 (LiCOR), nos meses de Fevereiro e Agosto de 2005 (Tabela 2). As médias mensais da temperatura, máxima e mínima (Figura 2C e 2D) foram obtidas por termômetros instalados em duas áreas de cada ambiente, sendo as medidas realizadas mensalmente. A umidade superficial do solo (0-5cm) foi estimada mensalmente, por intermédio do método gravimétrico, em cada ponto amostrado (uma amostra composta de 3 sub-amostras), estando os valores médios anuais expostos na Tabela 2.

O solo de cada ambiente foi caracterizado quimicamente, através de uma amostra da superfície (0-5cm), por repetição, pelo Laboratório de Análise Química de Solo e Planta, Programa de Avaliação da Fertilidade do Solo, da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), em Araras-SP.

Tabela 1. Valores médios de luz (RFA), em ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), e temperatura (média anual de 2004) nos diferentes tratamentos de luz no JE.

Tratamento	Luz ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )				Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )	
	Fev	%	Ago	%	Max	Min
Sol	1816	100	1142	100	35	12
Sombrite	792	43,6	497	43,5	33,1	12,5
Faillet	192	10,6	107	9,4	34,3	12,1
S + F	34	1,9	23	2,0	32,4	12,6

Tabela 2. Valores médios de luz (RFA), em ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) e % em relação a área mais iluminada, umidade do solo e temperatura média, mínima e máxima nos diferentes ambientes da floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP . ( ) erro-padrão.

	Luz ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )				Umidade solo (%)	Temp. ( $^{\circ}\text{C}$ )	
	Fev	%	Ago	%	Media anual	Max	Min
SS	43 ( $\pm 15$ )	6	16 ( $\pm 5$ )	12	25 ( $\pm 4$ )	28,4	14,6
SU	13 ( $\pm 3$ )	2	8 ( $\pm 3$ )	6	83 ( $\pm 2$ )	28,8	14,1
CS	561 ( $\pm 99$ )	100	127 ( $\pm 44$ )	100	30 ( $\pm 3$ )	33,8	13,8
CU	324 ( $\pm 123$ )	58	85 ( $\pm 34$ )	67	80 ( $\pm 5$ )	33,3	14,5

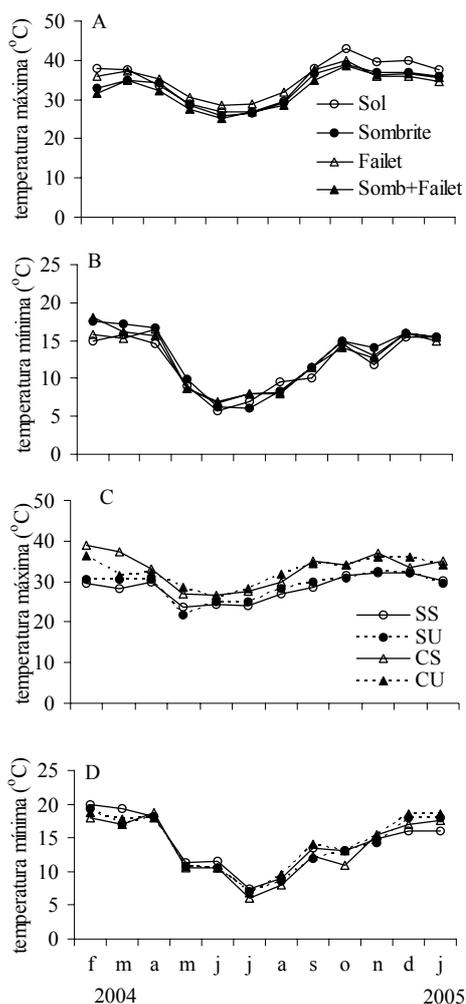


Figura 2 – Flutuação térmica (temperaturas máxima e mínima) no período de Fevereiro/2004 a Janeiro/2005, nos diferentes tratamentos no JE (A e B), e distintas condições ambientais de uma floresta de Restinga (C e D).

### 2.3. Variáveis biológicas avaliadas

Tanto para os ensaios de campo, como para os realizados no Jardim Experimental, as plantas foram caracterizadas quanto à altura, número de folhas, área foliar, massa seca foliar, massa seca do caule e massa seca da raiz. Avaliações foram feitas na instalação dos ensaios (tempo zero) e ao término dos mesmos após 360 dias.

A sobrevivência, altura e número de folhas foram avaliados, em todos os indivíduos, a cada três meses para *O. pulchella*, e a cada quatro meses para *T. brasiliensis*. Para os juvenis no campo, a sobrevivência também foi estimada no

intervalo de 1, 2 e 6 meses após o início. Para as plantas de *O. pulchella* avaliou-se também, por amostragem, o peso seco no 3º mês de experimento (juvenis e plântulas, tanto no campo como no Jardim) e no 6º mês (juvenis, no campo).

Considerando-se que, em *O. pulchella*, houve uma boa correlação ( $r^2 = 0.98$ ) entre a área de cada folha (A) e o respectivo produto da multiplicação do comprimento C (tomado ao longo da nervura central) pela largura L (tomada no ponto mais largo da folha) do limbo foliar, usou-se a equação linear ( $Y = a + bX$ ) de parâmetros  $a = 0,395$  e  $b = 149$  para se estimar a área foliar (X) a partir do produto LC (Y). A área foliar A foi obtida por impressão fotostática do limbo em uma folha de papel, seguida pelo corte dos contornos de cada impressão e pesagem de cada corte em balança analítica, estimando-se a área com referência à massa da respectiva folha de papel (M) de área conhecida F, de acordo com a fórmula:  $A = (F.m)/M$ , onde m = massa do recorte de cada impressão foliar.

Em *T. brasiliensis*, a área foliar foi estimada por meio de imagens das folhas obtidas em scanner, sendo o cálculo realizado pelo programa PXAREA.

Os parâmetros “área foliar específica” (AFE), “razão de área foliar” (RAF) e “razão de massa foliar” (RMF) foram calculados segundo as seguintes fórmulas (Hunt 1982):

$$AFE: A_{folhas}/MS_{folhas}(\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1});$$

$$RAF: A_{folhas}/MS_{total}(\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1});$$

$$RMF: MS_{folhas}/MS_{total}(\text{g} \cdot \text{g}^{-1}),$$

onde: A = área foliar; MS = matéria seca.

As taxas de crescimento relativo da matéria seca ( $TCR_m$ ) e de assimilação líquida (TAL) foram calculadas pelas seguintes fórmulas (Hunt 1982):

$$TCR = \ln M_2 - \ln M_1 / t_2 - t_1 (\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{mês}^{-1})$$

$$TAL = M_2 - M_1 / t_2 - t_1 \times \ln A_2 - \ln A_1 / A_2 - A_1 (\text{g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{mês}^{-1}),$$

onde:  $M_1$  = massa da matéria seca total no tempo  $t_1$ ;  $M_2$  = massa da matéria seca total no tempo  $t_2$ ;  $A_1$  = área foliar total no tempo  $t_1$ ;  $A_2$  = área foliar total no tempo  $t_2$ ;  $t_1$  = tempo da primeira coleta;  $t_2$  = tempo da segunda coleta.

A mesma fórmula de TCR foi utilizada para a estimativa da taxa de crescimento relativo da massa de folhas ( $TCR_f$ ), ramos ( $TCR_{rm}$ ) e raízes ( $TCR_{rz}$ ), bem como da altura ( $TCR_{alt}$ ) e número de folhas ( $TCR_{nf}$ ).

O peso seco e área foliar iniciais de *O. pulchella* para o experimento no campo foi realizado com 10 plântulas, agrupadas 2 a 2 para compor 5 médias, e 5 juvenis. Para o JE, foram utilizadas 9 e 6, plântulas e juvenis, respectivamente, agrupadas 3 a 3 e 2 a 2, para compor 3 médias. O peso seco e área foliar em períodos intermediários foi avaliado em 2 plântulas e 1 juvenil de cada bloco (ou ponto de amostragem no campo), e de todos os sobreviventes no final do experimento.

Para *T. brasiliensis* o peso seco inicial foi realizado com 20 plantas para os experimentos do campo e do JE. A área foliar não foi estimada nas plântulas controle do JE, visto que muito poucos indivíduos apresentavam folhas verdadeiras, e ainda muito pequenas, não sendo, portanto, calculadas a TCR<sub>f</sub> e a TAL. O peso seco foi avaliado em todos os sobreviventes no final do experimento.

#### 2.4 Análises estatísticas

Foi realizada a análise de variância fatorial, testando-se as variáveis luz e umidade do solo - sendo utilizado, no campo os dados numéricos, e no JE empregando-se as categorias nominais, seguida do teste de Tukey para a comparação de médias das variáveis analisadas. Quando, mesmo após transformação (transformação angular para as porcentagens de sobrevivência, e transformação logarítmica para as demais variáveis), os dados não atendiam os pré-requisitos exigidos para análises paramétricas, foi usado a análise de variância de Kruskal–Wallis (Zar 1996). Para os dados de crescimento de *T. brasiliensis*, devido à alta mortalidade, não foi utilizado o desenho em bloco, sendo os tratamentos analisados através de análise entre e dentro de colunas (análise de variância unidirecional). Essa análise (Anova ou Kruskal-Wallis) também foi utilizada para se comparar eventuais variações de cada parâmetro ao longo do tempo.

Para a correlação entre os dados experimentais obtidos ao final do experimento de campo com os dados físicos (luz, e umidade e nutrientes do solo), foi utilizado o teste de Pearson, considerando significativo  $p < 0,05$ .

Os dados de luz, umidade e nutrientes do solo foram analisados pelo método multivariado de análise de componentes principais (PCA), removendo-se as variáveis com multicolinearidade.

### 3. Resultados

#### 3.1 Os ambientes - condições físicas

O padrão sazonal de pluviosidade e temperatura, com chuvas mais intensas durante o verão, são similares entre as regiões de Rio Claro-SP e Cananéia (Figura 1, e ver Figura 2 na “Introdução Geral”). Entretanto, nesta última, a pluviosidade e a umidade do ar são mais elevadas.

Comparando as irradiâncias nos diferentes ambientes da floresta de restinga e no Jardim Experimental (Tabelas 1 e 2), observam-se valores mais elevados a pleno sol no JE do que em ambiente de clareira seca, cujos valores, por sua vez, foram maiores do os observados nos demais ambientes da floresta. As porcentagens de luz sob as coberturas de sombrite, failet e sombrite + failet (SF), em relação ao pleno sol, apresenta valores similares àqueles observados nos ambientes “clareira úmida”, “sub-bosque seco” e “sub-bosque úmido”, respectivamente, tomando-se a clareira seca como referência (100% de irradiância).

Na temperatura estimada nos ambientes estudados verifica-se uma média semelhante entre as obtidas no JE e no campo, embora no primeiro, as temperaturas máximas e mínimas tenham sido um pouco mais acentuadas (Figura 2, Tabelas 1 e 2). A temperatura variou relativamente pouco entre os diferentes tratamentos de luz no JE, embora a diferença entre as médias mínima e máxima tenham sido um pouco maiores em pleno sol e sob failet (Figura 2A e 2B). No campo, as principais diferenças entre os vários ambientes ocorrem em relação á temperatura máxima durante o verão, mais elevada em aproximadamente 8° C nas clareiras (Figura 2C e 2D), resultando em maior variação entre as médias mínimas e máximas (cerca de 20° C nas clareiras e 14° C no sub-bosque).

Em 2004, a média anual de umidade do solo na floresta variou aproximadamente 50% entre os ambientes úmidos e secos, observando-se pouca oscilação entre os meses, principalmente no SU. Os menores valores foram registrados em dezembro, provavelmente, devido à alta temperatura aliado a uma precipitação menos intensa (ver Figuras 2 e 8 na “Introdução geral”).

As análises químicas do solo, em cada ambiente, estão expostas na Tabela 3.

Tabela 3. Análise química do solo, média e desvio-padrão, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga da Ilha do Cardoso-SP.

	P mg/dm <sup>3</sup>	MO g/dm <sup>3</sup>	pH CaCl <sub>2</sub>	K	Ca	Mg	H+Al mmol/ dm <sup>3</sup>	Al	SB	CTC	V %
SS	4,2 (2,9)	87,2 (13,2)	3,44 (0,23)	2,1 (0,7)	12,2 (11,3)	8,8 (2,3)	100,2 (15,6)	8,78 (2,5)	23,1 (12,5)	123, (20,6)	18,4 (7,1)
SU	43,4 (7,7)	140 (15,8)	3,24 (0,15)	2,64 (1,1)	17,2 (5,3)	13,8 (4)	244,8 (34)	15,8 (3,6)	33,6 (8,2)	278,4 (41,7)	11,8 (1,5)
CS	7,4 (6)	59 (14,3)	3,98 (0,3)	1 (0,3)	22,2 (9,3)	9 (2,7)	59,2 (38,8)	45,08 (91,6)	32,18 (10,6)	91 (39)	38 (12,5)
CU	44,8 (27,3)	192 (50,2)	3,42 (0,7)	2,44 (1)	31,6 (37,1)	14 (3,7)	234 (103)	15,6 (8,6)	48 (37,5)	282 (68,7)	21,6 (25,5)

*Correlação de Pearson (r) das variáveis ambientais como eixos da PCA.*

A correlação das variâncias com os 2 primeiros eixos da PCA foi de 70,38% (43,8% eixo 1; 26,58% eixo 2), indicando que as variáveis edáficas analisadas explicam grande parte do agrupamento formado. A luz apresentou uma baixa correlação com os dois primeiros eixos do agrupamento (Anexo 3). De acordo com o diagrama gerado pela PCA (Figura 3), dois grupos foram nitidamente formados: um constituído pelas parcelas estabelecidas nos ambientes mais úmidos (SU e CU), localizado à esquerda do eixo 1, e outro grupo formado pelas parcelas alocadas nos ambientes mais secos (SS e CS), à direita do eixo 1. Com o primeiro grupo, estiveram associadas principalmente H + Al, CTC e umidade, com correlação superior a 0,8 em relação ao mesmo eixo (Tabela de correlação de Pearson, Anexo 2). Com o segundo grupo, estiveram associados, principalmente, a fertilidade (v) e o pH (mais alto), com correlação superior a 0,77. O eixo 2 da PCA sub-dividiu as parcelas do grupo 2 principalmente de acordo com a ocorrência de sub-bosque seco (Coletores 7, 8, 15 e 19, localizados na parte superior da ordenação) e clareira seca (demais coletores com a exceção do 9), além de um ponto de amostragem, na maior clareira úmida, deslocado para baixo (“outlier”), em função dos altos valores de Ca e SB.

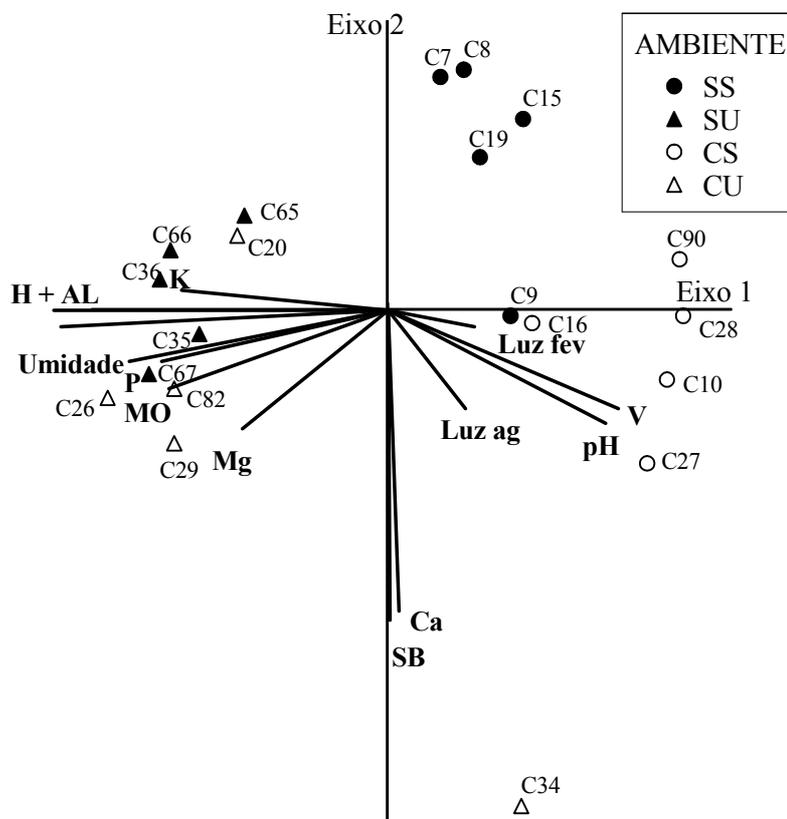


Figura 3 – Diagrama gerada pela PCA determinando o agupamento das sub-parcelas amostradas de acordo com as características ambientais (luz e solo).

### 3.2 Experimentos em condições semi-controladas

#### I. *Ocotea pulchella*

##### 3.2.1 Sobrevivência

A sobrevivência das plantas de *O. pulchella* no JE foi alta, permanecendo, em muitos tratamentos, a totalidade dos indivíduos vivos, e foi, ao longo do tempo, bem descritos pela regressão linear (Figura 4 e 5).

A radiação direta, principalmente, quando aliada ao tratamento de capacidade de campo, afetou negativamente a sobrevivência das plântulas após um ano de experimento (Figuras 4). Já para os juvenis, a sobrevivência foi relacionada apenas à umidade do solo, observando-se uma menor sobrevivência em condições de alagamento a partir do 3º mês de experimento (Figura 5). Aplicando-se matriz de correlação (Pearson) aos

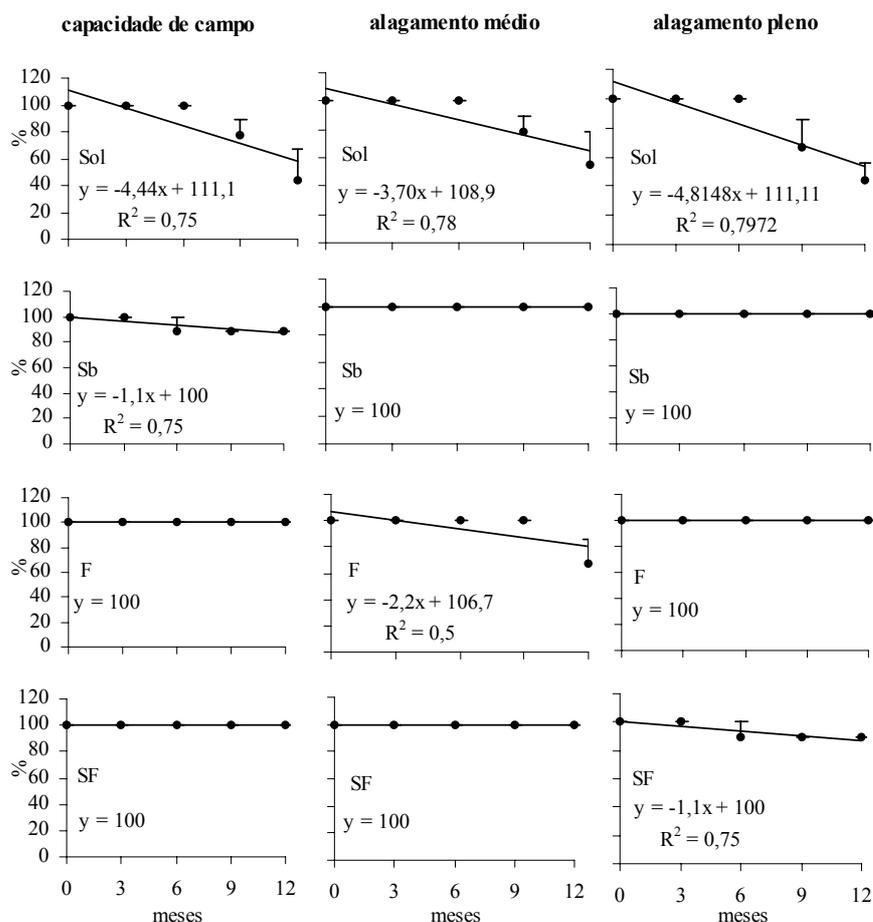


Figura 4 – Sobrevivência, no decorrer de um ano (Fevereiro/04-Janeiro/05), das plântulas de *O. pulchella* submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no J.E.

Figura 4 (anexo): Resultados significativos da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey), entre os tratamentos, da sobrevivência das plântulas de *O. pulchella* Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

	9M		12M	
	F	p	F	p
Luz	6,1	0,003	11,92	< 0,001
Substr	0,32	0,73	1,73	0,19
LXS	0,42	0,86	0,93	0,49

Tratamento	Período	
	Substr	Luz 12M
Cap.de campo	Sol	b
	Sb	ab
	F	a
	SF	a
Alag. Médio	Sol	ab
	Sb	a
	F	a
	SF	a
Alag. pleno	Sol	ab
	Sb	a
	F	ab
	SF	ab

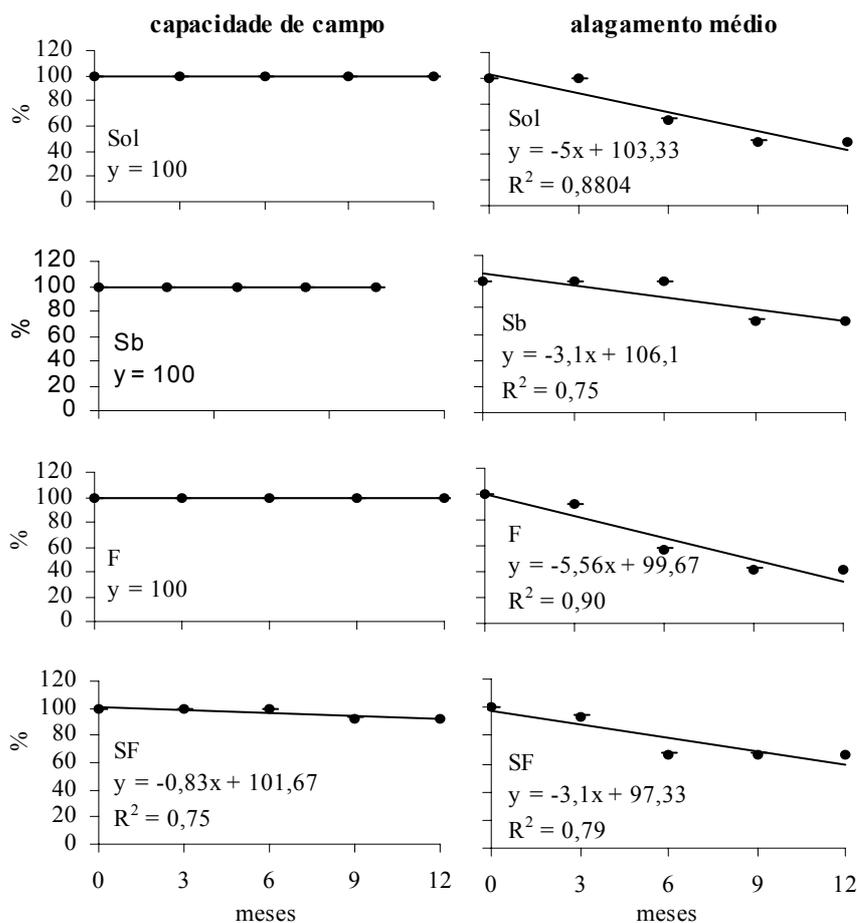


Figura 5 – Sobrevivência, no decorrer de um ano (Janeiro a Dezembro/04), de juvenis de *O. pulchella* submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.

Figura 5 (anexo): Resultados significativos da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey), entre os tratamentos, da sobrevivência dos juvenis de *O. pulchella*. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

	6M		9M		12M		Tratamento substrato	Período			
	F	p	F	p	F	p		Luz	3 a 6	6 a 9	9 a 12
Luz	15,7	< 0,001	0,71	0,56	0,65	0,59	Capacidade de campo	Sol	a	a	a
Substr	138	< 0,001	43,34	< 0,001	23,5	< 0,001		Sb	a	a	a
L x S	15,7	< 0,001	1,19	0,34	1,08	0,38		F	a	a	a
								SF	a	ab	ab
							Alagado	Sol	b	bc	bc
								Sb	a	abc	abc
								F	b	c	c
								SF	b	abc	abc

parâmetros biológicos avaliados no final do ensaio, observou-se que a sobrevivência das plântulas foi correlacionada ( $p < 0,05$ , Pearson) apenas com a  $TCR_{alt}$  ( $r=0,54$ ), enquanto que a dos juvenis foi diretamente relacionada à  $TCR_{nf}$  ( $r=0,71$ ),  $TCR_m$  ( $r=0,75$ ),  $TAL$  ( $r=0,73$ ),  $AF$  ( $r=0,60$ ) e  $RMF$  ( $r=0,53$ ).

### 3.2.2 Crescimento

*Altura, número de folhas,  $TCR_{altura}$  ( $TCR_{alt}$ ),  $TCR_{número\ de\ folhas}$  ( $TCR_{nf}$ )*

Eventuais aumentos significativos da altura e número de folhas das plântulas de *O. pulchella*, em relação ao tempo zero, foram constatadas somente no 9º mês de experimento, exceto para o tratamento sombrite+failet-nível médio de água (SFM) (Figura 6 e 7), no qual as plantas exibiram incrementos a partir do 3º mês. Padrão semelhante foi observado nos juvenis, especialmente para a variável altura (Figura 8 e 9). Comparando-se os dados climáticos (ver “Introdução geral”) com os de crescimento, é possível observar-se que os maiores índices de crescimento ocorreram durante o verão.

A luz e umidade do solo tiveram efeito significativo no crescimento em altura ( $TCR_{alt}$ ), que foi inibido pela radiação direta e pelo substrato alagado (Figuras 10 e 11). As plântulas em condição de alagamento médio apresentaram em geral comportamento semelhante ao observado em capacidade de campo (Figura 10). A  $TCR_{nf}$  seguiu a mesma tendência, todavia, nos juvenis, apenas a umidade do solo teve um efeito significativo sobre esse parâmetro, sendo observados valores negativos da  $TCR_{nf}$  das plantas sob alagamento pleno (Figura 11). A cobertura de sombrite produziu efeitos opostos sobre as plantas, promovendo a  $TCR_{nf}$  nas plântulas e reduzindo-a nos juvenis.

Nas plântulas, as  $TCR_{alt}$  e  $TCR_{nf}$ , referentes aos três primeiros meses de experimento, foram significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey) mais elevadas em comparação com o restante do experimento, mas isso apenas sob SFCc e SFM (Figura 10). Nos juvenis, padrão semelhante foi obtido em praticamente todos os tratamentos cobertos (Figura 11)

A matriz de correlação de Pearson, para as plântulas, mostrou que a altura inicial foi determinante para os parâmetros  $TCR_{alt}$  ( $r=0,54$ ),  $TCR_{rm}$  ( $r=0,4$ ) e  $TCR_{rz}$  ( $r=0,41$ ). Nos juvenis, a altura inicial correlacionou-se apenas com os parâmetros  $TCR_{rm}$  ( $r=0,52$ ) e  $AF$  ( $r=0,41$ ).

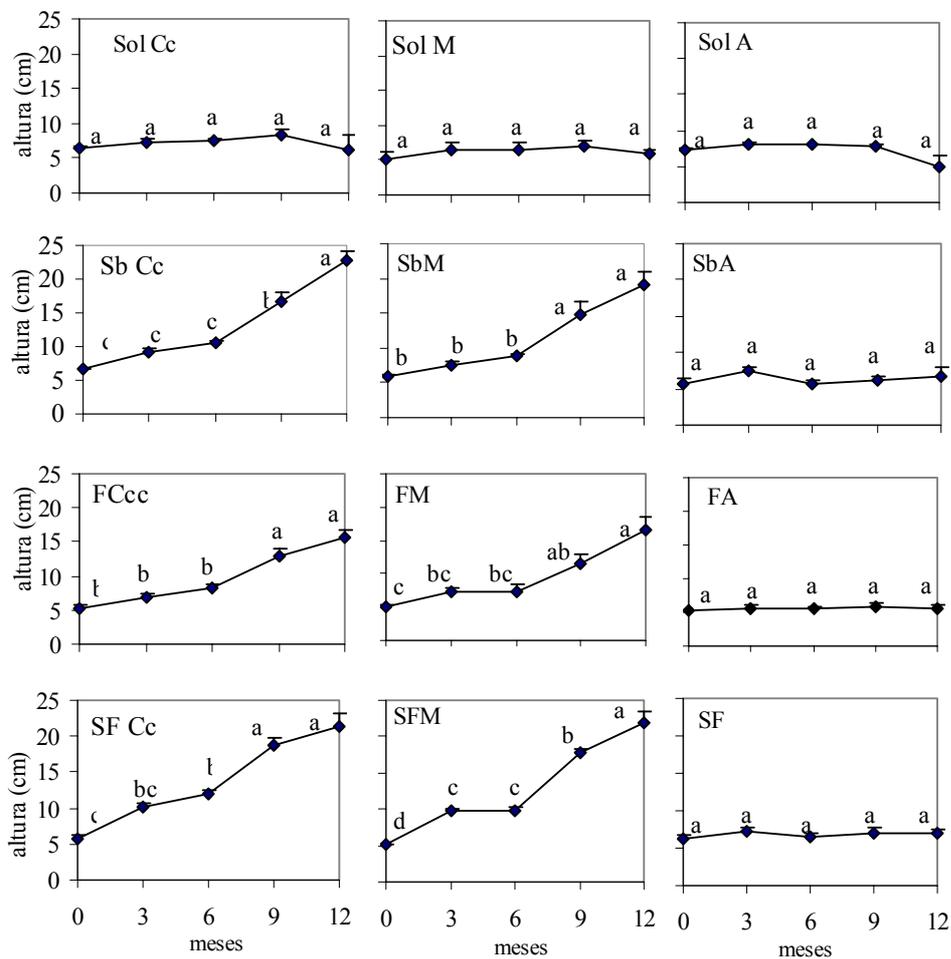


Figura 6 – Crescimento em altura (média e erro-padrão) das plântulas de *O. pulchella*, no decorrer de um ano, submetidas, em Fevereiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente. ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

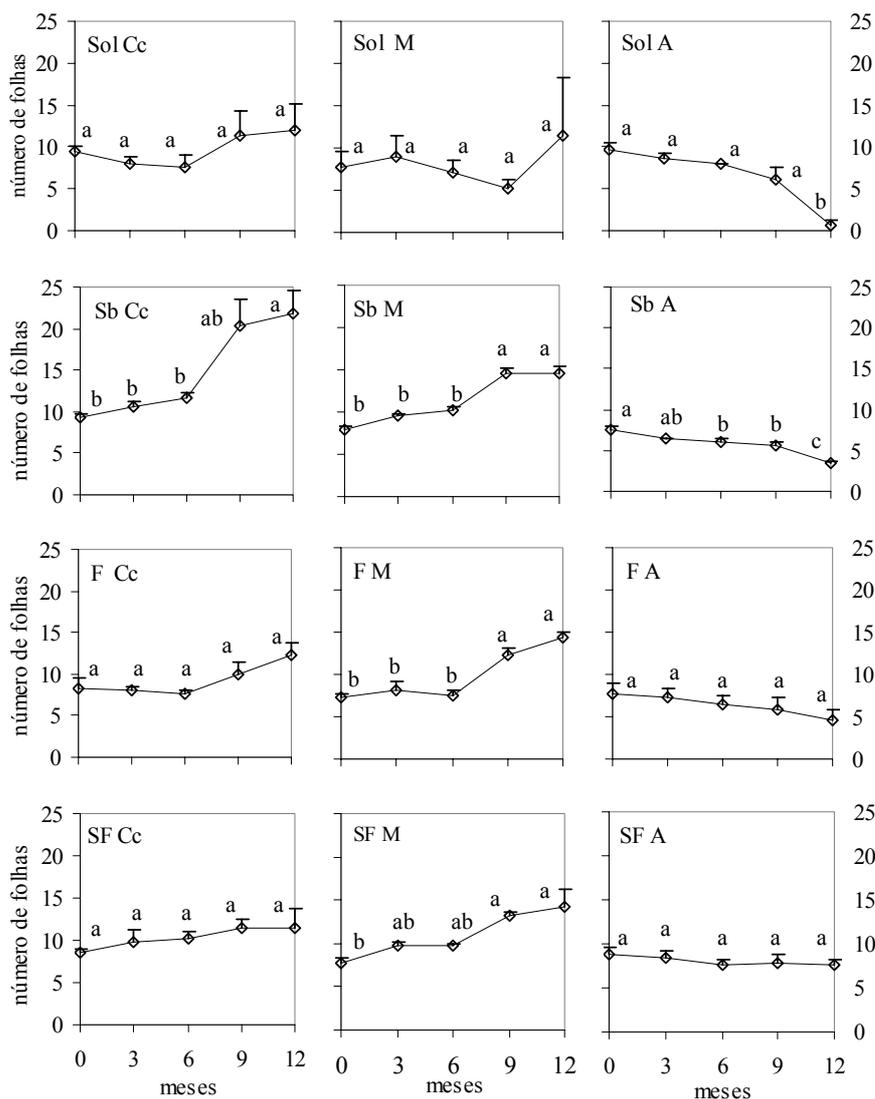


Figura 7 – Número de folhas (média e erro-padrão), no decorrer de um ano, das plântulas de *O. pulchella* submetidas, em Fevereiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente. ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

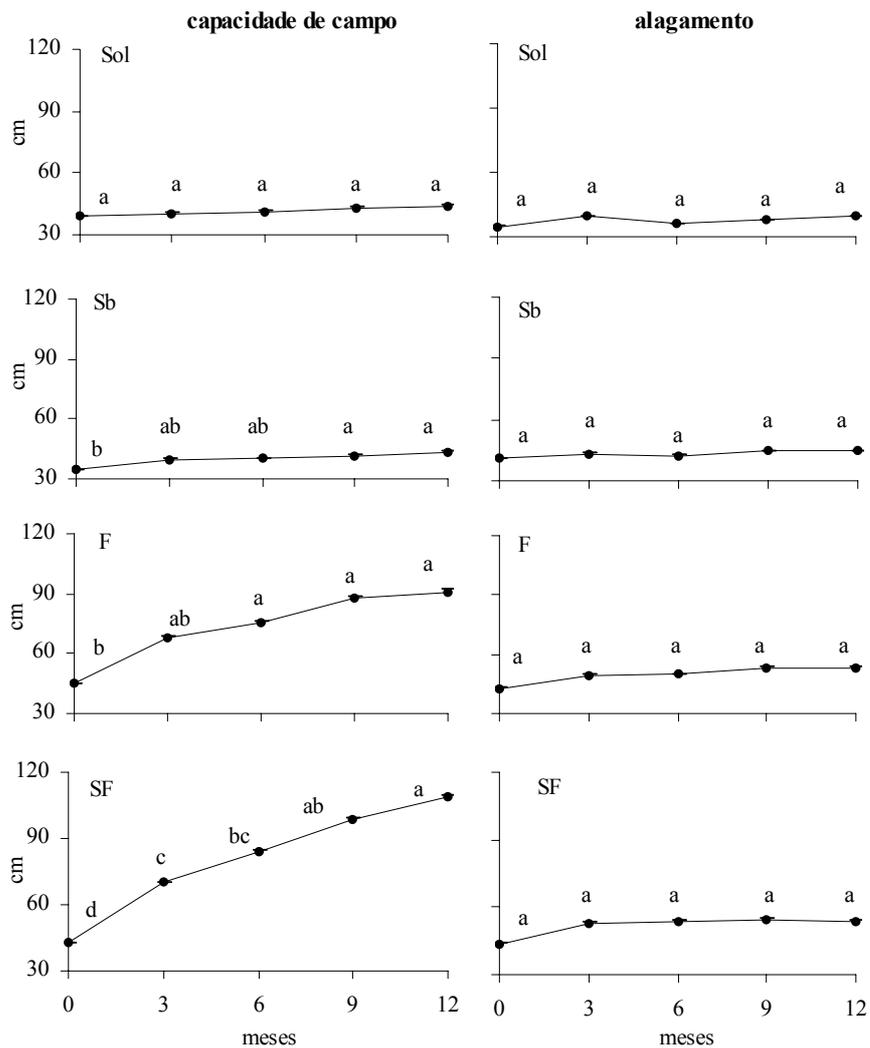


Figura 8 – Crescimento em altura (média e erro-padrão), no decorrer de um ano, dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente. ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

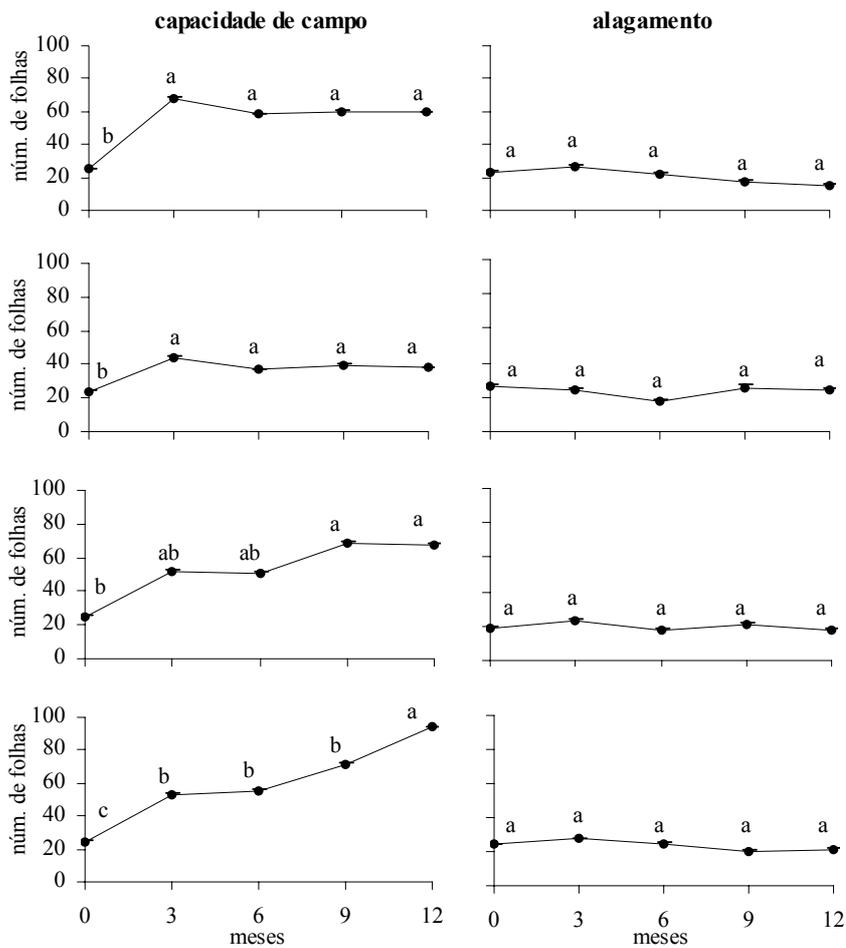


Figura 9 – Número de folhas (média e erro-padrão) dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE. Gráficos de cima para baixo: Sol, Sombrite, Failet e Sombrite+Failet. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

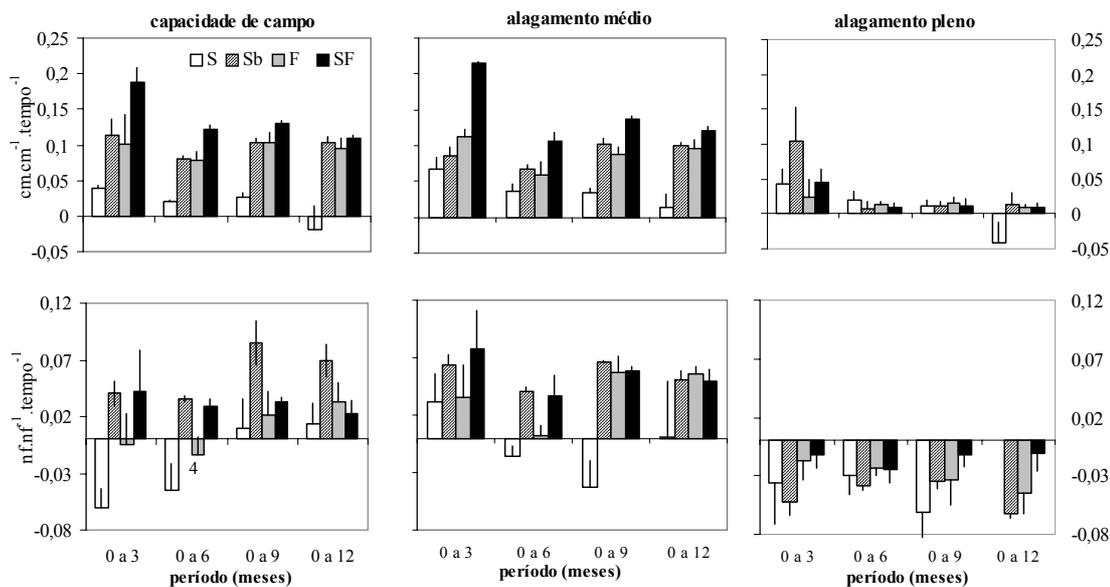


Figura 10 – Taxa de crescimento relativo (média e erro-padrão) de altura (acima) e número de folhas (abaixo) das plântulas de *O. pulchella* submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.

Figura 10 (anexo): Resultados da análise de variância (fatorial-anova) e do teste de Tukey. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

TCRalt	0 – 3 M		0 – 6 M		0 – 9 M		0 -12 M	
	F	p	F	P	F	p	F	p
Luz	8,18	<0,01	15,01	<0,01	4,04	< 0,01	20,8	<0,01
Solo	8,5	<0,01	49,56	<0,01	130,7	< 0,01	29,31	<0,01
LXS	3,14	0,02	6,21	<0,01	9,93	<0,01	1,13	0,37
TCRnf								
Luz	2,96	0,05	9,07	<0,01	6,82	<0,01	6,81	<0,01
Solo	11,48	<0,01	13,94	<0,01	16,36	<0,01	16,36	<0,01
LxS	1,21	0,33	3,011	0,024	1,54	0,2	1,54	0,2

Tratamentos	TCR em altura				TCR em número de folhas				
	0 a 3	0 a 3	0 a 6	0 a 9	0 a 12	0 a 6	0 a 9	0 a 12	
Cap,de campo	S	c	def	C	d	c	d	abcd	abc
	Sb	abc	abc	Ab	a	abc	ab	a	a
	F	abc	abc	Ab	ab	abc	abcd	abcd	abc
	SF	ab	a	Ab	a	abc	abc	abcd	abc
Alag. médio	S	bc	cdef	Bc	bcd	abc	abcd	cd	abc
	Sb	bc	bcd	Bc	ab	ab	a	ab	ab
	F	abc	bcde	Bc	ab	abc	abcd	abc	a
	SF	abc	ab	A	a	a	ab	abc	ab
Alag. pleno	S	abc	def	C	d	abc	cd	d	-
	Sb	abc	f	D	bcd	bc	d	bcd	c
	F	c	ef	D	cd	abc	bcd	bcd	bc
	SF	c	ef	C	cd	abc	bcd	abcd	abc

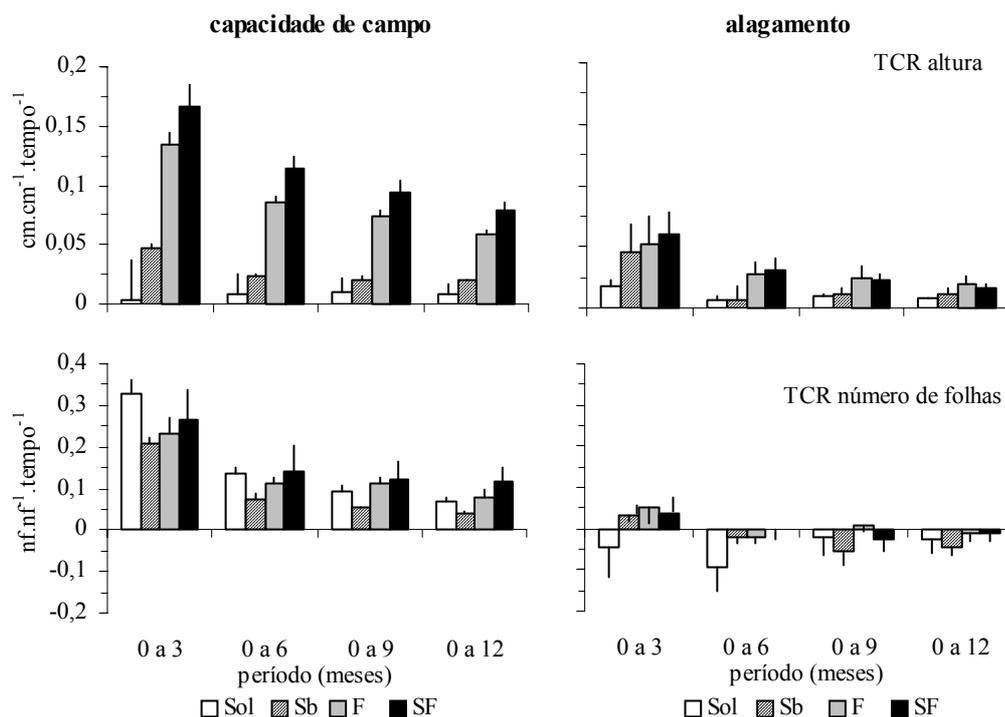


Figura 11 – Taxa de crescimento relativo (média e erro-padrão) de altura (acima) e número de folhas (abaixo) dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no JE.

Figura 11 (anexo): Resultados da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

Tempo	0-3M		0-6M		0-9M		0-12M	
	F	p	F	p	F	p	F	p
TCRalt								
luz	10,97	<0,001	21,19	<0,001	23,73	<0,001	29,08	<0,001
solo	9,22	0,007	33,55	<0,001	43,34	<0,001	63,62	<0,001
LxS	4,35	0,02	7,12	0,0023	11,42	<0,001	16,51	<0,001
TCRnf								
luz	0,19	0,9	0,52	0,67	2,07	0,14	3,1	0,056
solo	63,22	<0,001	27,28	<0,001	45,77	<0,001	62,15	<0,001
LxS	2,46	0,1	0,62	0,61	0,3	0,82	0,58	0,63

Tratamento	Luz	TCR em altura				TCR em número de folhas			
		0-3M	0-6M	0-9M	0-12M	0-3M	0-6M	0-9M	0-12M
Cap. de campo	Sol	c	b	b	b	a	a	ab	ab
	Sb	bc	b	b	b	ab	ab	abc	abc
	F	ab	a	a	a	ab	ab	a	a
	SF	a	a	a	a	a	ab	a	a
Alag. pleno	Sol	c	b	b	b	c	b	bc	c
	Sb	bc	b	b	b	bc	ab	c	c
	F	bc	b	b	b	bc	ab	abc	b
	SF	bc	b	b	b	bc	ab	bc	b

*Matéria seca, razão raiz/parte aérea (R/PA) e taxa de crescimento relativo de matéria seca (TCR<sub>m</sub>) das plântulas*

A massa de matéria seca – total, raiz, caule e folhas – (Figuras 12 a 15), de *O. pulchella* avaliada após três meses de experimento, não variou em relação ao tempo zero nas plântulas ( $p > 0,05$ ; teste de Tukey), ao passo que nos juvenis (Figura 16 a 19) aumentou significativamente, com exceção das raízes, apenas no tratamento SbCc. Durante esse período, a TCR das plântulas (Figura 20) respondeu aos fatores luz e umidade do solo, sendo a TCR<sub>m</sub> maior nos tratamentos SCc, SbCc e SbM, e inibida sob FA, enquanto nos juvenis, apenas o regime de água teve efeito significativo, inibindo esse parâmetro, sendo a maior TCR<sub>m</sub> encontrada sob SbCc (Figura 21).

Em plântulas, após 12 meses, não foi verificado incremento significativo na massa de matéria seca apenas sob sol pleno e em substrato alagado (Figura 12-15), com exceção da biomassa de raízes em FA (Figura 14). Para os juvenis, apenas em situação de alagamento não foi observado acréscimo significativo em matéria seca (Figuras 16-19). Quanto a TCR da matéria seca total para esse período, foi mais elevada em plântulas mantidas sob sombrite em capacidade de campo (Figura 20), ao passo que a condição de pleno sol inibiu esse parâmetro, ao contrário do observado nos três primeiros meses. A mesma tendência foi observada para a TCR dos órgãos isolados (folhas, raízes e caule), os quais são correlacionados a TCR total ( $p < 0,05$ , Pearson). Para os juvenis, a umidade do solo foi o fator determinante na TCR da massa seca total anual (Figura 21), causando a maior inibição desse parâmetro em situação de alagamento. Após um ano, observou-se que a cobertura de sombrite reduziu a TCR de massa seca em comparação com o período inicial de três meses (Figura 21).

Comparando as taxas de crescimento após 3 e 12 meses observa-se que, embora no primeiro os valores tenham sido em geral superiores (para plantas de ambas idades), diferenças significativas (teste de Tukey;  $p < 0,05$ ), em plântulas, ocorreram apenas sob SbA (folhas), SbM (raízes e total), SCc (matéria total) e SA (matéria total) (Figura 20). Nos juvenis, as TCR de matéria seca de todos os órgãos foram mais elevadas no primeiro trimestre, sob SbCc e FCc (Figura 21).

A razão raiz/parte aérea das plântulas (Figura 22) após três meses de experimento não diferiu dos valores iniciais ( $p > 0,05$ , teste de Tukey). Após um ano, a

razão raiz/parte aérea aumentou significativamente nas plântulas em alagamento pleno expostas ao sol, e foi reduzida sob a cobertura de SF ( $H= 25,9$ ;  $p=0,007$ ; teste de Kruskal-Wallis).

Para os juvenis, ao final do primeiro trimestre apurou-se um maior valor da razão raiz/parte aérea, comparado ao valor inicial, principalmente, sob SbA, e um decréscimo sob os tratamentos FCc e SFCc (Figura 23) ( $F_{luz}= 3,34$ ,  $p= 0,046$ ;  $F_{solo}= 16,35$ ,  $p< 0,01$ ;  $F_{lxs}=1,87$ ;  $p= 0,17$ ). No final do experimento não houve diferenças significativas neste parâmetro nem entre os ambientes nem em relação ao tempo zero.

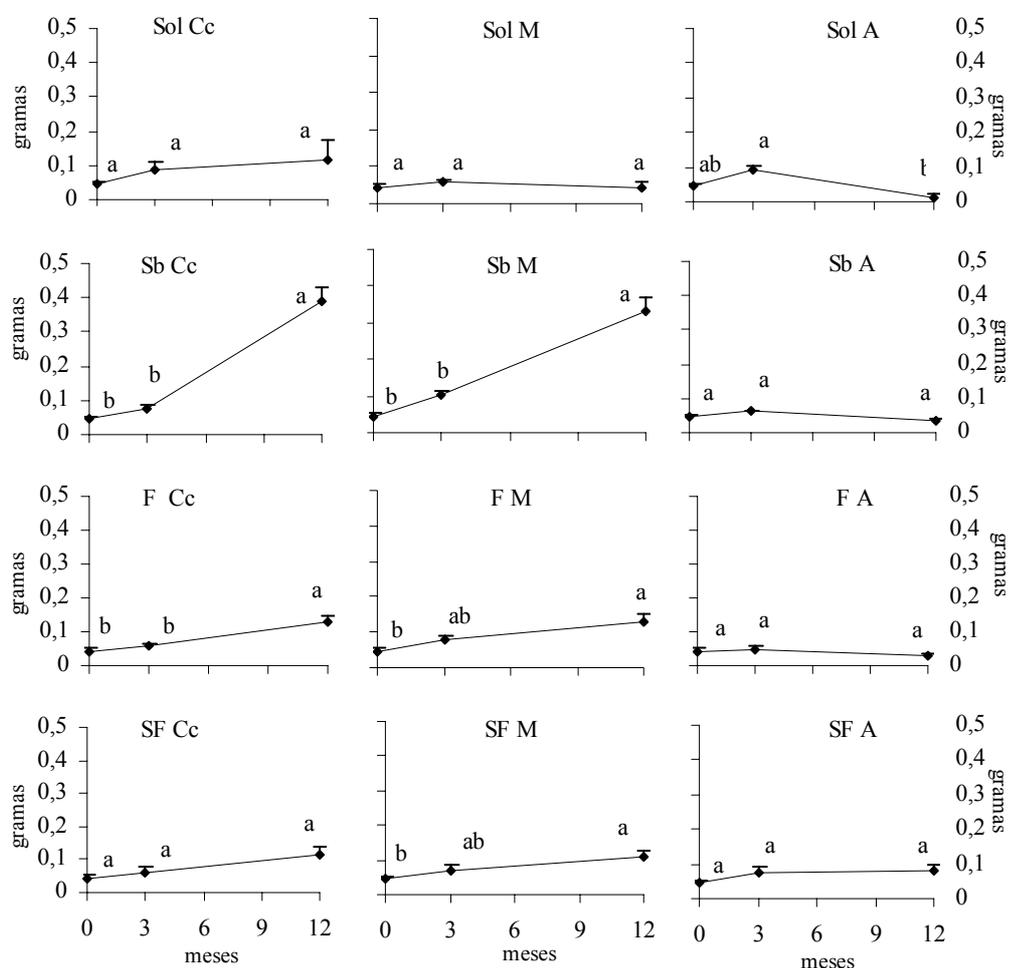


Figura 12 – Peso seco das folhas (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, das plântulas de *O. pulchella* submetidas, em Fevereiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p<0,05$ ; teste de Tukey).

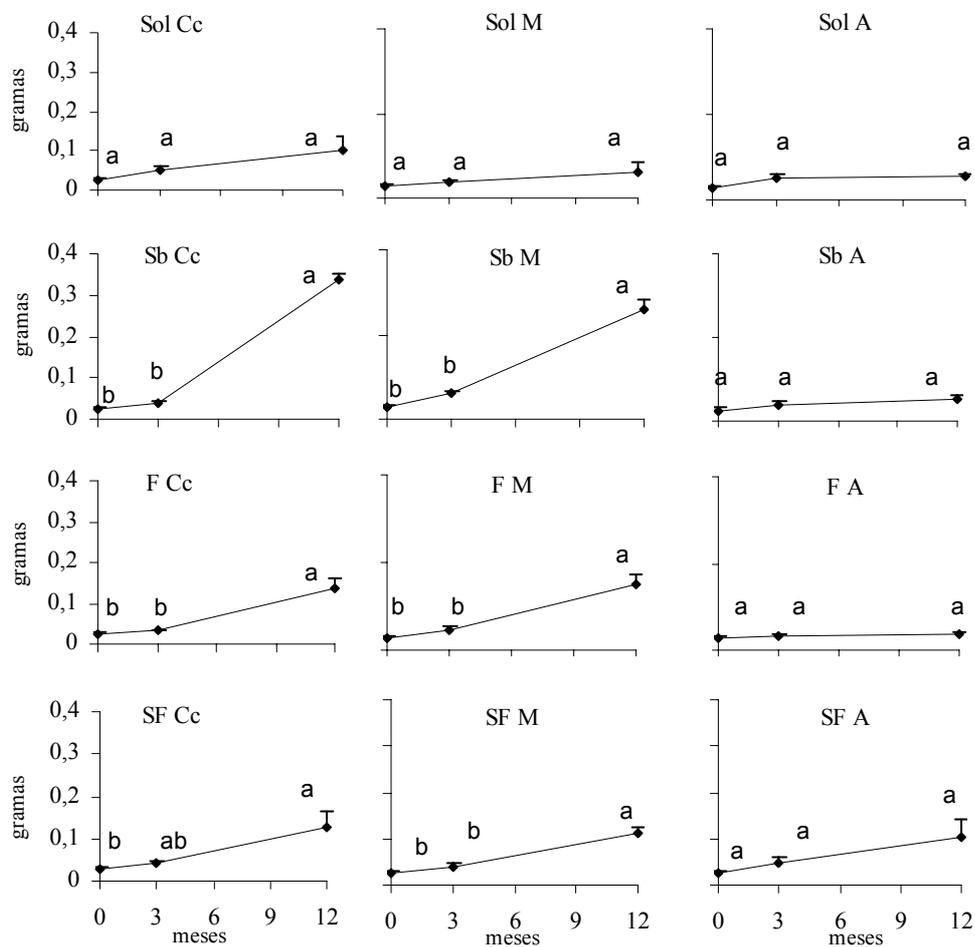


Figura 13 – Peso seco dos ramos (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, das plântulas de *O. pulchella* submetidas, em Fevereiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

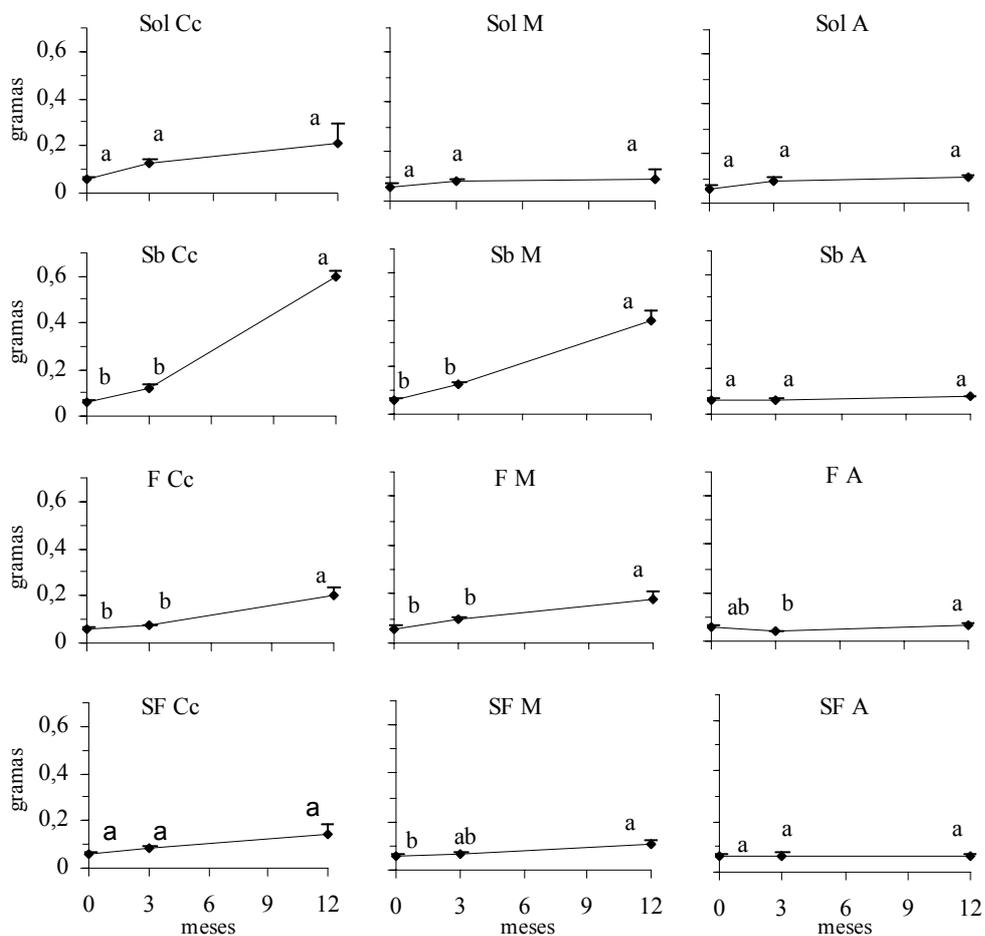


Figura 14 – Peso seco das raízes (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, das plântulas de *O. pulchella* submetidas, em Fevereiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

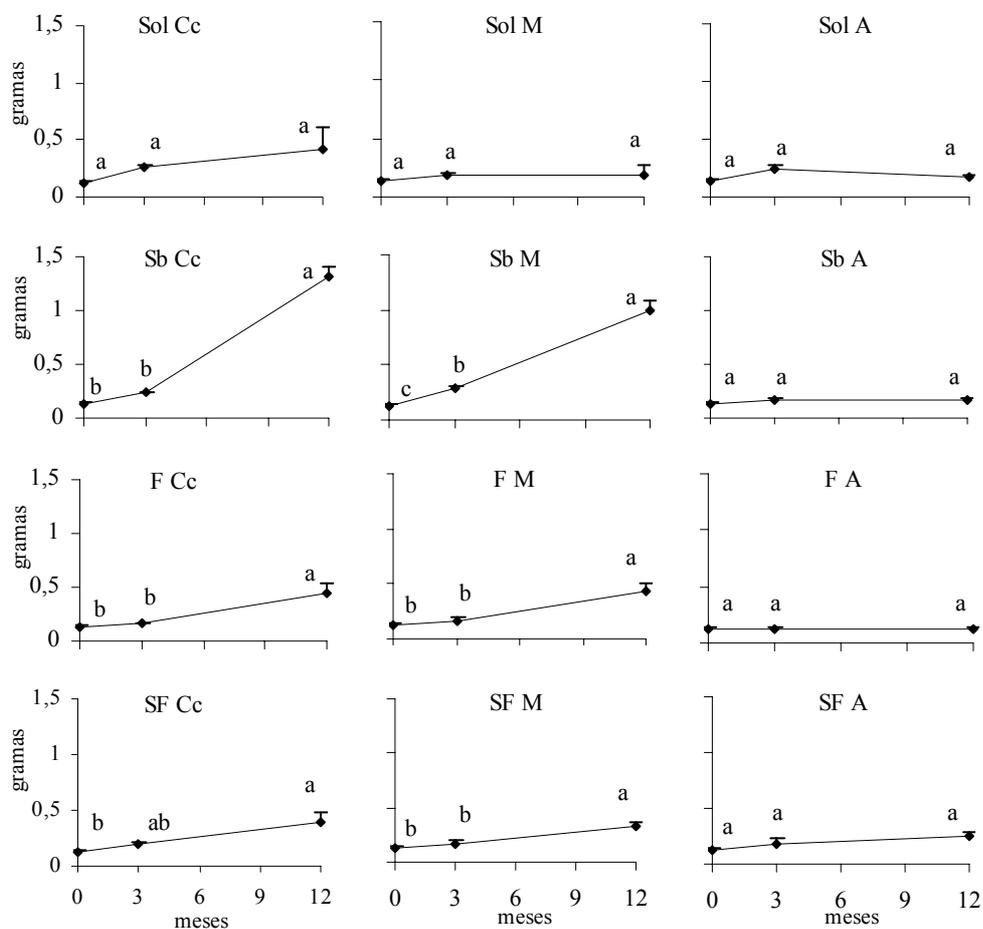


Figura 15 – Peso seco total (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, das plântulas de *O. pulchella* submetidas, em Fevereiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

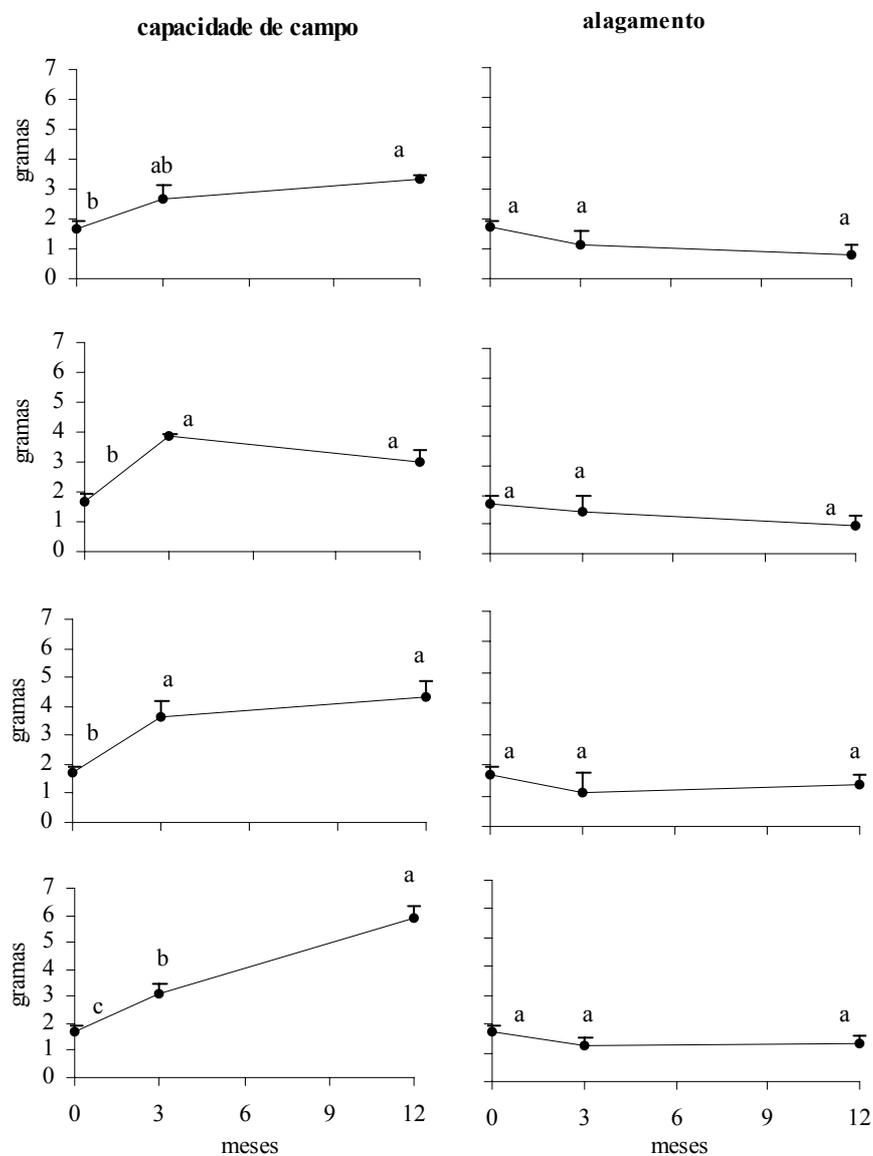


Figura 16 – Peso seco (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, de folhas dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Gráficos de cima para baixo: Sol, Sombrite, Faillet e Sombrite+Faillet. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

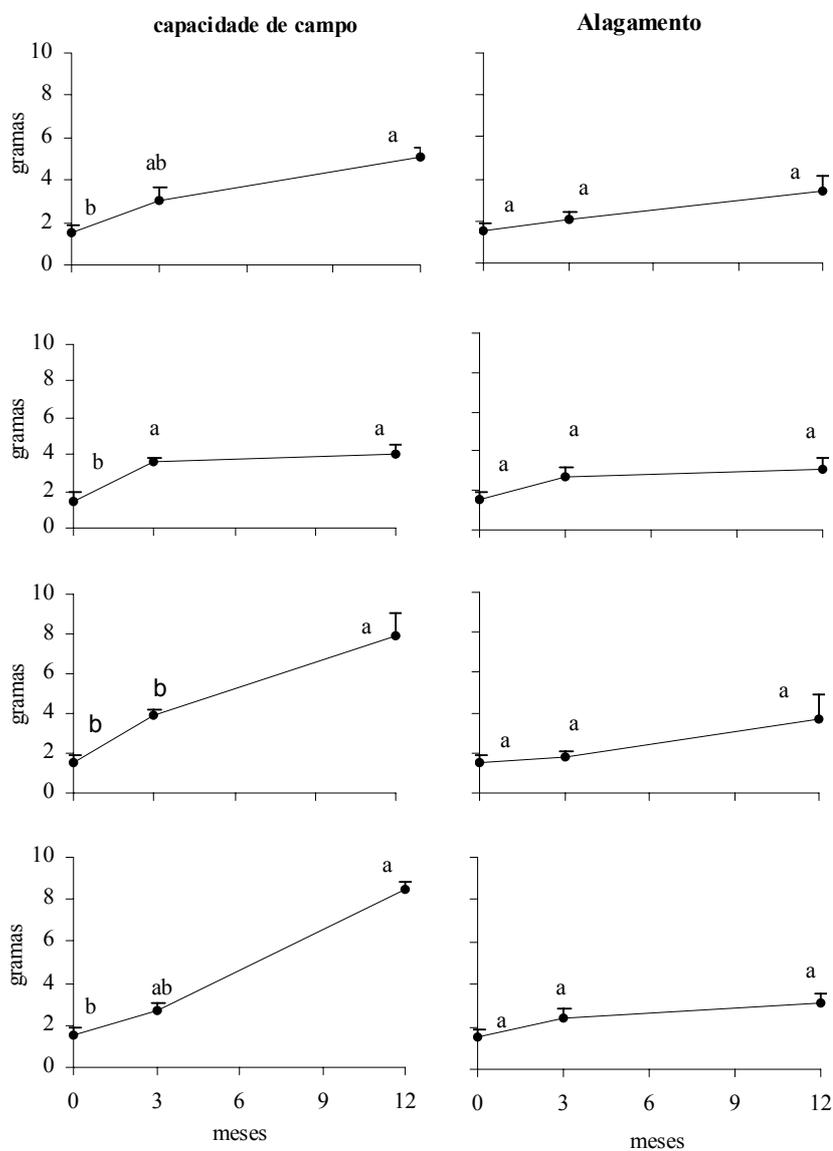


Figura 17 – Peso seco (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, dos ramos dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Gráficos de cima para baixo: Sol, Sombrite, Faillet e Sombrite+Faillet. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

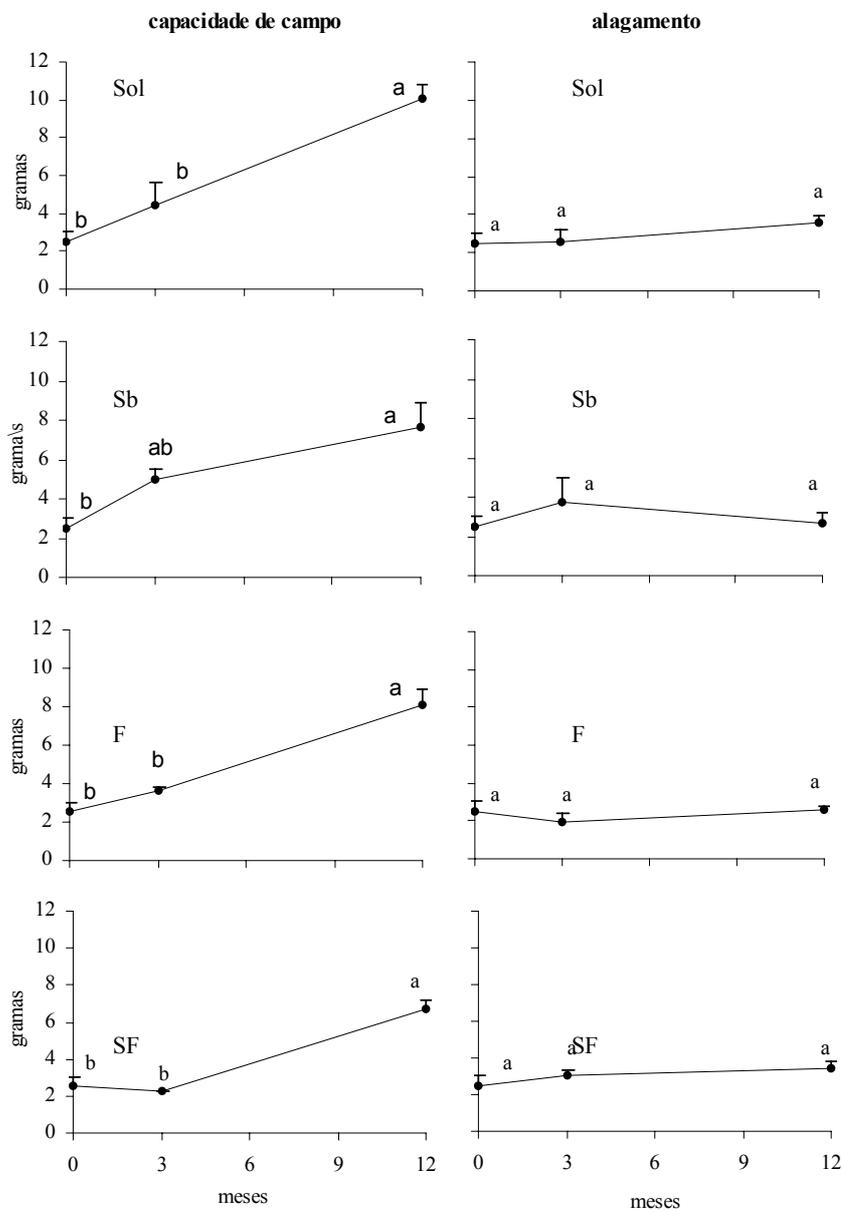


Figura 18 – Peso seco (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, das raízes dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

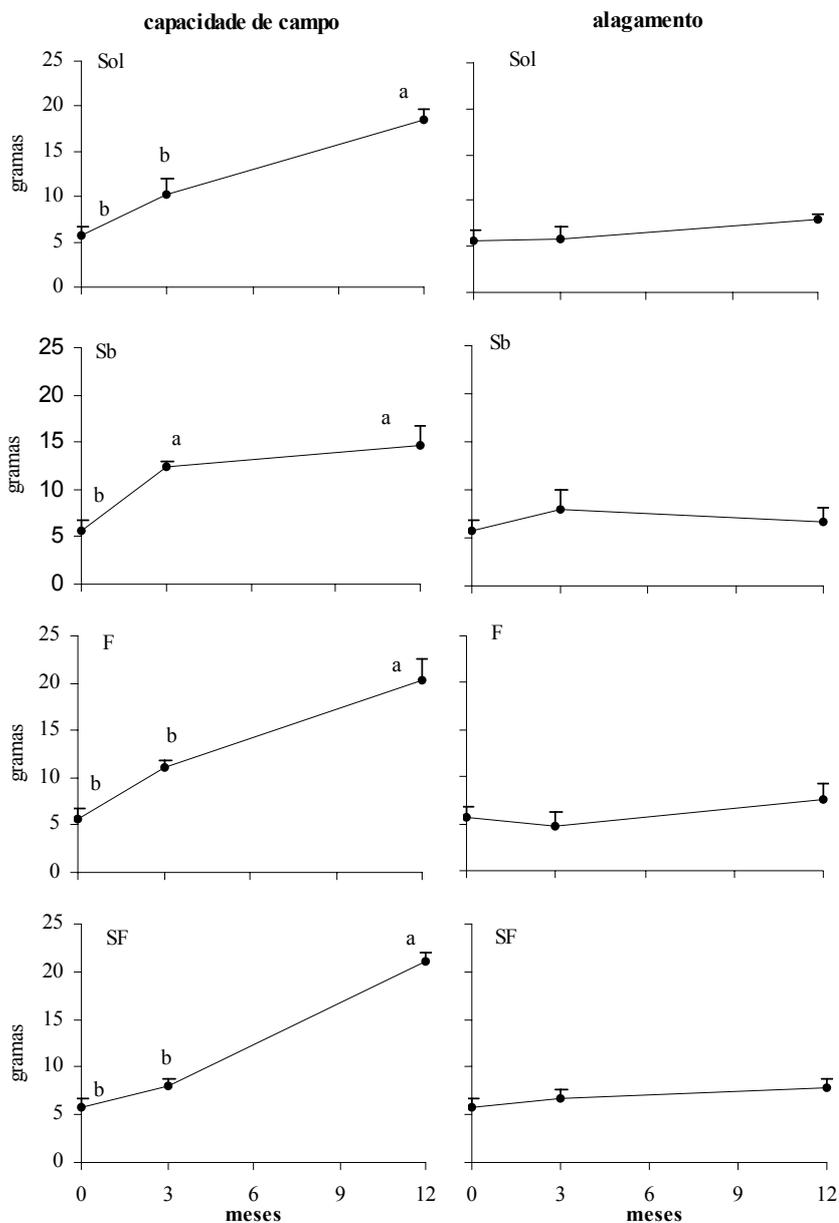


Figura 19 – Peso seco total (média e erro-padrão), após 3 e 12 meses, dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

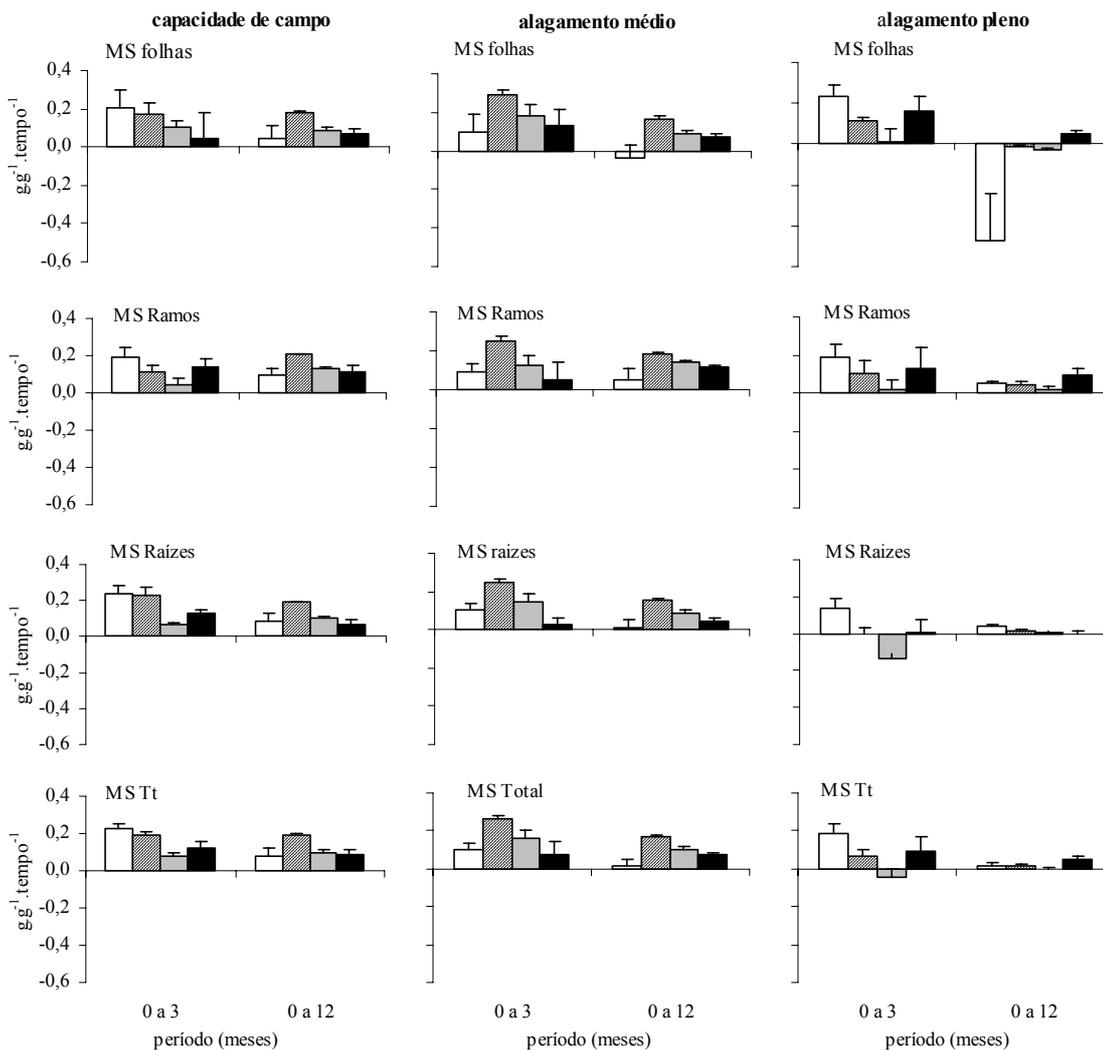


Figura 20 – Taxa de Crescimento Relativo (médias e erro-padrão), de 3 e 12 meses, da massa seca (órgãos e total) das plântulas de *O. pulchella* submetidas, em Fevereiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental.

□ Sol    ▨ Sombrite    ▤ Failet    ■ SF.

Figura 20 (anexo) Resultados significativos da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

Tempo (meses)	TCRfolhas		TCR ramos		TCRrz				TCRmt			
	12M		12M		3M		12M		3M		12M	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
luz	8,2	<0,001	7	0,0015	9	<0,001	9,1	<0,001	4,67	0,01	9,28	<0,001
solo	0,8	0,44	16,5	<0,001	20,2	<0,001	19,0	<0,001	4,12	0,03	21,2	<0,001
LxS	3,1	0,005	3,5	0,012	4,16	<0,01	3,2	0,018	2,83	0,03	3,55	0,011

Figura 20 (anexo) Resultados significativos da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

Solo	Luz	TCRf		TCRrm		TCRrz		TCRmt	
		3M	12M	3M	12M	3M	12M	T 3M	12M
cap.de campo	Sol	a	ab	a	bc	a	abc	a	bc
	Sb	a	a	a	a	ab	a	a	a
	F	a	ab	a	ab	abc	abc	ab	abc
	SF	a	ab	a	abc	abc	bc	ab	bc
alag. médio	Sol	a	b	a	c	abc	c	ab	c
	Sb	a	a	a	ab	a	ab	a	ab
	F	a	ab	a	ab	abc	abc	ab	abc
	SF	a	ab	a	abc	bcd	bc	ab	bc
alag. pleno	Sol	a	a	a	c	abc	c	ab	c
	Sb	a	b	a	c	cd	c	ab	c
	F	a	b	a	c	d	c	b	c
	SF	a	ab	a	bc	cd	c	ab	c

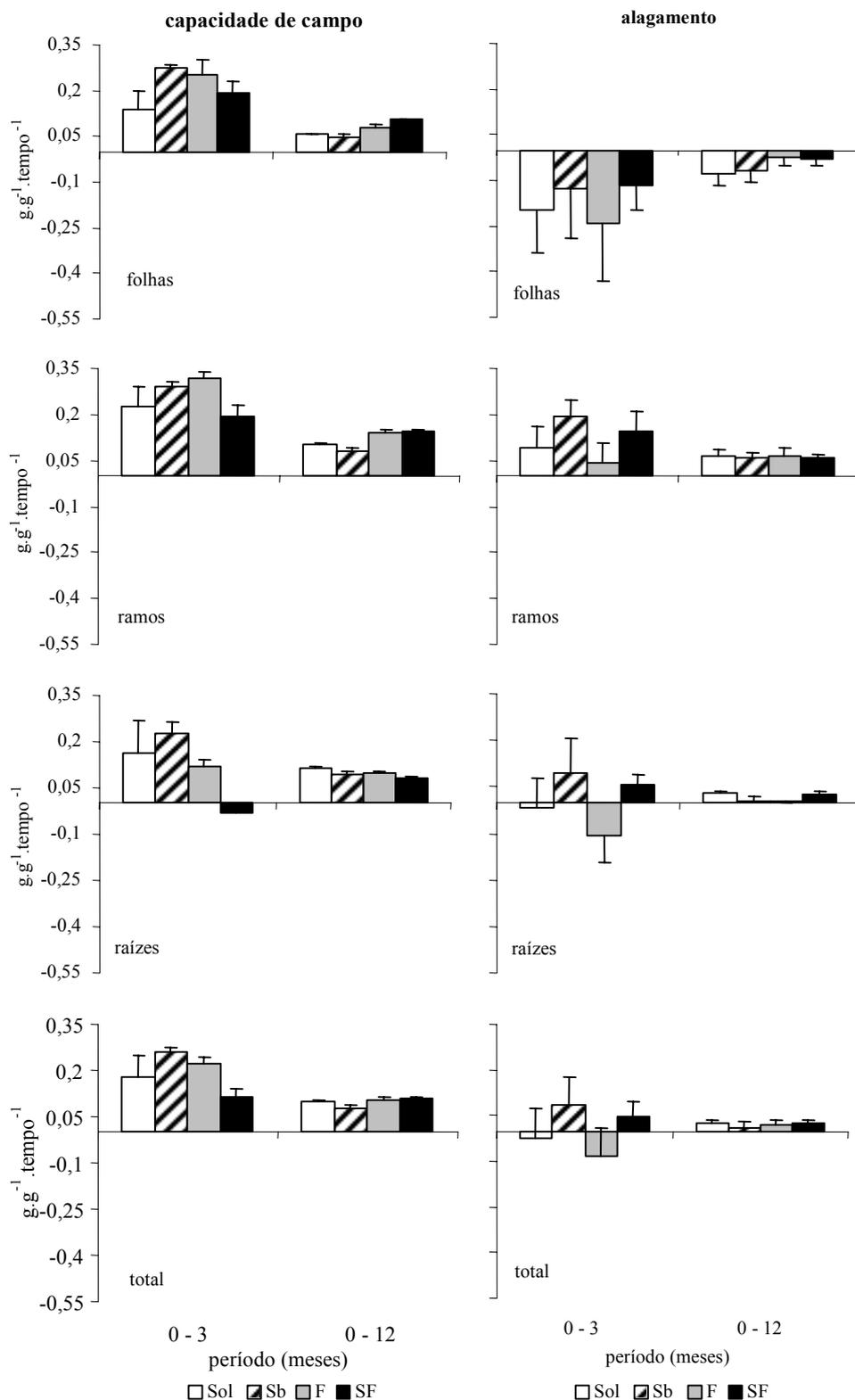


Figura 21 – Taxa de Crescimento Relativo (média e erro-padrão), de 3 e 12 meses, da massa seca (órgãos e total) dos juvenis de *O. pulchella* submetidos, em Janeiro/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental.

Figura 21 (anexo): Resultados significativos da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

Tempo	TCRf		TCRrm		TCRrz		TCRmt							
	12M	3M	12M	3M	12M	3M	12M							
	F	p	F	p	F	p	F	p						
luz	2,38	0,1	0,93	0,45	2,36	0,11	1,87	0,17	2,7	0,08	1,0	0,4	1,57	0,23
solo	55,1	<0,001	13,1	0,002	25,8	<0,001	4,72	0,045	134	<0,001	16,2	<0,001	83,42	<0,001
LxS	0,23		1,64	0,22	19,1	0,16	1,8	0,2	1,46	0,26	1,1	0,38	0,28	0,84

\* Para TCRf3M: Teste de Kruskal-Wallis:  $H=17,6$ ;  $0,014$ .

Tratamentos		TCRf		TCRrm		TCRrz		TCRmt	
Solo	Luz	3M	12M	3M	12M	3M	12M	3M	12M
	Sol	a	ab	Ab	abc	a	a	ab	a
Cap.de campo	Sb	a	abc	Ab	abc	a	a	a	ab
	F	a	ab	A	ab	a	a	ab	a
	SF	a	a	Ab	a	a	a	ab	a
Alag. pleno	Sol	a	d	Ab	bc	a	b	ab	bc
	Sb	a	cd	Ab	c	a	b	ab	c
	F	a	bcd	B	bc	a	b	b	bc
	SF	a	bcd	Ab	c	a	b	ab	bc

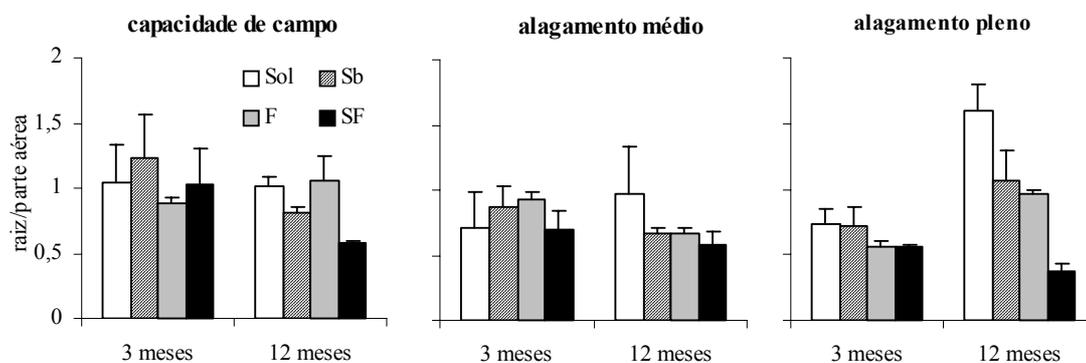


Figura. 22 - Razão raiz parte aérea (média e erro-padrão) das plântulas de *O. pulchella*, após 3 e 12 meses, submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Média inicial (Fevereiro/04):  $0,89 \pm 0,14$  e.p. Médias, entre ambientes, diferem apenas para o período de 3M:  $H=25,9$ ;  $p=0,007$ ; teste de Kruskal-Wallis; FA é maior que Fcc e SF cc.

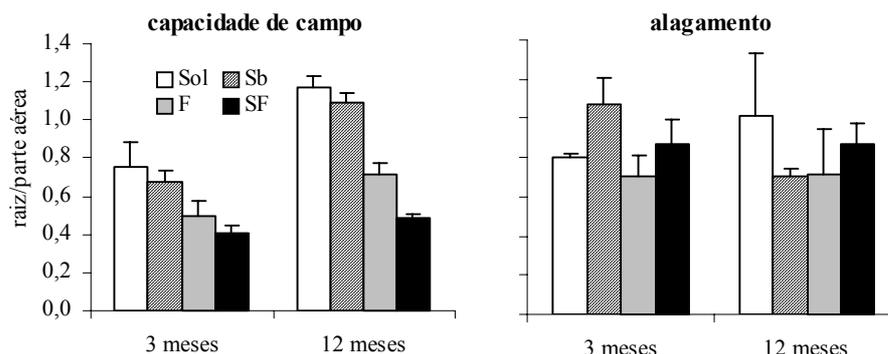


Figura. 23 -Razão raiz parte aérea (média e erro-padrão) dos juvenis de *O. pulchella*, após 3 e 12 meses, submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Média inicial (Janeiro/04):  $0,78 \pm 0,18$  e.p. Médias, entre ambientes, não diferem entre si ( $p > 0,05$ , teste de Tukey).

*Área Foliar (AF), Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razão de massa foliar (RMF) das plantas*

No tratamento SA, a área foliar das plântulas ao término do experimento não diferiu da média inicial (Figura 24A), sendo os maiores valores obtidos no tratamento SbCc ( $F_{\text{luz}}=0,91$ ,  $p=0,42$ ;  $F_{\text{solo}}=1,29$ ,  $p=0,27$ ;  $F_{\text{lxs}}=3,46$ ,  $p=0,02$ ). Para os juvenis (Figura 25A), acréscimos significativos também só foram constatados nos tratamentos em capacidade de campo, os quais não diferiram estatisticamente entre si ( $F_{\text{luz}}=2,19$ ,  $p=0,13$ ;  $F_{\text{solo}}=27,8$ ,  $p < 0,0001$ ;  $F_{\text{lxs}}=0,09$ ,  $p=0,96$ ). Dentre estes, apenas as coberturas de F e SF promoveram valores de área foliar significativamente mais elevados do que os obtidos em SA e sob sombrite, onde ocorreu uma redução significativa na área foliar final em relação a inicial (Figura 25A).

Nas plântulas, o tratamento de pleno sol em alagamento pleno (SA) foi retirado das análises da AFE e RAF, visto que apenas um indivíduo apresentava folhas.

Após 12 meses, a área foliar específica das plântulas aumentou em relação ao tempo zero ( $p < 0,05$ , teste de Tukey) nos tratamentos FCc e SFM, e ao contrário diminuiu nos tratamentos alagados (Figura 24B), mas não diferiu entre os tratamentos ( $p > 0,05$ , Anova). A razão de área foliar foi maior nas plântulas sob SFM ( $F_{\text{luz}}=17,78$ ,  $p < 0,001$ ;  $F_{\text{solo}}=9,41$ ,  $p < 0,001$ ;  $F_{\text{lxs}}=1,07$ ,  $p=0,40$ ) (Figura 24C), enquanto a razão de massa foliar não diferiu entre os tratamentos (Figura 24D). Nos juvenis, os parâmetros AFE (Figura

25B) e RAF (Figura 24C) não diferiram significativamente quando se compararam os tratamentos entre si e comparando-se com o tempo zero, ocorreu um decréscimo da AFE no tratamento de pleno sol-capacidade de campo, e da RAF no tratamento pleno sol-alagado ( $p < 0,05$ , teste de Tukey). Já a razão de massa foliar (RMF) foi maior no tratamento SFCc, semelhante apenas ao FA ( $F_{\text{luz}}=5,0$ ,  $p < 0,01$ ;  $F_{\text{solo}}=26,5$ ,  $p < 0,001$ ;  $F_{\text{lxs}}=1,14$   $p=0,36$ ) (Figura 25D).

Após 12 meses, a taxa de assimilação líquida nas plântulas não diferiu entre os tratamentos ( $p > 0,05$ , fatorial-Anova), enquanto que nos juvenis foi maior no tratamento SCc, e menor em SbA ( $F_{\text{luz}}=2,0$ ,  $p=0,16$ ;  $F_{\text{solo}}=41,27$ ,  $p < 0,001$ ;  $F_{\text{lxs}}=0,28$   $p=0,90$ ) (Figura 26)

Na matriz de correlação (Pearson) das plântulas, a TCR da massa seca total foi relacionada ( $p < 0,05$ ) a taxa de assimilação líquida ( $r= 0,60$ ), TCR em altura ( $r= 0,61$ ), TCR em número de folhas ( $r= 0,63$ ) e da AF ( $r= 0,78$ ). Nos juvenis, correlações significativas foram encontradas com a TAL ( $r=0,92$ ), TCR em altura ( $r= 0,58$ ) e número de folhas ( $r=0,90$ ), AF ( $r=0,82$ ) e RMF ( $r=0,72$ ). A luz mostrou correlações significativas ( $r > 0,55$ ,  $p < 0,05$ , Person) com os parâmetros de crescimento avaliados, exceto a AFE, em ambas as idades, e a RAF das plântulas, e a RMF e TCR<sub>rz</sub>, dos juvenis.

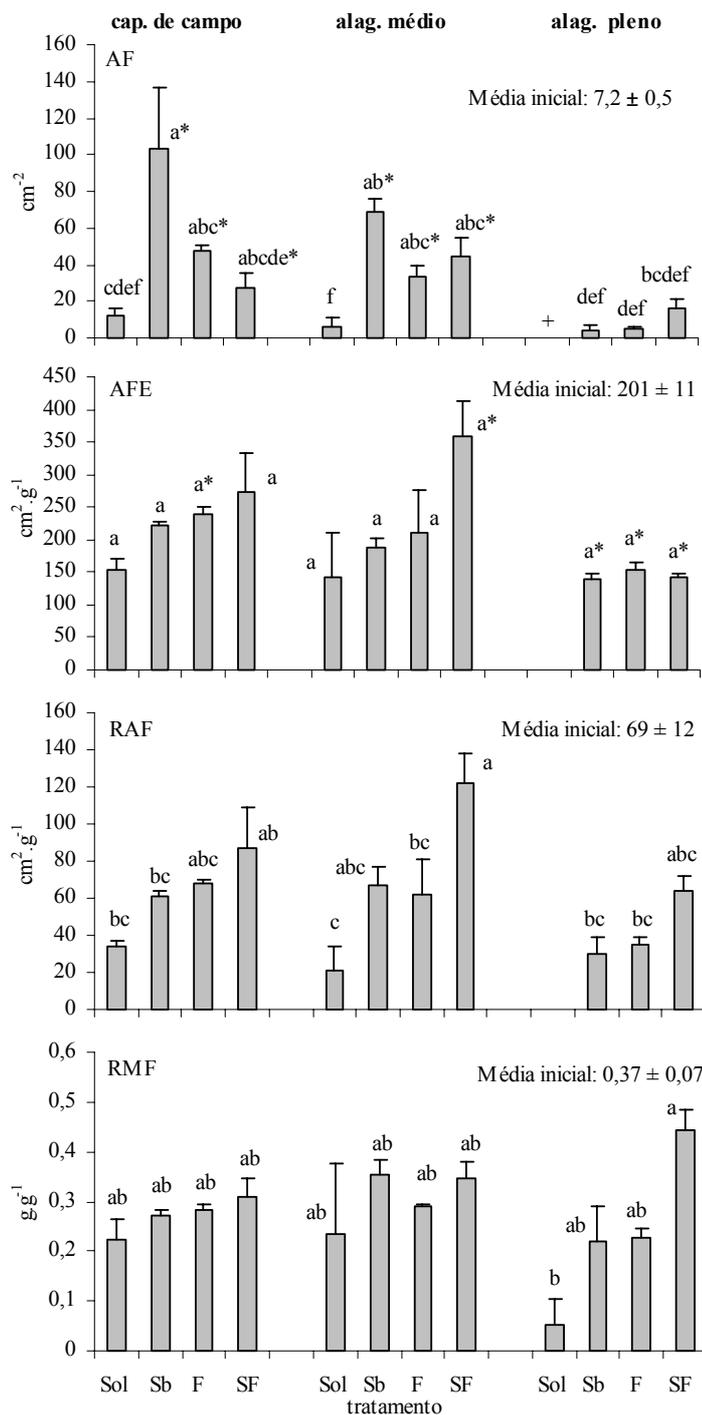


Figura 24 – Área Foliar total (AF), Área Foliar Específica (A), Razão de Massa Foliar (B) e Razão de Área Foliar (médias e erros-padrão) das plântulas de *O. pulchella* após um ano submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. ■ Excluído da análise. \* Valor difere significativamente da média inicial. Letras iguais não diferem estatisticamente entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

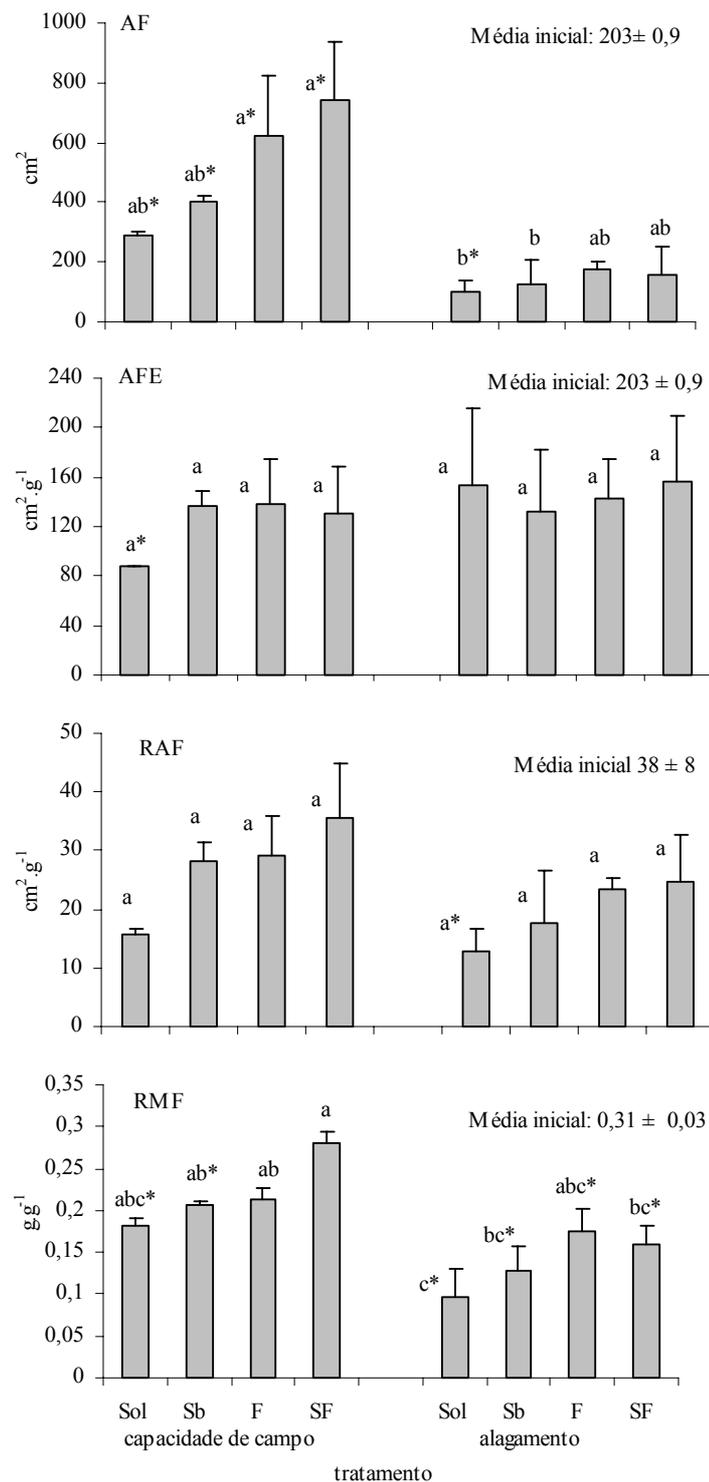


Figura 25 – Área Foliar Específica (A), Razão de Massa Foliar (B) e Razão de Área Foliar (média e erro-padrão) dos juvenis de *O. pulchella*, após um ano submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental.

\* Diferença significativa da média inicial. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

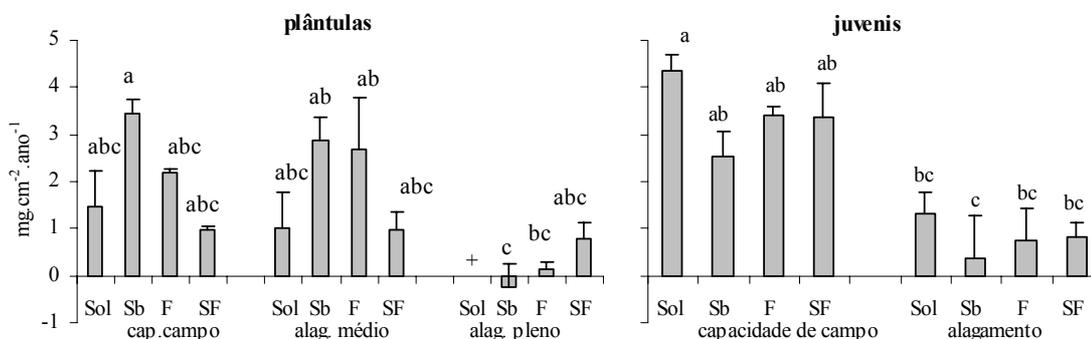


Figura 26 – Taxa de Assimilação Líquida (média e erro-padrão) para o período de um ano das plântulas e juvenis de *O. pulchella* submetidos à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ , teste de Tukey). + excluído da análise.

## II. *Ternstroemia brasiliensis*

### 3.2.3. Sobrevivência

As plântulas de *T. brasiliensis* apresentaram uma alta mortalidade desde o início do experimento, especialmente em SF seco, onde todos os indivíduos morreram durante os quatro primeiros meses (Fig 27). As análises sugerem que a sobrevivência foi influenciada pela luz e umidade do solo, mas não pela interação entre eles. Foi favorecida pela cobertura de sombrite – único tratamento que apresentou sobreviventes em todos os níveis de umidade do solo – e pelo tratamento de capacidade de campo, onde permaneceram os indivíduos sombreados.

### 3.2.4. Crescimento

Devido à alta mortalidade (<3 indivíduos sobreviventes) ocorrida nas plântulas de *T. brasiliensis* nos tratamentos “Pleno Sol – Seco”(SS) e “Pleno Sol – Capacidade de campo” (SCc), “Failet – Seco” (FS), “Failet – Alagado” (FA), “Sombrite + Failet – Alagado” (SFA) e “Sombrite + Failet – Seco” (SFS), esses foram retirados das análises, utilizando-se nesses casos a análise de variância entre e dentro de colunas (unidirecional).

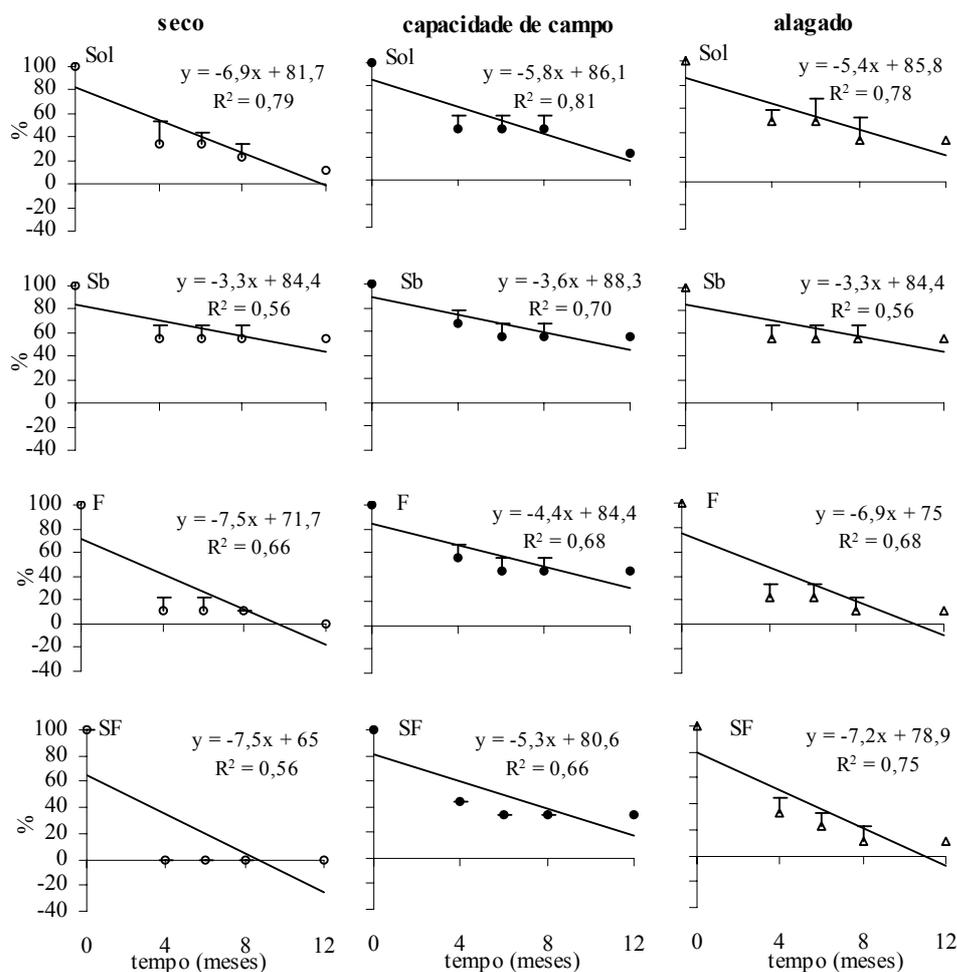


Figura 27 – Sobrevivência (média e erro-padrão) de plântulas de *T. brasiliensis* submetidas, em Julho/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental.

Figura 27 (anexo) Resultados significativos da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey), entre os tratamentos, da sobrevivência das plântulas de *T. brasiliensis* no JE. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

Sobv/tempo	4M	6M	8M	12M	Treatment	Time (months)							
JE	F	p	F	p	F	p	F	p	luz	4M	6M	8M	12M
Luz	4,5	0,012	6,6	0,002	7,15	0,0013	8,42	<0,001	Sol	ab	ab	ab	ab
Solo	6,05	0,007	5,02	0,015	5,7	0,09	6,05	<0,001	Sb	ab	a	a	a
LXS	0,83	0,55	1,01	0,44	0,88	0,52	1,5	0,21	F	a	ab	ab	b
									SF	b	ab	ab	b
									Sol	ab	ab	ab	ab
									Sb	a	a	a	a
									F	ab	ab	ab	ab
									SF	ab	b	b	ab
									Sol	ab	a	ab	ab
									Sb	ab	a	a	a
									F	ab	ab	ab	ab
									SF	ab	ab	ab	ab

Nos tratamentos avaliados, com exceção de SA, constatou-se um aumento significativo nas plântulas de *T. brasiliensis* ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey) em altura, em geral, a partir de 8 meses de experimento. Para o número de folhas, todos os tratamentos apresentaram incremento significativo a partir do 4º mês, exceto em SFCc, onde somente após 12 meses foi detectado um aumento significativo do número de folhas ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey), em relação ao tempo zero (Figura 28).

Para o período de quatro e seis meses, a TCRalt foi maior nas plântulas sob failet em capacidade de campo (FCc) e menor naquelas sob sombrite em alagamento (SbA) (4M:F=3,3,  $p=0,02$ ; 6M F=4,2,  $p=0,008$ ); entretanto, considerando-se a TCR anual, os indivíduos sob sombrite seco apresentaram valores mais elevados que os submetidos ao alagamento (F=3,5,  $p=0,02$ ) (Figura 29). Como no início do experimento quase todos os indivíduos ainda não apresentavam folhas, não pode ser estimado a TCRnf, sendo as análises realizadas com a média do número de folhas totais (por indivíduo) para cada período. Desse modo, diferenças significativas entre os tratamentos foram observadas apenas após oito e doze meses de experimento (8M F=3,  $p=0,03$ ; 12M F=8,6,  $p < 0,001$ ), com maior número de folhas em plântulas sob SbS (Figura 30).

#### *Massa de matéria seca das plântulas*

Após 12 meses, em todos os tratamentos foram observados incrementos significativos ( $p < 0,05$ ; teste de Mann-Whitney) de massa de matéria seca total e dos órgãos individualmente (Figura 31), e uma redução da razão R:PA (Figura 32)

No tratamento “Sombrite – Seco” (SbS), as plantas apresentaram as maiores taxas de crescimento relativo de matéria seca total e de órgãos individuais, sendo as menores taxas observadas no tratamento SbA (Figura 33).

#### *Área foliar (AF), área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razão de massa foliar (RMF) das plântulas*

As variáveis “área foliar” e “razão de massa foliar” também foram maiores nas plantas sob SbS, enquanto a “razão de área foliar” e “área foliar específica” foram mais elevadas em SFCc (Figura 34).

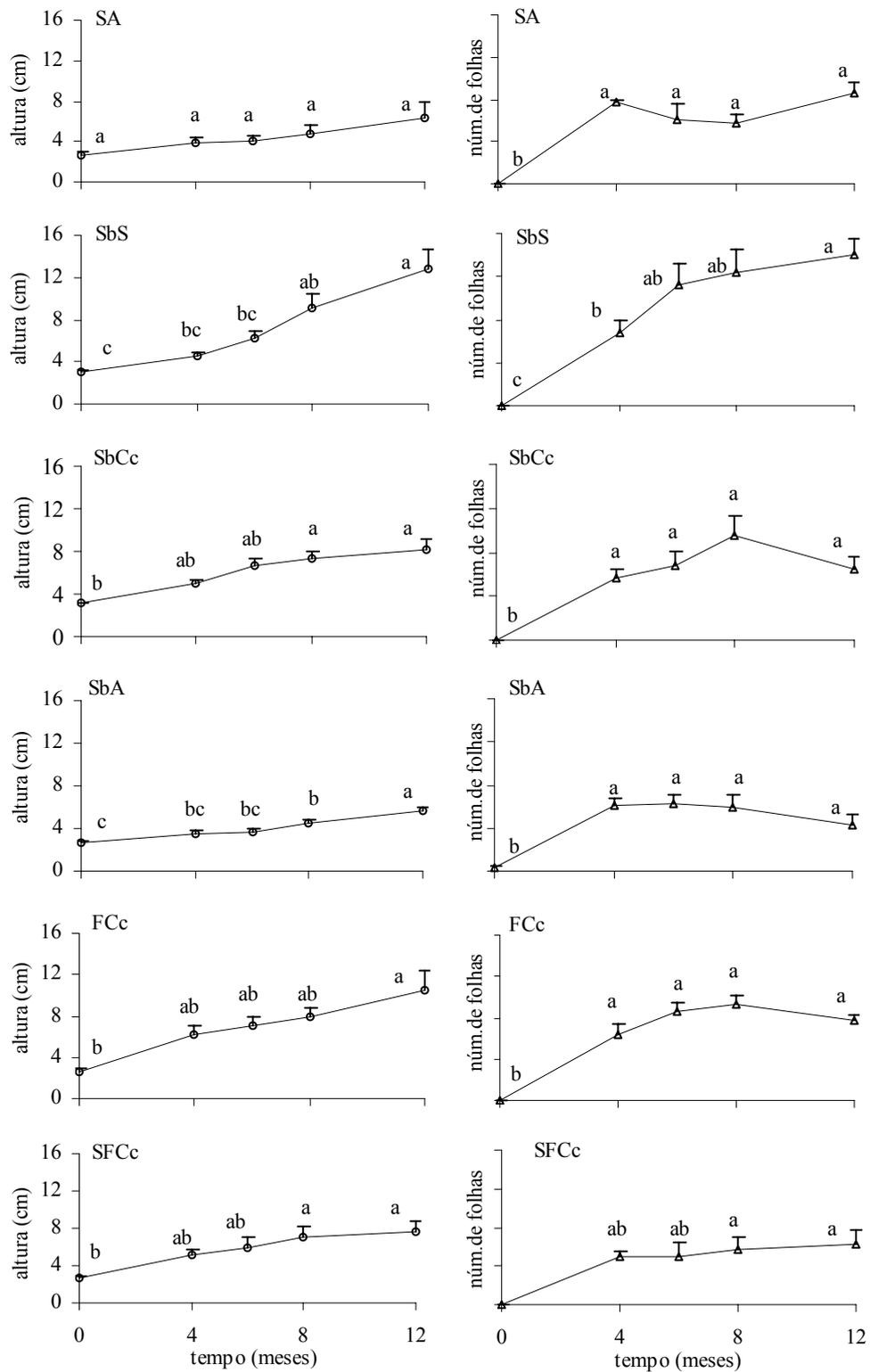


Figura 28 – Altura e número de folhas (médias e erros-padrão), no decorrer de um ano, das plântulas de *T. brasiliensis* submetidas, em Julho/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental.

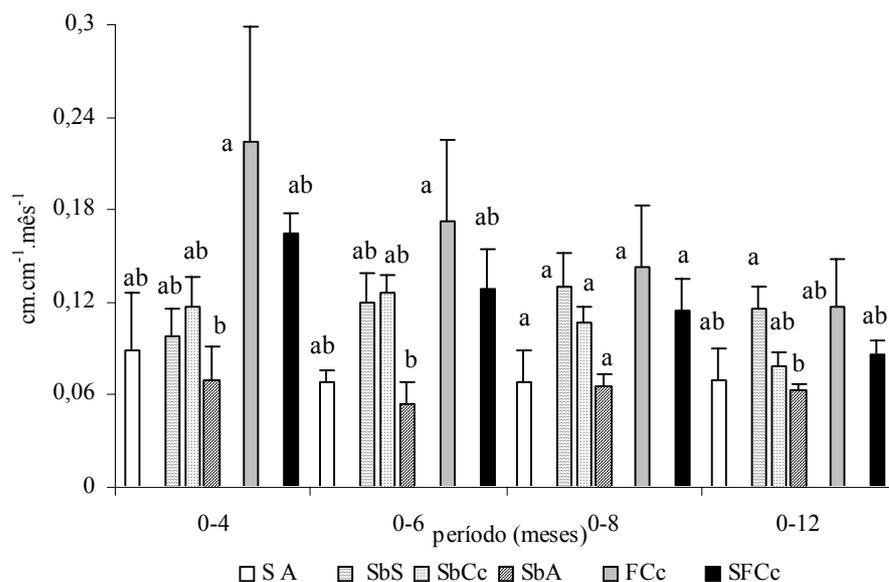


Figura 29 – TCR em altura (média e erro-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis* submetidas, em Julho/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias, em cada período, seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ , teste de Tukey).

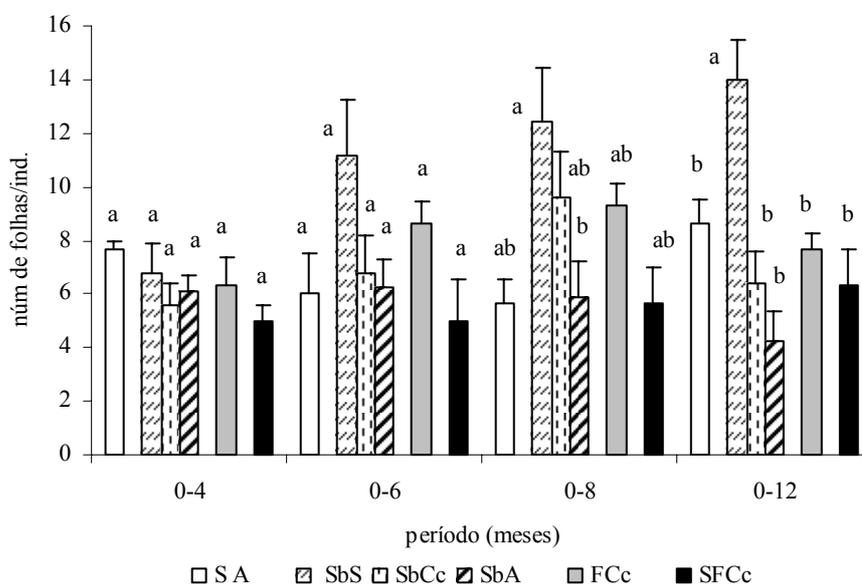


Figura 30 –Número de folhas (média e erro-padrão), em diferentes períodos, das plantas de *T. brasiliensis* submetidas, em Julho/04, à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias, em cada período, seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ , teste de Tukey).

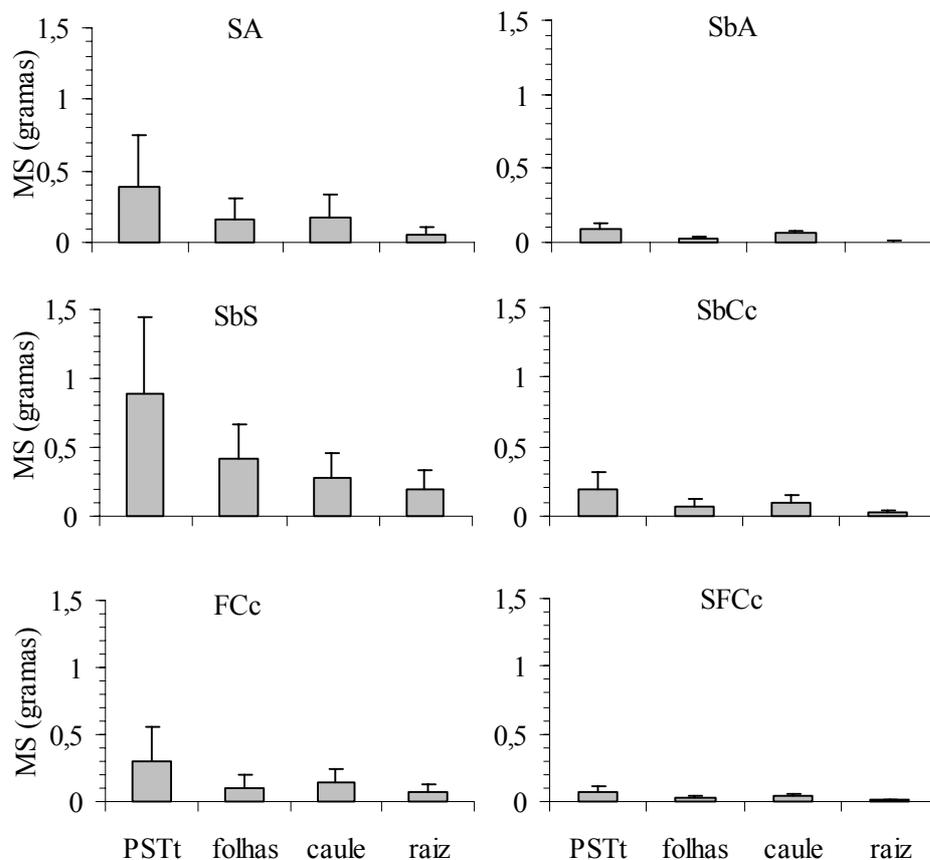


Figura 31 –Matéria seca dos órgãos e total (média e erro-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis*, após um ano, submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental.

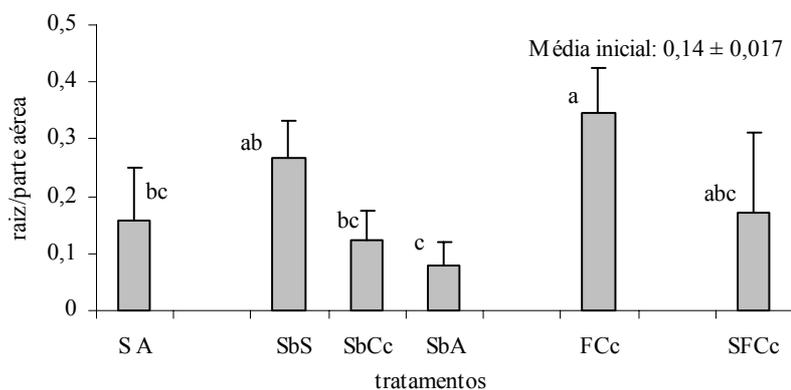


Figura 32 – Razão raiz/parte aérea (média e erro-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis*, após um ano, submetidas à distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si (Teste de Tukey,  $F_{r/pa} = 8,4$ ;  $p < 0,01$ ).

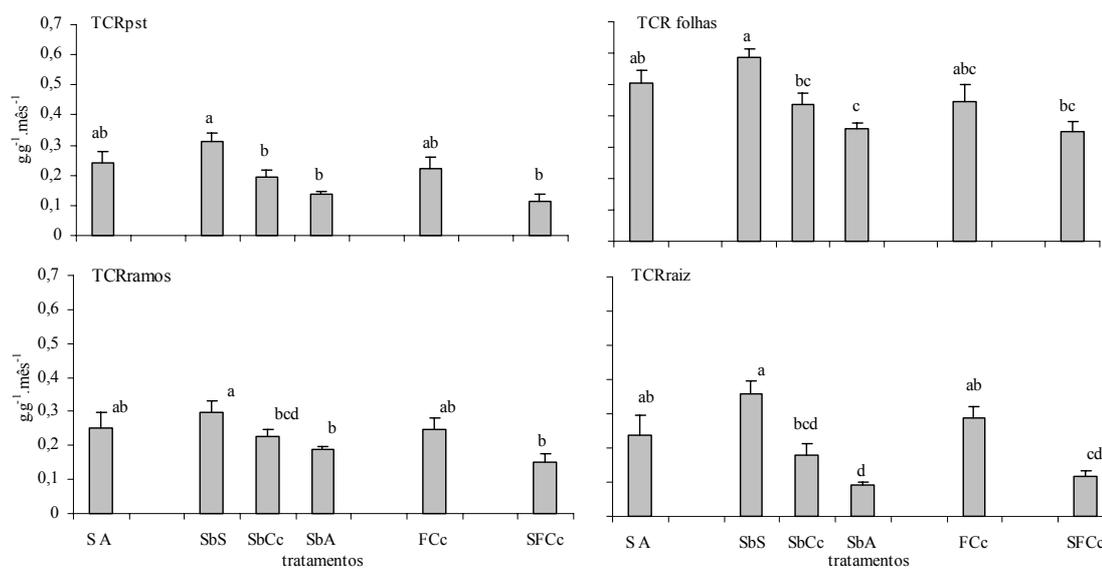


Figura 33 – TCR anual da matéria seca total, foliar, de ramos e raízes (médias e erros-padrão) de *T. brasiliensis* submetidas a distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si (teste de Tukey;  $p < 0,01$ ,  $F_{TCR_{mt}} = 8,6$ ;  $F_{TCR_f} = 8,7$   $F_{TCR_{rm}} = 4,0$ ;  $F_{TCR_{rz}} = 13,2$ ).

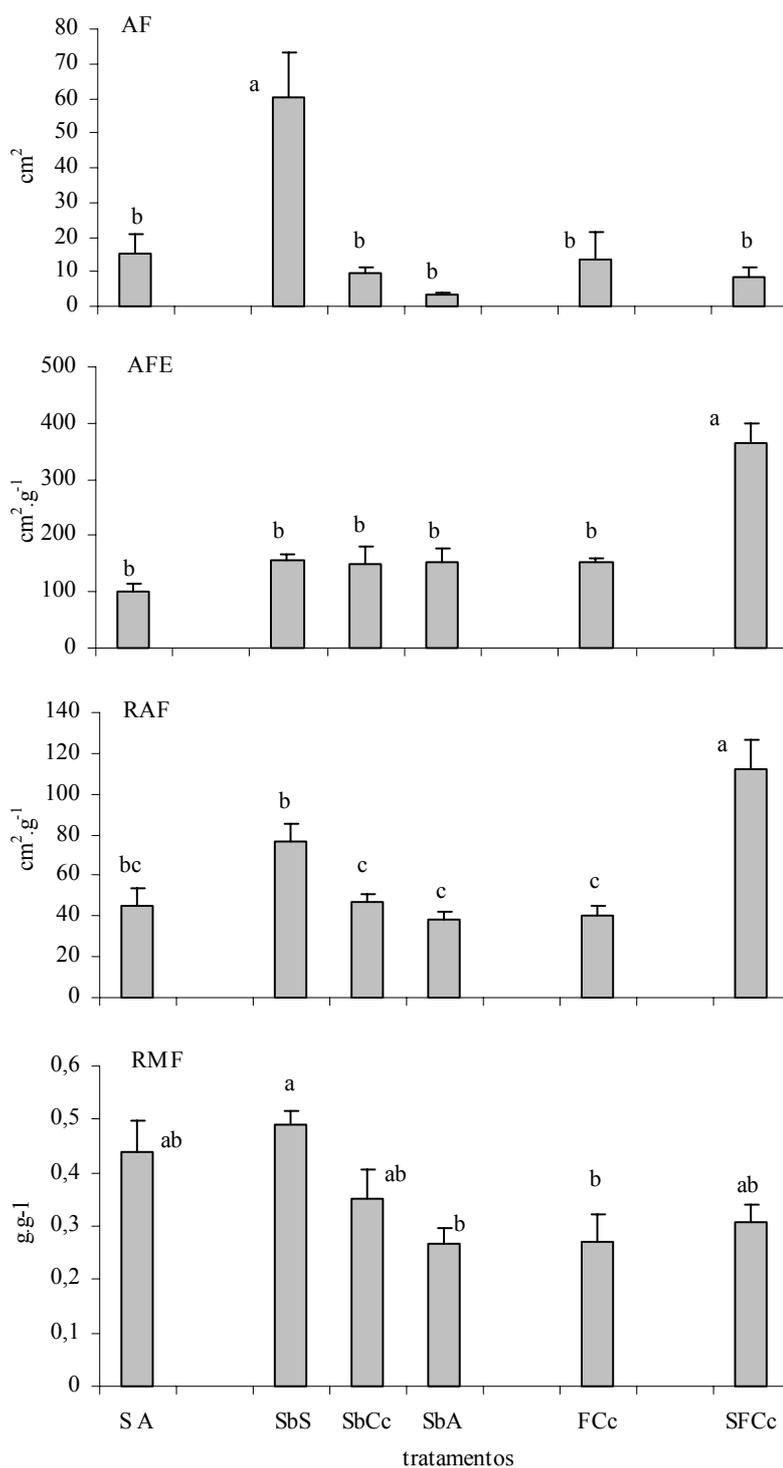


Figura 34 – Área Foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF) e Razão de Massa Foliar (RMF) (médias e erros-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis*, após um ano, em distintos tratamentos de luz e umidade do substrato no Jardim Experimental. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si (teste de Tukey:  $F_{AF} = 11,1$ ;  $F_{AFE} = 9,2$ ;  $F_{RAF} = 4,8$ ;  $F_{RMF} = 14,8$ ;  $p < 0,01$ ).

A TCR da massa seca total foi correlacionada ( $p < 0,05$ , Pearson) a TCRalt ( $r = 0,75$ ), variação do número de folhas ( $r = 0,85$ ), AF ( $r = 0,87$ ), AFE ( $r = -0,46$ ) e RMF ( $r = 0,62$ ).

### 3.3. Experimentos no campo

#### I. *Ocotea pulchella*

##### 3.3.1. Sobrevivência

Na floresta, a curva temporal de sobrevivência das plantas de *O. pulchella*, de ambos os grupos de idade, foi bem descrita pela regressão linear (Figura 35 e 36). Nas plântulas, não foi constatada diferença significativa entre os ambientes durante o ano estudado ( $p > 0,05$ ; teste de Tukey), embora uma redução mais acentuada tenha sido observada, principalmente no sub-bosque, nos três primeiros meses (Figura 35). Nos juvenis, tal fato ocorreu no 9º mês de experimento, quando se verificou diferenças significativas entre clareiras secas (100% de sobreviventes) e sub-bosque úmido (60%) ( $F_{\text{luz}} = 3,66$ ,  $p = 0,07$ ;  $F_{\text{solo}} = 5,2$ ,  $p = 0,036$ ;  $F_{\text{luz} \times \text{solo}} = 0,4$ ,  $p = 0,53$ ). Após um ano, entretanto, a percentagem de sobreviventes não diferiu entre os ambientes ( $p > 0,05$ , teste de Kruskal Wallis).

Na correlação de matrizes (Pearson), a sobrevivência das plântulas de *O. pulchella* não se relacionou significativamente a nenhuma variável abiótica (Tabela 9), mas sim com as variáveis bióticas: número de folhas inicial ( $r = 0,5$ ), TCRm ( $r = 0,54$ ), TAL ( $r = 0,7$ ), AF ( $r = 0,6$ ) e TCRalt ( $r = 0,4$ ). Nos juvenis, a sobrevivência relacionou-se com o número inicial de folhas ( $r = 0,47$ ) e com algumas características do solo, tais como matéria orgânica ( $r = 0,57$ ) e volume ( $r = 0,66$ ), e umidade ( $r = -0,5$ ); H+Al ( $r = -0,63$ ); e CTC ( $r = -0,58$ ).

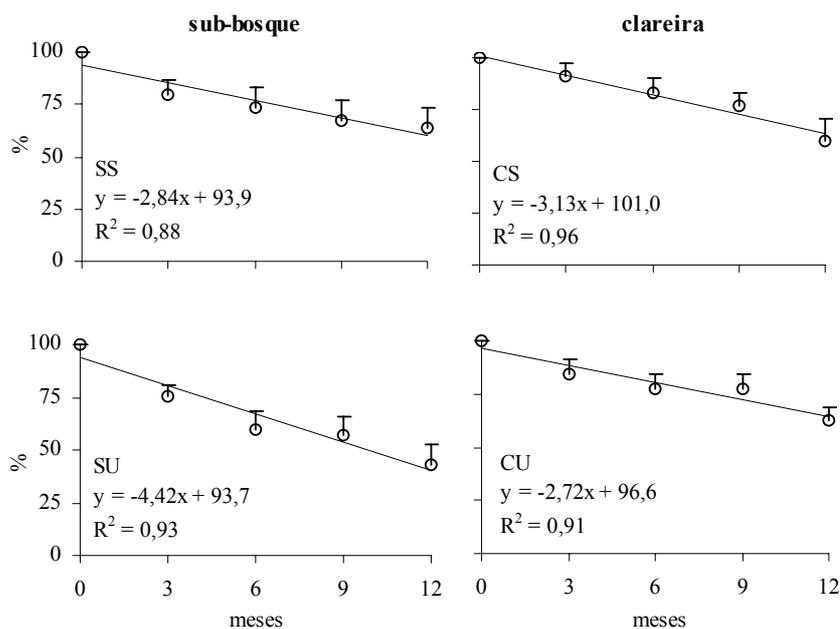


Figura 35 – Sobrevivência (% média e erro-padrão), no decorrer de um ano (Fevereiro/04 a Janeiro/05), das plântulas de *O. pulchella*, sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias entre ambientes não diferem entre si (fatorial-anova,  $p > 0,05$ )

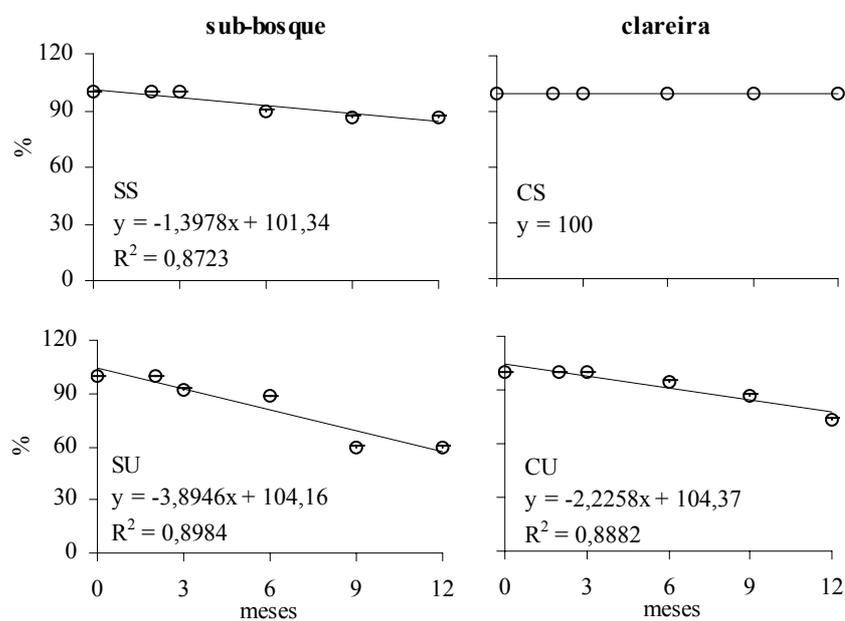


Figura 36 – Sobrevivência (% média e erro-padrão) de juvenis de *O. pulchella*, no decorrer de um ano (Novembro/03-Outubro/04), sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias entre ambientes não diferem entre si (fatorial -anova,  $p > 0,05$ )

## 3.3.2. Crescimento

*Altura, número de folhas, TCR em altura e TCR em número de folhas em O. pulchella*

Acréscimos significativos na altura em relação ao tempo zero só ocorreram nas plântulas de *O. pulchella* mantidas em clareiras, sendo constatados a partir do 6º mês para as clareiras úmidas, e só no final do experimento para as clareiras secas (Figura 37). Não houve aumento significativo no número de folhas nas plântulas durante o período experimental, ocorrendo mesmo uma redução nos ambientes de sub-bosque, especialmente no SU (Figura 38). Nos juvenis, apenas em CS foi verificado aumento em altura (Figura 39), e incrementos significativos na quantidade de folhas foram observados apenas em CU (Figura 40).

A TCR em altura e número de folhas foi influenciada apenas pela luz (Figura 41). Nas plântulas, ao final de 12 meses, a TCR em altura foi mais elevada em clareiras do que em sub-bosque, e nos juvenis, a partir do 6º mês, apenas o sub-bosque úmido apresentou TCR em altura menor do que em clareiras. A TCR do número de folhas foi maior nas plântulas em clareiras secas do que em sub-bosque. Nos juvenis, os maiores valores ocorreram em clareiras úmidas.

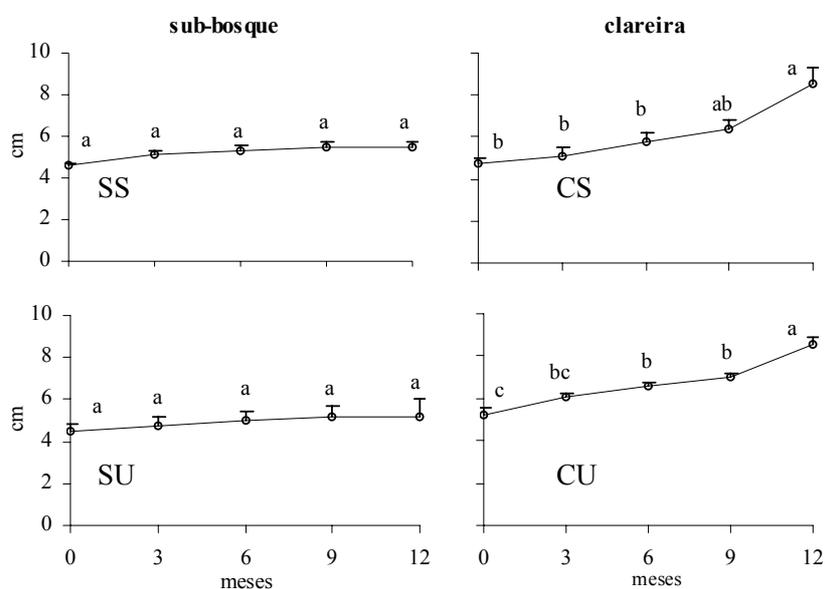


Figura 37 – Altura (média e erro-padrão) das plântulas de *O. pulchella*, no decorrer de um ano (Fevereiro/04-Janeiro/05), sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias, entre ambientes, seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

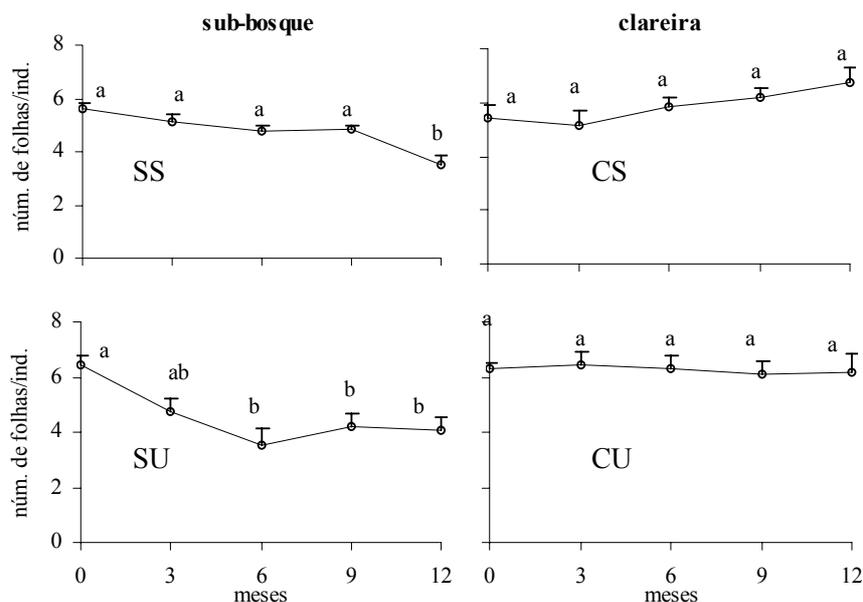


Figura 38 –Número de folhas (média e erro-padrão) das plântulas de *O. pulchella*, no decorrer de um ano (Fevereiro/04-Janeiro/05), sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias, entre ambientes, seguidas da mesma letra não diferem entre si no crescimento do período. ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

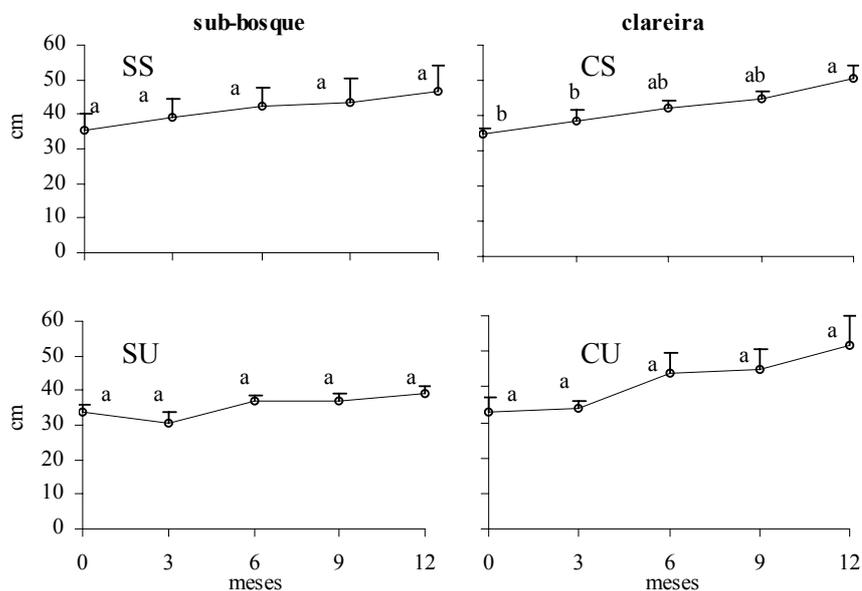


Figura 39 – Altura (média e erro-padrão) dos juvenis de *O. pulchella*, no decorrer de um ano (Novembro/03-Outubro/04), sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si no crescimento do período ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

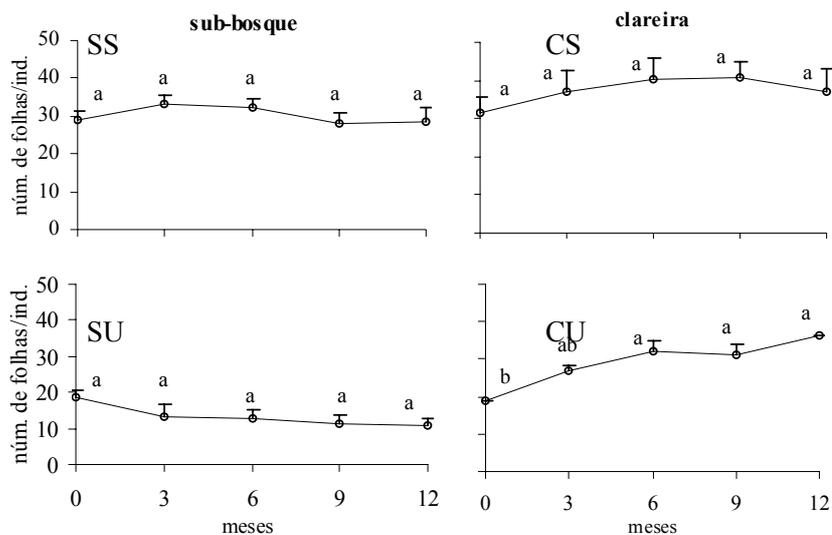


Figura 40 –Número de folhas (média e erro-padrão) dos juvenis de *O. pulchella*, no decorrer de um ano (Novembro/03-Outubro/04), sob distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si no crescimento do período. ( $p < 0,05$ ; teste de Tukey).

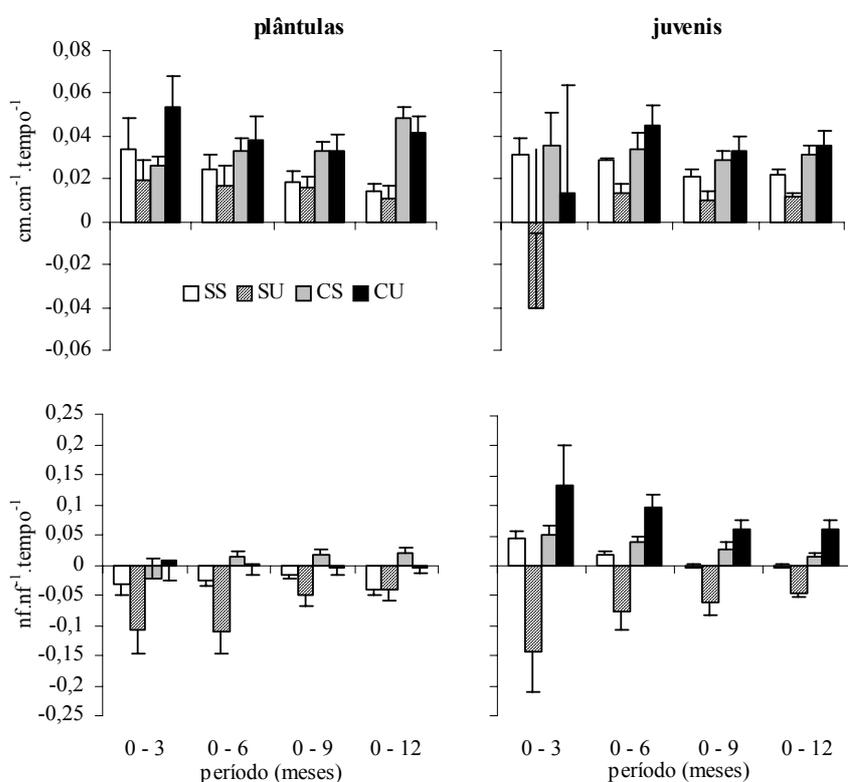


Figura 41 - TCR em altura (acima) e número de folhas (abaixo) (médias e erro-padrão), em diferentes períodos, das plântulas e juvenis de *O. pulchella* em distintas condições em uma floresta de restinga.

Figura 41 (anexo): Resultados significativos da análise de variância ( $p < 0,05$ ; fatorial-anova).

<i>TCR<sub>alt</sub></i>	Período					
	6M		9M		12M	
	F	p	F	p	F	p
Plantulas						
Luz	3,22	0,09	7,68	0,013	27,9	<0,0001
Solo	0,01	0,9	0,06	0,81	0,66	0,44
LxS	0,63	0,44	0,06	0,81	0,09	0,77
Juvenis						
Luz	9,76	0,007	11,15	0,004	8,18	0,012
Solo	0,1	0,76	0,45	0,051	0,005	0,94
LuzxSolo	4,67	0,46	2,91	0,11	4,61	0,048
<i>TCR<sub>nf</sub></i>						
Plantulas						
Luz	12,77	0,0025	11,8	0,0033	17,3	0,0007
Solo	5,43	0,033	5,37	0,034	0,91	0,354
LuzXsolo	2,88	0,109	0,3	0,59	0,87	0,36
Juvenis						
Luz	▪		36,98	<0,0001	42,5	<0,0001
Solo			1	0,33	0,011	0,91
LuzxSolo			12,85	0,002	22,27	0,0002

▪ Teste de Kruskal-Wallis 6 meses:  $H=16,8$ ;  $p=0,0008$

Figura 41 (anexo): Resultados do teste de comparação de médias (Tukey). Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

	Plântulas			Juvenis				
<i>TCR<sub>alt</sub></i>	0-6	0-9	0-12	<i>TCR<sub>alt</sub></i>	0-3	0-6	0-9	0-12
SS	a	a	b	SS	a	ab	ab	ab
SU	a	a	b	SU	a	b	b	b
CS	a	a	a	CS	a	ab	ab	ab
CU	a	a	a	CU	a	a	a	a
<i>TCR<sub>nf</sub></i>				<i>TCR<sub>nf</sub></i>				
SS	ab	ab	b	SS	ab	ab	b	b
SU	b	b	b	SU	b	b	c	c
CS	a	a	a	CS	ab	ab	ab	b
CU	a	ab	ab	CU	a	a	a	a

### *Massa seca e razão raiz/parte aérea e Área Foliar de O. pulchella*

Após três meses, a massa de matéria seca das plântulas de *O. pulchella* não diferiu da média inicial, sendo que incrementos significativos ( $p < 0,05$ , teste de Tukey) só ocorreram ao final do experimento em ambiente de clareiras (Figura 42). Nos juvenis, não foi observado acréscimo significativo na matéria seca no decorrer do experimento no campo, chegando mesmo a ocorrer uma redução na biomassa de folhas em SU, após um ano (Figura 43).

A TCR da matéria seca total ( $TCR_m$ ) foi muito baixa, especialmente nos juvenis ao final do 3º mês de experimento, quando foram observados valores negativos em

todos os ambientes (Figura 44). Considerando a avaliação após 12 meses, as  $TCRm$  – seja total, seja dos órgãos – das plântulas foram influenciadas basicamente pela maior incidência aparente de luz nos ambientes de clareira, já que apenas esse fator foi significativo ( $TCRf$   $F= 25,1$ ;  $TCRrm$   $F= 25,9$ ;  $TCRrz$   $F= 20$ ;  $TCRm$   $F=25,6$ ;  $p<0,01$ ). Nos juvenis, diferenças significativas foram constatadas apenas nas taxas de crescimento relativo das folhas ( $TCFf$ ), que foi inferior no SU, mostrando uma forte influência dos fatores luz e umidade do solo ( $F_{luz}=22,7$ ,  $F_{solo}=9,36$ ;  $F_{lxs}= 12$ ;  $p<0,001$ ). Embora o efeito da luz tenha sido significativo sobre a  $TCRrm$  ( $F_{luz}=4,8$ ;  $p=0,04$ ) e  $TCRm$  ( $F_{luz}=6,4$ ;  $p=0,02$ ) não diferiu entre os ambientes, assim como a  $TCRrz$ .

A razão R:P, das plântulas e juvenis, não apresentou variações significativas ao longo do período experimental, nem entre os ambientes, a despeito do efeito significativo da interação entre luz e solo verificada para os últimos no 3º mês de experimento ( $F_{lxs} = 4,57$ ;  $p<0,01$ ), quando este índice sofreu um forte declínio (Figura 45).

*Área foliar (AF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF), razão de área foliar (RAF) e taxa de assimilação líquida (TAL) de O. pulchella*

Em geral, as variáveis relacionadas às folhas, com exceção da AF, foram maiores nas plântulas de *O. pulchella* do que nos juvenis (Figura 46). Nas plântulas, a AF ao final do experimento aumentou em relação ao tempo zero, e foi mais elevada nas plântulas mantidas em clareiras ( $F_{luz}= 27,53$ ,  $p<0,001$ ). Para os juvenis, esse parâmetro praticamente não diferiu em relação ao tempo zero, exceto para o SU, onde foi observado um decréscimo significativo, apresentando o menor valor dentre os ambientes ( $F_{luz}= 14,7$ ;  $p=0,002$ ;  $F_{solo}= 6,3$ ;  $p=0,02$ ;  $F_{lxs}=18,1$ ,  $p<0,001$ ) (Figura 46).

A AFE e RMF das plântulas aumentaram significativamente em comparação com o tempo zero em todos os ambientes, mas assim como a RAF, não variaram de um ambiente para o outro, embora o efeito significativo da luz sobre a RMF ( $F_{luz}=10,3$ ,  $p=0,005$ ) (Figura 46). Para os juvenis, estes parâmetros também não diferiram estatisticamente entre os ambientes após três meses de experimento, mas após 12 meses a RAF ( $F_{luz}=9,3$ ,  $0,007$ ;  $F_{solo}=6,1$ ,  $0,02$ ;  $F_{lxs}=21,3$ ,  $p<0,001$ , fatorial-anova) e RMF ( $H=9$ ,  $p=0,03$ , Kruskal-Wallis), foram menores nos juvenis em ambiente de SU (Figura 46).

Após 12 meses, os índices de TAL foram mais elevados nas plântulas mantidas em clareiras, e menores (com valores negativos) para as plântulas de sub-bosque, embora o sub-bosque seco não tenha diferido entre nenhum ambiente ( $F_{\text{luz}}=16,6$ ,  $p<0,001$ ) (Figura 46). Essa tendência ocorreu também nos juvenis, embora nestes a TAL no sub-bosque seco também foi maior que o sub-bosque úmido ( $F_{\text{luz}}=8,2$ ,  $p=0,01$ ;  $F_{\text{lxS}}=5,4$ ,  $p=0,03$ ). Nos juvenis, após três meses, os valores de TAL foram negativos em qualquer um dos ambientes em que as plantas foram mantidas na floresta, não havendo diferenças entre os ambientes (Figura 46). Apenas a título de observação, embora as taxas de assimilação líquida nos juvenis tenham sido numericamente menores aos três meses do que aos doze, tais diferenças não foram significativas.

As análises estatísticas de correlação (Pearson) indicam uma correlação ( $r=p<0,05$ ) da luz sobre os parâmetros de crescimento da plantas, de ambas idade, exceto para AFE, e RAF, além da TCR<sub>rz</sub> nos juvenis. Nenhum parâmetro de crescimento foi fortemente correlacionado à umidade do solo. Nas plântulas, a TCR em altura foi correlacionada ao pH ( $r=0,44$ ), K ( $r=-0,53$ ) e fertilidade (v) ( $r=0,45$ ). Dentre as variáveis bióticas, foram encontradas correlações ( $p<0,05$ ) da TCR da matéria seca total com o número de folhas inicial ( $r=0,71$ ), taxa de assimilação líquida ( $r=0,58$ ), TCR em altura ( $r=-0,53$ ), TCR em número de folhas ( $r=0,51$ ), AF ( $r=0,98$ ) e RMF ( $r=0,75$ ). Nos juvenis, correlações significativas com a TCR da matéria seca total foram encontradas para altura inicial ( $r=0,54$ ), TAL ( $r=0,82$ ), TCR em altura ( $r=0,64$ ) e número de folhas ( $r=0,63$ ).

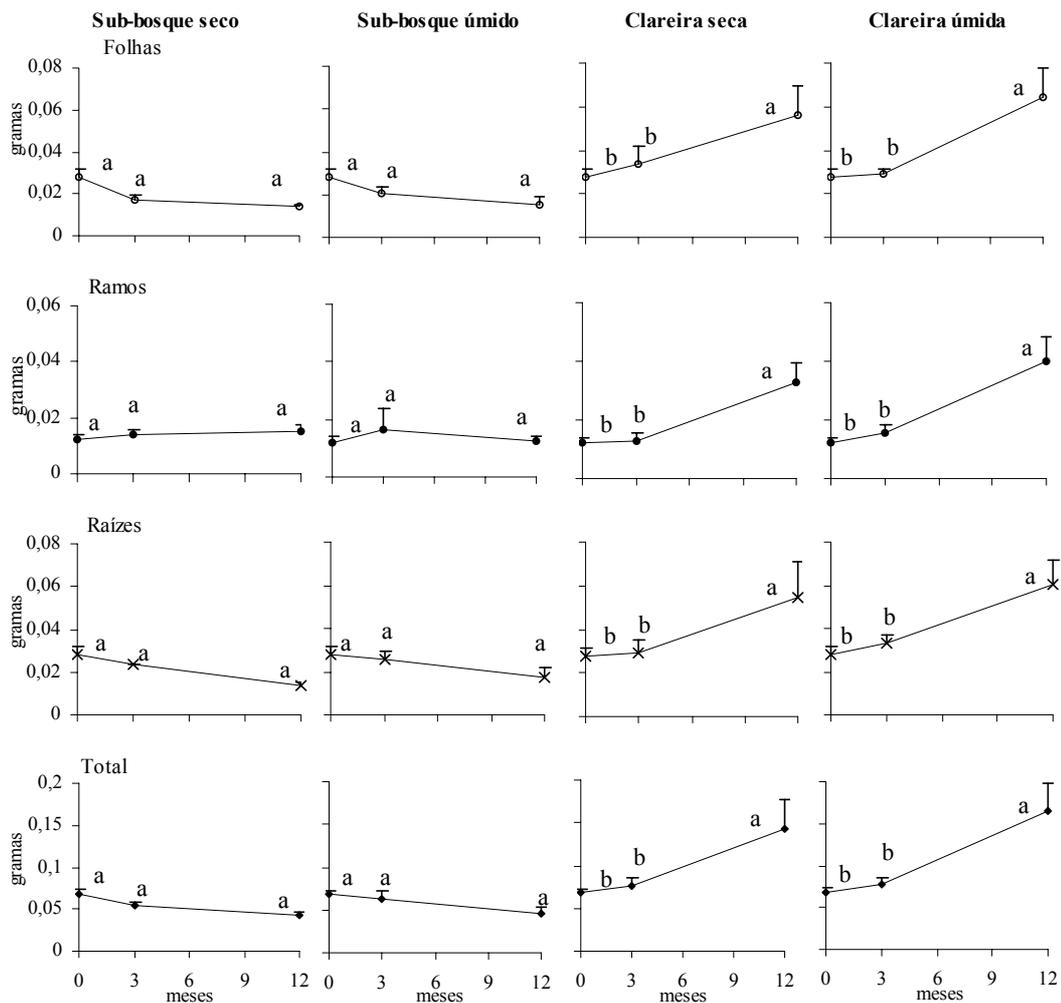


Figura 42 – Peso seco (média e erro-padrão) após 3, 6 e 12 meses das plântulas de *O. pulchella* submetidas, em Fevereiro/04, à distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. ○ Folhas; ● Ramos; x Raízes; ◆ Peso seco total.

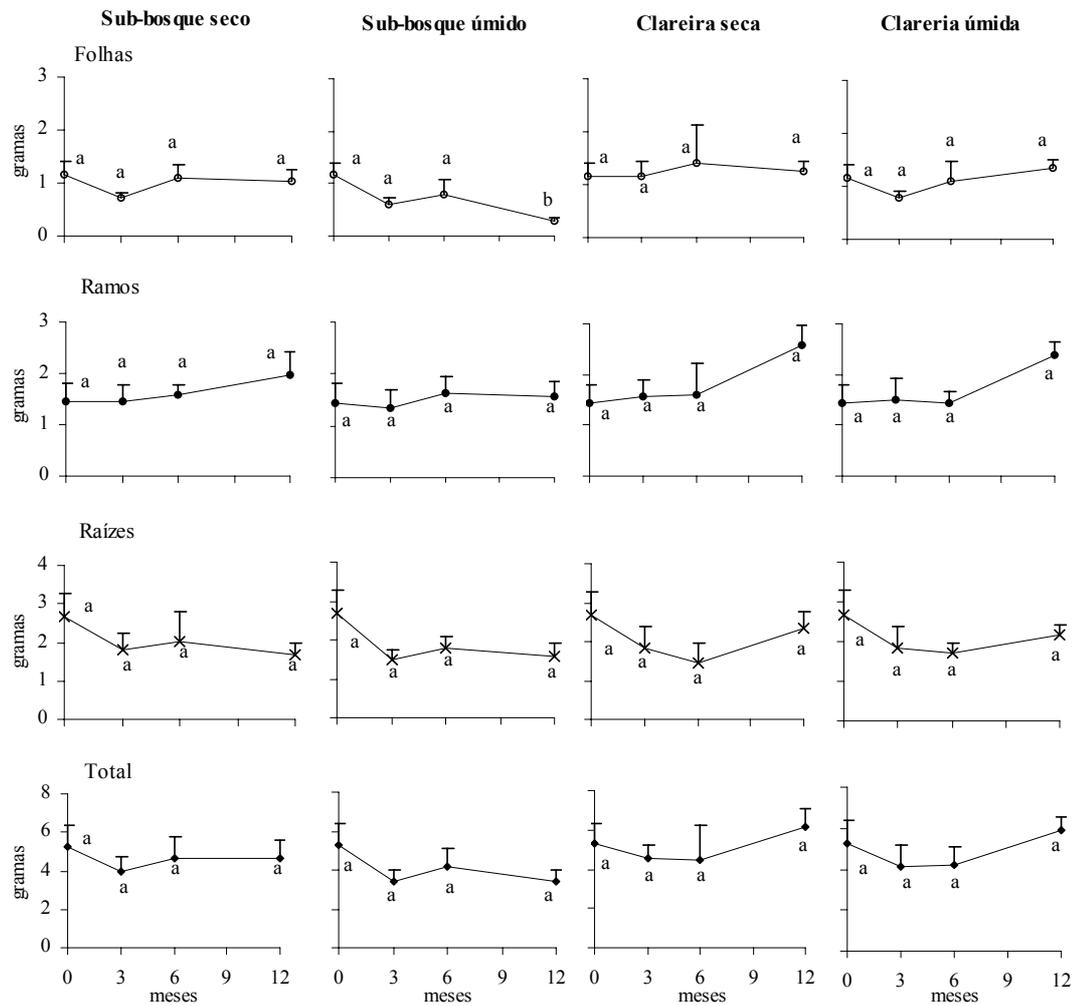


Figura 43 – Peso seco (média e erro-padrão) após 3, 6 e 12 meses dos juvenis submetidos, em Novembro/03, à distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. ○ Folhas; ● Ramos; x Raízes; ◆ Peso seco total.

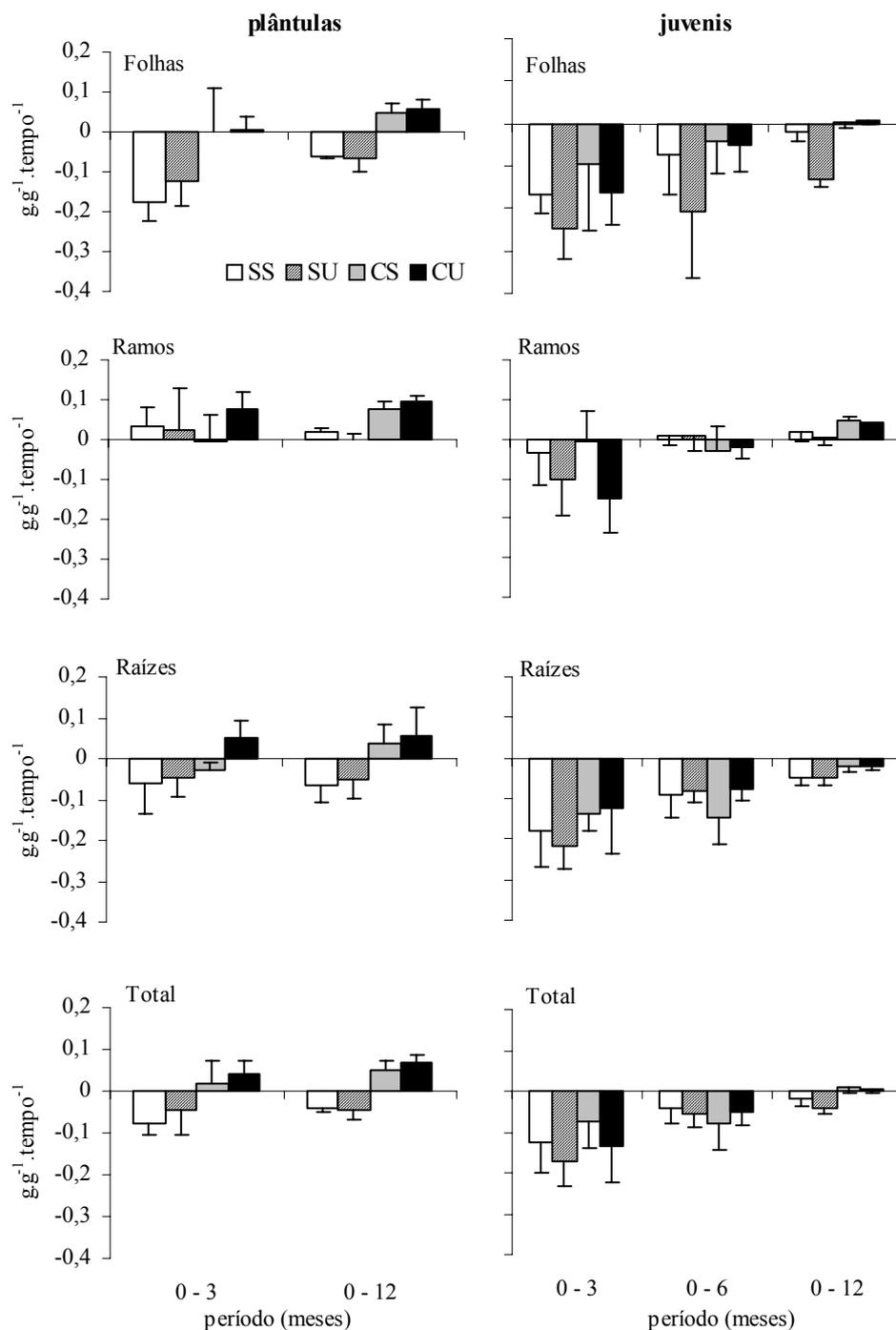


Figura 44 – Taxa de Crescimento Relativo da matéria seca de folhas, ramos, raízes e total (médias e erros-padrão), nos intervalos de 3 e 12 meses, das plântulas e juvenis de *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga.

Figura 44 (anexo): Resultados do teste de comparação de médias (Tukey) para os dados representados na Figura 36. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ )

	plantulas	TCR msfolhas	TCR ramos	TCR raizes	TCR psst
SS		b	bc	c	b
SU		b	c	bc	b
CS		a	ab	ab	a
CU		a	a	a	a
<b>Juvenis</b>					
SS		a	a	a	a
SU		b	a	a	a
CS		a	a	a	a
CU		a	a	a	a

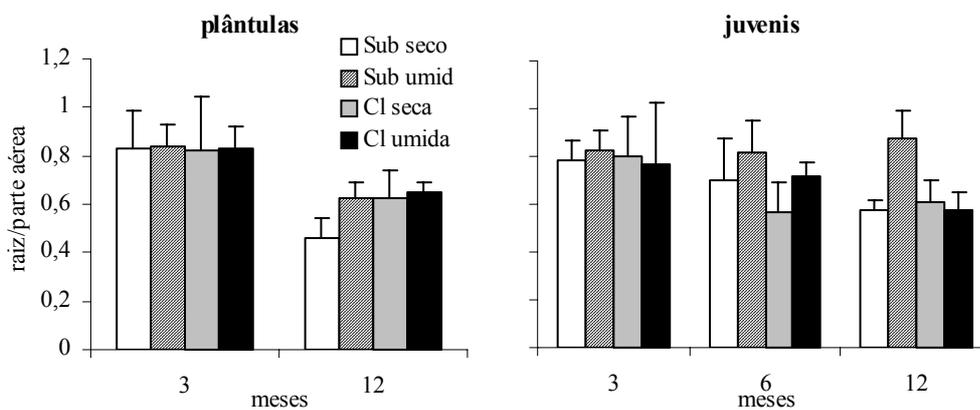


Figura 45 - Razão raiz parte aérea (média e erro-padrão) das plântulas e dos juvenis de *O. pulchella*, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Plântulas – Média inicial (Fevereiro):  $0,75 \pm 0,16$ . Juvenis – Média inicial (Novembro/03):  $\pm 1,07 \pm 0,26$ . Médias, entre tratamentos e em relação ao início, não diferem entre si ( $p < 0,05$ , teste de Tukey).

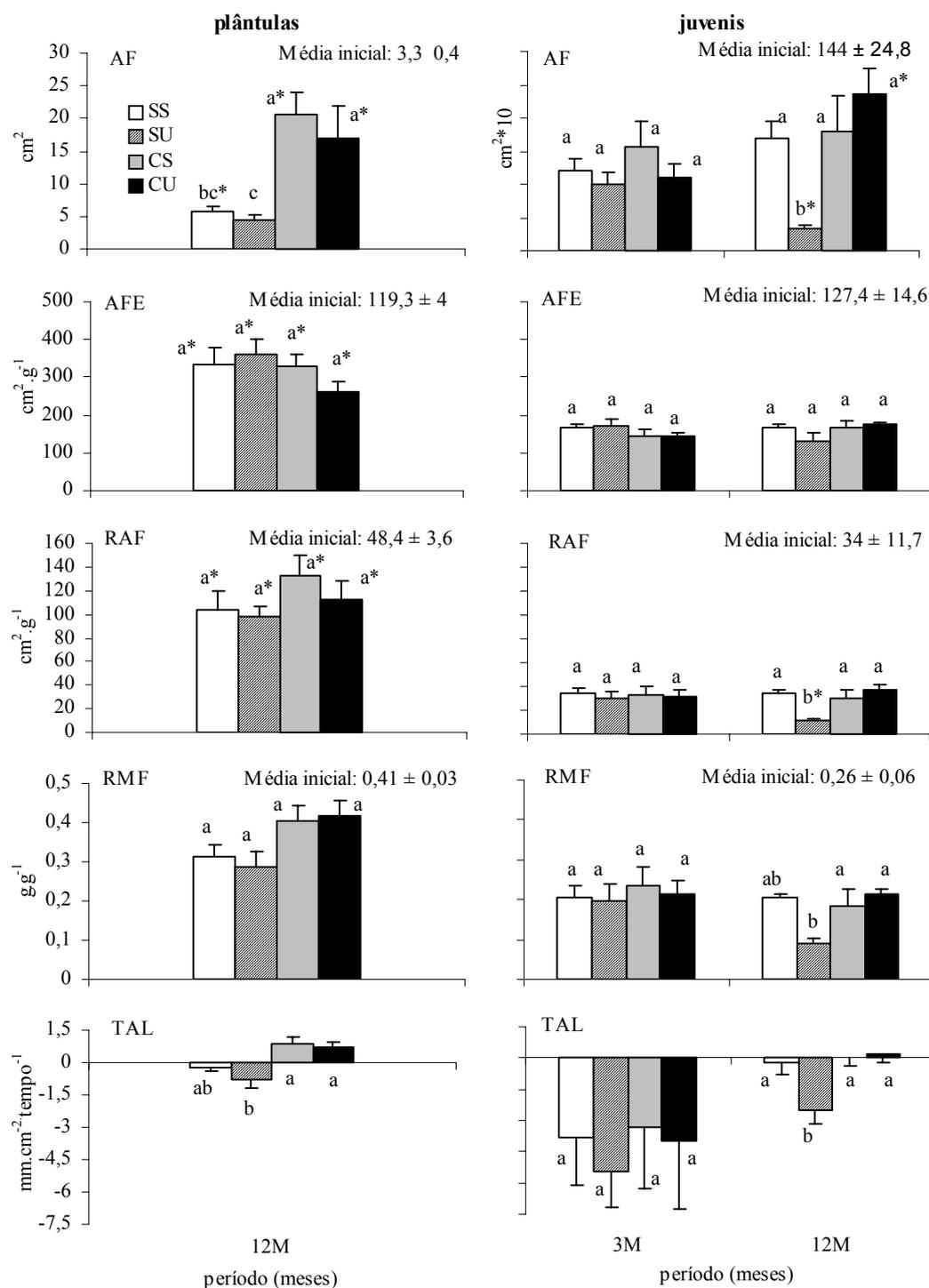


Figura 46 – Área Foliar Específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF), Razão de Massa Foliar (RMF) e Taxa de Assimilação Líquida (TAL) (médias e erros-padrão) das plântulas, após um ano, e dos juvenis, após 3 e 12 meses, de *O. pulchella* sob condições distintas em uma floresta de restinga. \* Média difere do valor inicial. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ , teste de Tukey).

## II. *Terstroemia brasiliensis*

### 3.3.3. Sobrevivência

No campo, a sobrevivência de *T. brasiliensis* ao longo de tempo foi bem descrita pelo modelo de regressão linear, especialmente em CS (Figura 47). O fator sombreamento (luz) exerceu uma forte influência sobre essa variável, sendo que após um ano todos os indivíduos colocados em condição de sub-bosque morreram. Constatou-se um efeito significativo da umidade do solo no ambiente natural apenas no segundo mês de experimento, quando as clareiras secas apresentaram a maior percentagem de sobreviventes em relação aos demais ambientes. Após um ano, não se verificou diferença significativa entre as clareiras, mas em um dos pontos amostrado em “clareira úmida”, cujo lençol freático manteve-se aflorado por um longo período durante o experimento, todos os indivíduos morreram, sendo as análises de crescimento realizadas com as repetições restantes (n=4).

Os dados de sobrevivência das plântulas após um ano em clareiras secas e úmidas, foram correlacionados ( $p < 0,05$ , Pearson) a umidade do solo ( $r = 0,73$ ) e aos fatores edáficos: MO ( $r = 0,76$ ), Ca ( $r = 0,74$ ), SB ( $r = 0,83$ ). Dentre as variáveis biológicas, a sobrevivência correlacionou-se de maneira inversamente proporcional à altura inicial ( $r = -0,83$ ).

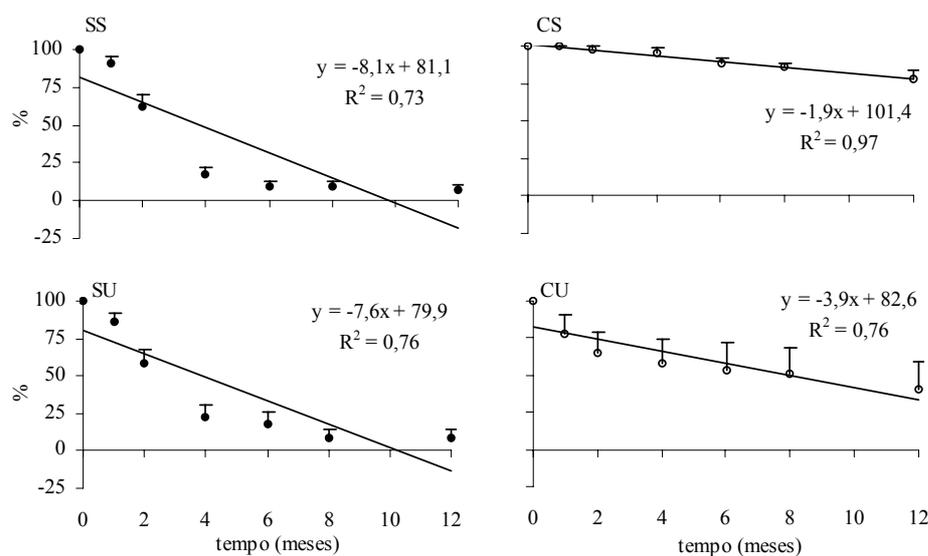


Figura 47 – Sobrevivência (média e erro-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis*, no decorrer de um ano, submetidas, em Julho/04, à distintas condições ambientais numa floresta de restinga.

Figura 47 (anexo): Resultados significativos da análise de variância (fatorial-anova) e de comparação de médias (Tukey), entre os tratamentos, da sobrevivência das plântulas de *T. brasiliensis* Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ).

	1M		2M		4M		6M		12M	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
luz	0,6	0,45	8,25	0,01	3,08	<0,001	20,9	<0,001	18,77	<0,001
solo	4,2	0,06	5,1	0,04	3,5	0,07	0,99	0,33	1,46	0,24
LXS	1,6	0,23	3,6	0,07	3,8	0,07	2,7	0,12	1,95	0,18

Figura 47 (anexo): Sobrevivência para o período de 8 meses  $H=12,1$ ;  $p=0,007$  (Kruskal Wallis)

Ambiente	1M	2M	4M	6M	8M	12M
SS	a	b	b	b	b	b
SU	a	b	b	b	b	b
CS	a	a	a	ab	a	a
CU	a	b	ab	ab	ab	ab

### 3.3.4. Crescimento

#### *Crescimento em Altura e Número de folhas*

A altura apresentou aumentos significativos em relação ao tempo zero a partir do 4º mês de experimento, enquanto que para o número de folhas tal fato ocorreu somente no oitavo mês (Figura 48). A TCR em altura foi maior em clareiras úmidas até o oitavo mês ( $F=5,6$ ;  $p = 0,048$ ; teste de Tukey), mas após 12 meses não houve diferença as clareiras, quanto a esse parâmetro. A TCR do número de folhas não diferiu entre os ambientes em nenhum período ( $p > 0,05$ ; teste de Tukey) (Figura 49). As taxas anuais (após 12 meses) de crescimento relativo da altura e do número de folhas foram menores quando comparadas às dos períodos de 4 e 6 meses, com exceção do parâmetro  $TCR_{alt}$  em ambiente de clareira seca, onde não houve diferenças significativas nas taxas apuradas ao longo do experimento.

A TCR em altura foi correlacionado ( $p < 0,05$ , Pearson) ao cálcio ( $r = 0,75$ ),  $TCR_{nf}$  ( $r = 0,67$ ) e  $TCR_{rz}$  ( $r = 0,81$ ).

#### *Massa de matéria seca*

Acréscimos significativos ( $p < 0,01$ ; teste de Tukey) em relação à média inicial foram observados nas massas de matéria seca total e dos órgãos, de plantas mantidas em clareiras secas e úmidas (Figura 50A). Nesse período, não se observou variações significativas na razão R:PA (Figura 50B). As taxas de crescimento relativo da massa

seca não diferiram entre si, comparando-se os ambientes CS e CU ( $p > 0,05$ , teste de Tukey) (Figura 51).

Com exceção de AFE, os demais parâmetros foliares (AF, RMF e RAF) também aumentaram significativamente no período de um ano ( $p < 0,01$ ; teste de Tukey) (Figura 52), não sendo encontradas diferenças significativas entre os ambientes (CS e CU), o mesmo ocorrendo para o parâmetro TAL (Figura 53).

O cálcio e a fertilidade (v) do solo foram correlacionados ( $p < 0,05$ , Pearson) a TAL ( $r = 0,67$ ;  $r = 0,7$ ) e a TCRz ( $r = 0,67$  e  $r = 0,71$ ). A TCR em matéria seca total foi relacionada a TCRalt ( $r = 0,62$ ), TCRnf ( $r = 0,71$ ), AF ( $r = 0,94$ ) e RMF ( $r = 0,84$ ) e com a TAL ( $r = 0,88$ ).

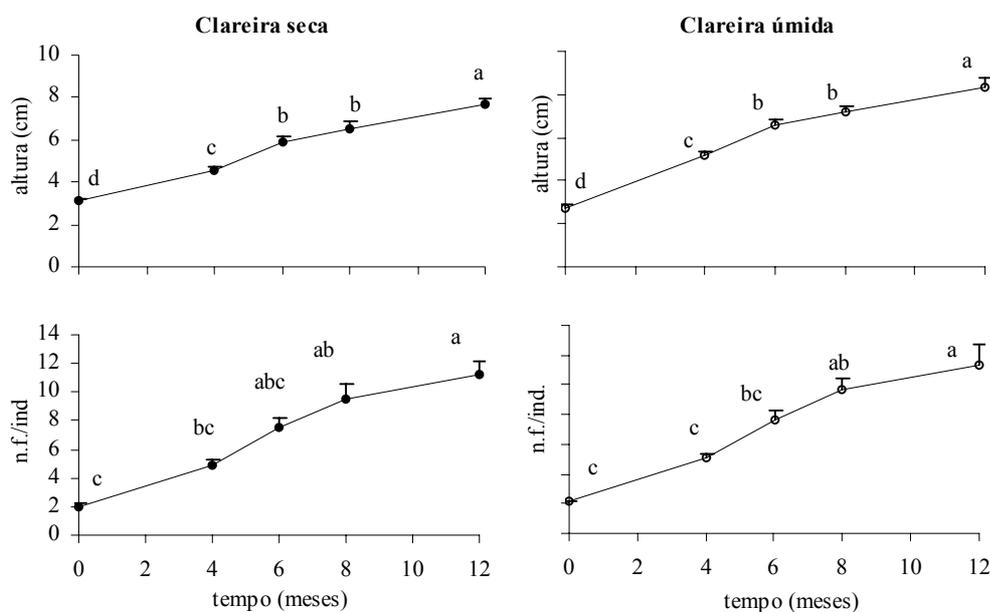


Figura 48– Altura e número de folhas (médias e erros-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis* submetidas, em Julho/04, à distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si (Tukey;  $p < 0,01$ ).

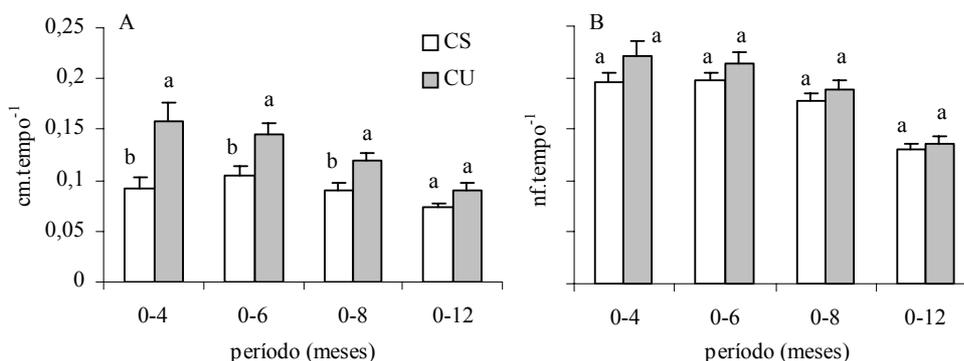


Figura 49- Taxa de Crescimento Relativo em altura (A) e número de folhas (B) (médias e erros-padrão) de *T. brasiliensis* durante o ano submetidas a distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si (Teste de Tukey,  $TCR_{alt} 4M$ :  $F= 5,6$ ,  $p=0,048$ ; demais períodos  $p> 0,05$ ).

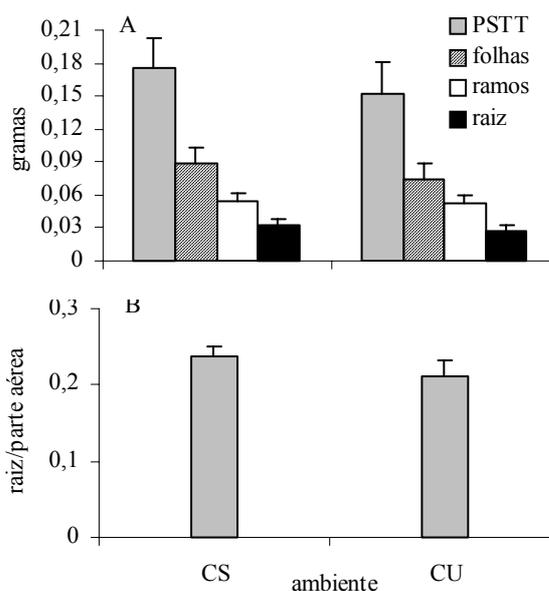


Figura 50 –Matéria seca dos órgãos (A) e da razão raiz/parte aérea (B) (médias e erros-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis*, após um ano, em distintas condições ambientais numa floresta de restinga. Médias iniciais: PSTT (incl.cotilédones)= $0,019 \pm 0,003$ ; folhas:  $0,0015 \pm 0,001$ ; ramos:  $0,006 \pm 0,0005$ ; raízes=  $0,003 \pm 0,0009$ ; R/PA=  $0,21 \pm 0,04$ .

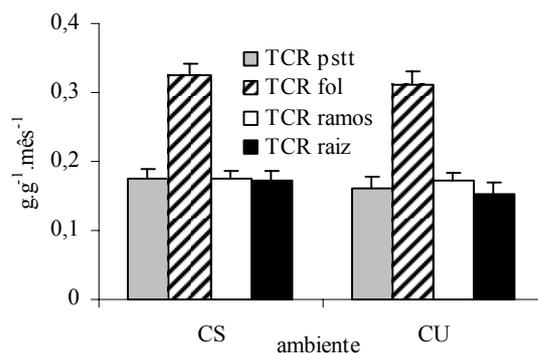


Figura 51 – Taxa de Crescimento Relativo anual da matéria seca total e dos órgãos (médias e erros-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis*, em clareiras secas e úmidas, numa floresta de restinga. ( $p > 0,05$ , teste de Tukey)

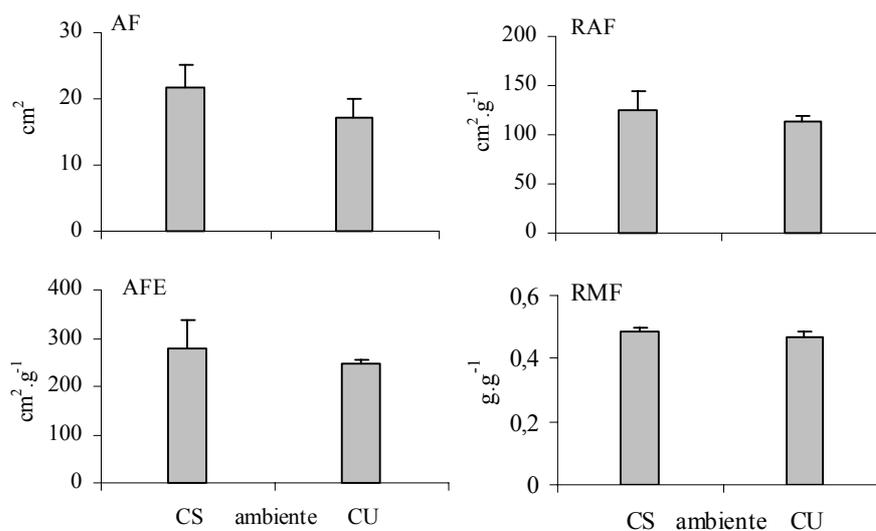


Figura 52 – Área Foliar (AF), Área foliar específica (AFE), Razão de Área Foliar (RAF) e Razão de Massa Foliar (RMF) (médias e erros-padrão), após um ano, das plântulas de *T. brasiliensis* em clareiras secas (CS) e úmidas (CU) numa floresta de restinga. Médias iniciais: AF =  $0,37 \pm 0,1$ ; AFE =  $225 \pm 21,5$ ; RAF =  $0,064 \pm 0,024$ ; RAF =  $13,1 \pm 4,6$ .

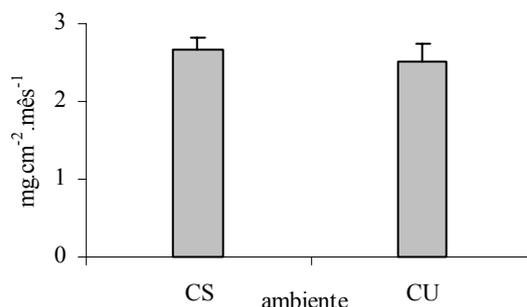


Figura 53 – Taxa de Assimilação Líquida de matéria seca total (média e erro-padrão), para o período de um ano, das plântulas de *T. brasiliensis* em clareiras secas e úmida numa floresta de restinga.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 Os ambientes estudados

A radiação estimada no sub-bosque está de acordo com os valores relatados, não ao nível do solo, para florestas ombrófilas (Figlioglia 2005; Gandolfi, 2004) e estacionais (Gandolfi 2000), sendo mais elevado do que o encontrado, ao nível das plântulas, para floresta estacionais (Santos 2003). A média da intensidade luminosa encontrada nas clareiras também foi, relativamente, alta quando comparada à registrada, na superfície do solo, em clareiras de 186 e 660m<sup>2</sup> em floresta estacional (Santos 2005). Todavia, estes ambientes mostraram-se bastante heterogêneo, atribuído ao tamanho – que, foi, em geral, pequenas neste estudo-, forma, orientação espacial, comunidade herbáceo-arbustiva (bambu, bromélias, fetos e arbustos) e tamanho das copas do entorno (Bazzaz & Picket 1980; Denslow 1980), sendo registrado, em algumas clareiras, valores de RFA próximos àqueles observados no sub-bosque.

Analisando-se os tratamentos no JE com os dados de luz no campo, podem-se fazer comparações, cautelosas, das condições de luz sob cobertura de sombrite com as clareiras, e da cobertura de SF com o sub-bosque seco, cuja irradiância foi um pouco maior do que a do sub-bosque úmido. Isto, possivelmente, ocorre devido à menor estratificação algumas vezes observada nestas unidades (SS) comparado ao SU, que deve permitir uma maior entrada de fachos luminosos (*sunflecks*).

Os tratamentos de sol e alagamento pleno no JE representam condições muito mais severas do que aquelas encontradas no campo, devido a maior intensidade e constância destes no JE, onde a umidade do ar também deve ser mais baixa.

#### 4.2 Sobrevivência

##### *Ocotea pulchella*

A sobrevivência das plantas de *O. pulchella* no JE foi alta e pouco influenciada pela luz e umidade do substrato, sendo que a primeira exerceu efeito significativo apenas nas plântulas, enquanto que o alagamento afetou apenas os juvenis sob radiação com menor V:VE. Souza & Válio (2001) também observaram pouca influência de diferentes tratamentos de sombreamento na sobrevivência de plântulas de espécies arbóreas de diversas classes sucessionais, embora estes tenham afetado o crescimento das mesmas.

Após um ano, ocorreu uma mortalidade acentuada das plântulas expostas a pleno sol no JE, onde a irradiância foi muito maior do que a encontrada nas clareiras estudadas. Além da possível fotoinibição, outros fatores, tais como flutuação térmica e baixa umidade relativa do ar, podem ter contribuído para este resultado.

As plantas de *O. pulchella* no JE tiveram sua sobrevivência relacionada ao crescimento, especialmente os juvenis, para os quais registrou-se uma maior mortalidade apenas nos indivíduos mantidos em condição de alagamento, tanto a pleno sol como sob failet, a partir do 3º mês, quando já se verificou um decréscimo na biomassa de raízes. Devido à condição de anaerobiose gerada sob esta condição, este órgão, geralmente, é o primeiro a sofrer o estresse imposto pelo alagamento (Armstrong *et al.* 1994), e o que pode acarretar uma deficiência nutricional generalizada (Kolowski & Pallardy 1984; Drew 1991; Pimenta 1998).

Os padrões de alocação de matéria são componentes importantes das respostas das plantas às condições ambientais (Fitter 1986; Balderrama & Chazdon 2005). Um maior aumento na biomassa dos ramos em relação às raízes, observada nos juvenis em condições de alagamento, pode ser um fator a contribuir para a sobrevivência da planta nessa condição, tendo em vista que as raízes possuem maior taxa de respiração e, conseqüentemente, maior consumo de carboidratos, o que pode levar a um balanço negativo de carbono. Todavia, apenas um acompanhamento mais prolongado poderia

afirmar se de fato, este resultado representa uma resposta adaptativa à situação de alagamento, ou apenas, uma decorrência deste.

A pequena influência dos fatores ambientais na sobrevivência das plântulas, considerando a ausência de diferenças significativas nos distintos ambientes da floresta, pode ser explicada pelo seu tipo morfo-funcional – criptocotiledonar-hipogeal-de-reserva (Garwood 1996) – onde a presença de cotilédones armazenadores e persistentes (em alguns casos, permanecendo nas plântulas por quase um ano) deve suprir, em grande parte, as necessidades de recursos durante esta fase. Segundo Marques & Oliveira (2005) o investimento em cotilédones armazenadores pode assegurar a sobrevivência das plântulas tolerantes à sombra até o surgimento de uma clareira.

A importância do crescimento das plântulas na sobrevivência, além das características intrínsecas - inferidas pelas correlações entre estes parâmetros, é descrita para outras espécies arbóreas (Swaine *et al.* 1987), e pode ser decorrente do aumento potencial em ganho de luz no ambiente altamente competitivo da floresta.

Já num estágio mais avançado, quando o sistema radicular se encontra bem desenvolvido, a planta deve apresentar um maior requerimento de recursos externos, o que pode ser depreendido das fortes correlações encontradas entre sobrevivência dos juvenis e características do solo da floresta, e pelos valores numéricos de sobreviventes mais elevados em CS e menores em SU. A maior disponibilidade de luz e nutrientes nas clareiras deve favorecer a produção de fotoassimilados, e assegurar a permanência da planta no ambiente, sendo que, ao contrário dos juvenis no JE, no campo, a sobrevivência destes não foi dependente do crescimento. No substrato muito pobre da restinga, provavelmente, as plantas devem investir mais recursos, preferencialmente, na sua manutenção do que em crescimento.

Esses resultados sugerem, de modo geral, uma alta capacidade da espécie em ocupar extensos gradientes de luz e umidade, considerando-se que ela ocorre naturalmente tanto em solos mais secos, como os de cerrado (Durigan *et al.* 2002) e florestas arenosas, até periodicamente inundados (Silva & Britez 2005). A espécie está presente em mais de 24% dos levantamentos florísticos realizados em matas ciliares do Brasil extra amazônico (Rodrigues & Naves 2001). Segundo Pinto *et al.* (2005) *O. pulchella* pode ser utilizada para recuperação de áreas em todo o gradiente de umidade encontrado ao longo de nascentes pontuais em Lavras-MG, sendo considerada

generalista para estes ambientes. Todavia, diferentemente do observado por Silva & Britez (2005) em florestas da planície, Pinto *et al.* (2005) amostraram maior densidade de *O. pulchella* no gradiente mais úmido, o que pode estar relacionado as diferentes características do solo e do clima entre as formações, além da antropização relatada para as áreas menos úmidas.

#### *Terstroemia brasiliensis*

Em *T. brasiliensis*, assim como relatado para outras árvores tropicais (Augspurger 1984; Steege *et al.* 1994; Turner 1990), a sobrevivência foi claramente favorecida pela luz, sendo que todos os indivíduos morreram no sub-bosque após um ano. A característica morfológica de sua plântula - tipo fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo (PEF), deve favorecer a sobrevivência das plântulas em clareiras, pois os cotilédones foliáceos podem promover um eficiente mecanismo fotossintetizante (Marques & Oliveira 2005) e, por serem espessos, contribuir para evitar o dessecamento (Maun 1994). Embora as plantas possam estar mais susceptíveis ao ataque de patógenos e herbívoros no sub-bosque da floresta (Augspurger 1984), a predação observada em muitos indivíduos (tanto nas folhas como nos cotilédones) não parece apresentar nível diferenciado (observação pessoal) entre os ambientes estudados.

A grande quantidade de serapilheira no sub-bosque úmido pode ter prejudicado o estabelecimento das plântulas devido ao soterramento das folhas, além de dificultar seu enraizamento, fato esse que pode ter afetado especialmente *T. brasiliensis*, que apresenta no início do desenvolvimento raízes mais superficiais que *O. pulchella*. Vários autores descrevem a influência da serapilheira no processo regenerativo, causada tanto pelo efeito mecânico exercido sobre a emergência das plântulas (Ahlgren & Ahlgren 1981; Sydes & Grime 1981; Hamrick 1987), como pela modificação das condições microambientais (Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990; Facelli e Pickett 1991).

*Ternstroemia brasiliensis* apresentou baixa tolerância às situações extremas de umidade do solo, especialmente à seca, embora as plântulas sob sombrite – únicas que sobreviveram nessa condição – tenham apresentado o melhor desenvolvimento. Deve ser considerado, nesse caso, que as respostas das plantas à condição de seca em condições semi-controladas pode não refletir seu comportamento em campo, já que na

Ilha do Cardoso, devido à influência do mar, o clima é mais moderado, com maior suprimento hídrico (precipitação, umidade do ar) do que o encontrado no JE.

A influência do conteúdo de água no solo sobre as plantas pode ser dar tanto pelo excesso (alagamento), que reduz a respiração e conseqüentemente eficiência das raízes (Kozlowski & Pallardy 1984), quanto pela deficiência (déficit), interrompendo o fluxo transpiratório (Kramer & Boyer 1995), sendo que ambos interferem na absorção de nutrientes. A nutrição inadequada associada a estes fatores pode ser acentuada em ambientes com baixa luminosidade, podendo tornar as plântulas mais susceptíveis a condições climáticas severas. Isso poderia explicar a maior mortalidade nos indivíduos sob estas situações nos primeiros meses do experimento (jul-out), onde se observaram baixas temperaturas, elevada amplitude térmica e reduzida pluviosidade (ver Introdução).

No campo, a maior mortalidade observada nas CU em comparação com as CS neste período – único onde a umidade do solo afetou negativamente a sobrevivência, – pode ser atribuída ao fato de que o lençol freático ainda se mantinha aflorado nos locais mais úmidos, sendo observado a mortalidade de todos os indivíduos em uma CU que permaneceu quase doze meses nessa condição. Com exceção dessa amostra, foi encontrada uma forte correlação, positiva, da sobrevivência das plântulas, com a umidade do solo, o que pode sugerir, aliado ao fato de que ao final de doze meses não se constatou diferenças entre as CS e CU, que *T. brasiliensis* apresente tolerância a períodos curtos de saturação hídrica do solo, desde que níveis adequados de luz sejam mantidos. Embora os experimentos de germinação também aponte esta tendência (Cap.1), maiores investigações devem ser realizadas para afirmações mais seguras.

Segundo Pimenta (1998), a tolerância de *Campomanesia xanthocarpa* a inundações temporárias deve-se a uma redução em seu metabolismo, reversível após o fim do alagamento, quando se restabelece a respiração aeróbica e a nutrição. Este comportamento pode ser benéfico para a ocupação dos micro-habitats da restinga, onde são freqüentes mudanças topográficas súbitas, que provocam um gradiente espaço-temporal, desde locais não alagáveis até inundados, em uma mesma área (Scarano *et al.*, 1997).

### 4.3 Crescimento

#### *Ocotea pulchella*

Os requerimentos para o crescimento de uma espécie podem variar com a ontogenia (Clark & Clark 1992), sendo escassos os trabalhos que investiguem os efeitos da luz no crescimento de plântulas de árvores tropicais (Augspurger 1984, Kwesiga & Grace 1986; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1995), principalmente, em relação à influência da idade e, da qualidade da luz, sendo abordado, na maioria, apenas a densidade de fluxo de fótons (Osunkoya & Ash 1991; Thompson *et al.* 1992, Gandolfi 2000).

O crescimento das plantas – plântulas e juvenis – de *O. pulchella* foi, em geral, muito pequeno, ou mesmo nulo; todavia, podem ser observadas algumas respostas aos diferentes tratamentos, e idade das plantas.

As plântulas de *O. pulchella* parecem requerer razão V:VE mais elevada para o crescimento do que os juvenis, sendo desfavorecidas no tratamentos de maior sombreamento – representado pela cobertura sombrite + failet (SF) – e de radiação direta, assim como observado em outras espécies tropicais tolerantes à sombra (Figliolia 2005, Moraes Neto 1998; Tonin 2005). Esse resultado pode estar relacionado ao sombreamento excessivo e a um bloqueio da fotossíntese causado pela alta luminosidade (Figliolia 2005), sendo que o valor de RFA a pleno sol no JE foi muito mais elevado do que o obtido em clareiras, embora outros fatores não avaliados, tais como a taxa de transpiração e a umidade do ar, também possam ter influenciado o desenvolvimento das plantas.

Já o crescimento dos juvenis tendeu a ser beneficiado sob radiação com menor V:VE, especialmente sob a condição de maior sombreamento (SF), assim como observado em plantas de nove meses de *Ocotea porosa* (Tonin 2005). Todavia, cabe ressaltar, que o valor de RFA estimado neste tratamento é comparável ao estimado no SS, estando no limite superior do citado para sub-bosque de outros ecossistemas florestais (Santos 2003; Gandolfi 2000, 2004), não se tratando, portanto, de uma condição muito restritiva de luz.

O maior crescimento das plantas de *O. pulchella* no primeiro trimestre do experimento no JE nos tratamentos de maior luminosidade (pleno sol, seguida de sombrite), pode ser decorrente do aproveitamento imediato de fotoassimilados,

coincidindo com a estação mais quente e úmida. Essa resposta também pode ser atribuída ao processo de aclimação, onde mudanças fisiológicas ou morfológicas aumentam a capacidade de ganho de carbono em um novo ambiente, tal como a formação de uma clareira, ou do incremento de nutrientes, por intermédio do substrato orgânico onde foram transplantadas.

Nesse período inicial de três meses, a radiação direta influenciou distintamente o comportamento das folhas, provocando sua abscisão nas plântulas e estimulando sua produção nos juvenis, embora isso não tenha se refletido na TCR de matéria seca em ambos os grupos de idade. Provavelmente, este fato decorre de um possível incremento de matéria seca nas folhas já existentes nas plântulas, e de uma renovação de folhas de menor tamanho do que as que estavam presentes nos juvenis.

Espécies tolerantes à sombra, como parece ser o caso de *O. pulchella*, contam com as folhas existentes para superar a fotoinibição e aumentar a taxa fotossintética para ganhar carbono, ou alternativamente, produzindo novas folhas. Estes processos podem demandar uma maior quantidade de nitrogênio foliar, seja através da realocação de nitrogênio na planta, seja por um aumento da absorção (Naidu & DeLucia 1997). Dentre cinco espécies mais importantes numa floresta de restinga na Ilha do Mel, *O. pulchella* foi a que apresentou maior translocação de nitrogênio (Pires 2001), o que pode sugerir a capacidade da espécie em estabelecer esta adaptação.

Neste período ainda (três meses), as plantas no tratamento SF apresentaram um estiolamento do caule, inferido pelo valor relativamente alto da TCR da altura quando comparado à TCR da matéria seca de ramos, que pode ter sido induzido pela baixa razão V/VE (Souza & Valio 2003). Na condição de pleno sol, ao contrário, o incremento de massa seca dos ramos foi alto em relação ao crescimento em altura, provavelmente em função do desenvolvimento de brotações laterais e do ressecamento apical do caule. A ramificação lateral pode representar uma alternativa de ocupação dos sítios onde a luz não é fator limitante, sendo inibida em ambientes sombreados (Souza & Valio 2003), onde o crescimento vertical é mais vantajoso para o indivíduo em busca de níveis mais elevados de luz (Walters *et al.* 1993).

Os resultados obtidos no campo foram consistentes com os do JE, sendo o crescimento, especialmente das plântulas, favorecido em clareiras. Os juvenis apresentaram respostas de crescimento muitas vezes semelhantes na CU e no SS, mas

foi menor em SU, o que pode estar relacionado, em parte, a radiação um pouco mais elevada no SS. Isto pode decorrer da menor estratificação e altura da floresta em alguns locais do SS, que devem permitir a maior entrada de *sunflecks*, que são vistos como elementos importantes para as plantas do sub-bosque da floresta (Chazdon 1988; Gandolfi 2000). A alta irregularidade do regime de luz nas florestas tropicais, especialmente na superfície do solo, atua em escalas muito pequenas, como, por exemplo, à nível de plântulas dentro de uma clareira ou no interior de um sub-bosque (Chazdon & Fetcher 1984), e pode exercer um forte efeito na assimilação de carbono (Pearcy *et al.* 1994; Nunez-Farfan & Dirzo 1988). Contudo, a inibição do crescimento em SU, também deve estar relacionada, em grande parte, as características do solo, discutido adiante.

Tal como a maioria dos estudos sobre a influência da inundação em plantas arbóreas, mesmo em espécies que habitam locais sujeitos a inundações periódicas ou pantanosas, foi observada uma inibição do crescimento de *O. pulchella* sob esta condição (Joly & Crawford 1982; Steegel 1994a,b; Marques *et al.* 1996; Pimenta 1998). Poucos são os trabalhos que registram o favorecimento (McKevlin *et al.* 1995; Kolb 1998) ou manutenção do padrão de crescimento das espécies (Joly 1994; Lobo & Joly 1995). Em espécies arbóreas tolerantes, várias respostas comuns ao alagamento tem sido observadas, tais como senescência e abscisão prematura das folhas, diminuição do metabolismo (e conseqüentemente da TCR) e redução do crescimento em altura (Kolowski 1984; Drew 1991; Joly 1991; Pimenta 1998). Com relação a essa última, a maior alocação de biomassa para os ramos nos tratamentos alagados no JE refere-se ao perfilhamento e o engrossamento do caule, geralmente acima da linha de água, com a formação de muitas lenticelas e raízes adventícias nos juvenis.

Todavia, como fator considerado isoladamente, a variação da umidade do solo encontrada na floresta (cerca de 20 a 84%) não afetou a maioria dos parâmetros de crescimento avaliados. Essa constatação é corroborada pelos dados no JE, onde as plantas mantidas em nível intermediário de água – mais próxima ao observado nos locais úmidos estudados – apresentaram comportamento similar ao do tratamento em capacidade de campo, onde as plantas tiveram melhor desenvolvimento. Aliado ao fato de que, embora o alagamento pleno tenha reduzido significativamente o crescimento das plantas de *O. pulchella* avaliado após 12 meses, não houve efeito marcante desse

tratamento no primeiro trimestre de experimento – especialmente nas plântulas –, pode ser sugerido que essa espécie seja resistente a inundações temporárias. O debilitado crescimento das plantas mantidas em ambiente permanentemente alagado deve reduzir seu potencial competitivo em relação a outras espécies melhores adaptadas ao alagamento, tal como sugerido para *Hymanea courbaril* - que ocorre mais freqüentemente em solos não alagados (Joly 1994), o que pode ajudar a explicar a baixa densidade de arvores de *O. pulchella* em locais com esta condição (Silva & Brites 2005).

Segundo alguns autores, os ambientes da floresta caracterizados por alta umidade do solo e/ou nutrientes minerais podem ter um forte efeito sobre o comportamento das plântulas em locais de alta luminosidade, como as clareiras, sendo pouco efetivos em ambientes com limitação de luz, como o sub-bosque, sugerindo-se que a tolerância a baixos níveis de luz pode ser aumentada em condições de alta umidade do solo (Denslow *et al.* 1998; Coomes & Grubb 2000). Na floresta, entretanto, a alta umidade do solo quando associada à baixa fertilidade e maior sombreamento, como encontrado no SU, acarretou um menor desenvolvimento das plantas de *O. pulchella*, provavelmente, relacionado, como já mencionado, aos níveis inadequados de luz, bem como de nutrientes requeridos pela espécie, inferido pelas correlações significativas deste fator com seu crescimento. No SU, embora não ocorra inundação permanente, a influência da alta saturação hídrica durante quase o ano todo é evidente na espessa camada de serapilheira, ocasionada pela baixa aeração do solo (Gomes 2005). A hipoxia modifica também o balanço de nutrientes minerais, ocasionando maior saturação por alumínio e baixo pH nesses ambientes, reduzindo a absorção e transporte de íons, o que pode acarretar uma deficiência mineral para a planta (Kozłowski *et al.* 1991).

A razão R:PA não diferiu estatisticamente entre os ambientes após um ano, sendo encontrado valores próximo a 1 que, segundo Figliolia (2005), pode denotar crescimento simultâneo e proporcional dos órgãos, e um equilíbrio entre o sistema aéreo e radicular. Entretanto, conclusões baseadas nesse índice devem ser realizadas com cautela, pois podem mascarar alguns resultados. Em plântulas expostas ao sol em alagamento pleno e no SU da floresta, por exemplo, a elevada razão R:PA pode ser

atribuída antes à queda de folhas na maioria dos indivíduos, do que ao crescimento de raízes novas.

No campo, os valores desse índice (R:PA) foram próximos aos calculados para as plantas mantidas no JE em condição de alagamento, onde o crescimento foi bastante reduzido. Estudos prolongados poderiam responder se este resultado obtido na floresta constitui uma adaptação ao ambiente, ou se trata de um reflexo do estresse provocado pelo transplante da muda.

Dentre as características morfológicas relacionadas às folhas, a AF total foi a que apresentou maior plasticidade, relacionada principalmente aos fatores: a) *umidade do solo*, onde se observou um decréscimo da área foliar em plantas mantidas no JE em alagamento pleno; e b) *luz no campo*, onde os valores mais elevados foram obtidos nas plantas das clareiras e do sub-bosque seco, para os juvenis.

O menor incremento em AF em plantas submetidas à inundação pode ser devido à inibição da formação e expansão das folhas, bem como ao estímulo à abscisão provocada por este fator (Kozlowski 1984; Bianchini 1998; Nash & Graves 1993). Já a redução da área foliar no SU pode ser resultado do efeito negativo do maior sombreamento aliado a alta umidade do solo. O aumento da área foliar com a redução da luz, constatado em outros estudos (Figlioglia 2005; Scalón *et al.* 2001), pode ser um modo da planta de aumentar sua eficiência na captação da luz, garantindo uma taxa de fotossíntese que não comprometa a produção de matéria seca (Gordon 1969).

Entretanto, a inibição do desenvolvimento das folhas por radiação com baixas razões V:VE (Souza & Válio 2003; Popma & Bongers 1988, 1991), não foi observada nos juvenis no JE, onde se observou uma tendência ao contrário. Este resultado pode sugerir a influência da condição da planta como um todo na área foliar, inferido pela forte correlação encontrada com os demais parâmetros de crescimento.

Os parâmetros AFE, RAF e RMF, com exceção do ambiente sub-bosque úmido (SU) – onde os valores decresceram em relação ao tempo zero –, não variaram entre os ambientes, mas sim entre os grupos de idade, sendo maiores nas plântulas do que nos juvenis.

A redução da AFE, decorrente de um espessamento do mesófilo e da maior quantidade de carboidratos não estruturais presentes (Lambers & Poorter 1992), deve contribuir para a minimização da interceptação da radiação e aumento da resistência à

difusão de CO<sub>2</sub> (Fitter & Hay 1983). No JE, o pequeno valor de AFE pode ser observado especialmente para os juvenis expostos a pleno sol em capacidade de campo, decorrente, provavelmente, da renovação de folhas de pequeno tamanho, o que pode ter contribuído para a taxa de assimilação líquida relativamente alta estimada para estes indivíduos, e representar, desta forma, uma adaptação a ambientes com alta irradiância.

No campo, os valores mais elevados da RAF e da RMF – respectivamente, a dimensão relativa do aparelho fotossintético da planta e a fração da biomassa alocada para as folhas (Corre 1983) - nas plântulas em comparação com os juvenis, devem estar associados aos maiores índices de TCRm e TAL destas, inferido pelas fortes correlações entre estas variáveis. Ao contrário, no JE, a TAL dos juvenis foi maior quando comparadas às plântulas, relacionado a maior área foliar apresentado pelos primeiros.

Estes resultados podem estar refletindo, além de um maior estresse (por exemplo, a baixa umidade superficial do solo e altas temperaturas) sofrido pelas plantas no momento do transplante, a inibição do desenvolvimento dos juvenis, nos quais não foram observados acréscimos significativos em matéria seca, pelo solo oligotrófico da floresta.

A influência do substrato também pode ser atribuída ao menor crescimento da plantas, de ambas as idades, na floresta do que no JE, e foi sugerida por Carrasco (2003), que encontrou maior crescimento em altura de *O. pulchella* em solo com adição de turfa, em comparação com solo arenoso, e por Figliolia (2005), que estimou maior desenvolvimento em viveiro de indivíduos de *Platymiscium floribundus* – uma árvore da floresta atlântica – em comparação com plantas mantidas no campo.

Assim como para esta espécie, Souza & Valio (2003), estudando espécies de diferentes categorias ecológicas, também estimaram taxas de assimilação líquida negativas, sob sombreamento natural, para as secundárias tardias. Embora algumas espécies podem sobreviver por algum tempo mesmo com ganho de carbono líquido negativo (Sipe & Bazzaz 1985), o sucesso do indivíduo depende de sua capacidade de tolerar estas condições até que mais recursos estejam disponíveis, como quando ocorre a abertura de clareiras e o ganho de carbono líquido é restaurado (Bazzaz 1979). De fato, após um ano de acompanhamento, observou-se a recuperação da massa de matéria seca de plantas mantidas em clareiras, exceto para as raízes nos juvenis, que podem ter sofrido perdas durante o transplante e no momento da sua retirada do solo.

As  $TCR_{alt}$  e  $TCR_m$  estimadas no campo, especialmente nos ambientes mais sombreados e úmidos da floresta, estão entre as mais baixas descritas na literatura para espécies tolerantes à sombra (Popma & Bongers 1988; Clark & Clark 1992; De Stevens 1994; Pimenta 1998; Souza & Valio 2003), sendo esses resultados próximos aos obtidos por Steege (1994b) para árvore climácica crescendo em solo arenoso. Esse autor também observou melhor desenvolvimento das plântulas em pequenas clareiras em solo arenoso, em comparação com plantas em solo laterítico pouco drenado, sugerindo uma maior influência das condições edáficas sobre as características da planta.

Outra especulação que pode ser feita é a influência da periodicidade da radiação na floresta, sendo observado na presente, uma redução durante o inverno, enquanto em florestas estacionais, a maior queda de folhas durante esta estação, pode promover, algumas vezes, um aumento na intensidade luminosa que atinge o solo da floresta (Santos 2005). Provavelmente, neste período na floresta de restinga ocorra uma forte inibição do crescimento, pois alia menor quantidade de luz, umidade do solo e nutrientes disponíveis, que pode ter resultado na reduzida taxa de crescimento anual.

O comportamento exibido pelas plântulas e juvenis de *O. pulchella* frente às condições de luz permite à planta permanecer por algum tempo no sub-bosque, inclusive em locais sujeitos a inundações periódicas, formando um banco de plântulas (capítulo 3) que crescem lentamente, beneficiando-se de aumentos, mesmo que transientes, na intensidade luminosa.

#### *Terstroemia brasiliensis*

A discussão que segue sobre o crescimento de *T. brasiliensis* refere-se apenas aos tratamentos onde os indivíduos sobreviveram até o final do experimento (um ano).

Os atributos morfo-fisiológicos (altura, número de folhas, peso seco, TCR e AF) de *T. brasiliensis* no JE foram influenciados basicamente pela umidade do solo. Isso pode ser inferido a partir dos resultados obtidos sob a cobertura de sombrite, sendo os maiores valores encontrados em situação de seca. Embora o regime de luz tenha exercido pouco efeito no crescimento anual, com base na ausência de diferenças significativas entre as plântulas sob diferentes coberturas (Sb, F e SF) em capacidade de campo, observou-se, especialmente no início do experimento, o estiolamento das plântulas nos tratamentos com cobertura de F e SF, provavelmente estimulado pela

redução da razão V:Ve (Souza & Válio 2003). O aumento da AFE e da RAF observado nas plantas mantidas sob cobertura de SF pode ser considerado uma adaptação de espécies pioneiras a baixos níveis de luz (Fetcher *et al.* 1983; Popma & Bongers 1991; Osunkoya *et al.* 1994; Souza & Válio 2003; Aleric & Kirkman 2005). Entretanto, outras adaptações incluem também uma redução da razão R:PA e aumento da RMF, as quais não ocorreram neste estudo, sugerindo uma baixa capacidade desta espécie em sobreviver em ambientes sombreados.

De fato, observou-se aqui que todos os indivíduos mantidos em sub-bosque estavam mortos ao final do período experimental, sendo que a maior resistência ao sombreamento observada no JE pode estar relacionada ao substrato mais fértil utilizado. As respostas de crescimento entre as plântulas de clareiras secas e úmidas foram similares, exceto para o crescimento em altura, que foi menor nas clareiras secas até os nove meses de experimento.

A tolerância ao alagamento foi observada apenas nos tratamentos que permitiram maiores irradiâncias (sol e sombrite), sendo que até o sexto mês de experimento os tratamentos não diferiram entre si. Após esse período (maio-agosto), que coincide com os meses de menor temperatura e precipitação, observa-se uma redução no desenvolvimento das plântulas, especialmente naquelas sob SbA, o que pode sugerir uma maior susceptibilidade às condições desfavoráveis, refletida na queda de folhas e reduzida biomassa de raízes.

A forte correlação da  $TCR_{mt}$  com a TAL (no campo) e com as  $TCR_m$  dos órgãos individualmente, bem como as características foliares (AFE, RMF e AF), indicam que tanto componentes fisiológicos quanto morfológicos são importantes para explicar as variações encontradas no desenvolvimento das plantas.

A alocação de biomassa foi preferencialmente para as folhas, denotado pelos maiores valores de TCR deste órgão e elevada RMF, o que pode representar uma boa estratégia para aumentar a eficiência na utilização da luz, comum em espécies que crescem sob altos níveis de radiação (Steege 1994).

O maior incremento em matéria seca nas folhas das plântulas no JE, inferido pelos valores mais elevados da  $TCR_f$  e menores AFE do que as obtidas no campo, provavelmente, deve-se a maior fertilidade do substrato, considerando que a absorção de nutrientes depende, em grande parte, de sua disponibilidade (Vitousek 1984).

Em ambientes pobres em nutrientes o sucesso de espécies perenes é determinado em grande parte pelo balanço entre a retirada e perda de nutrientes limitantes ao crescimento (Aerts & Berendse 1989), esperando-se que estas possuam uma eficiente utilização destes, por intermédio de uma longa retenção das folhas e maior capacidade de translocação de nutriente. Estas adaptações ao substrato oligotrófico pode ser sugerida para *T. brasiliensis*, visto não apresentar deciduidade foliar marcante (Cap. 4) e translocação de alguns nutrientes, inferido pelos teores registrados em folhas da serapilheira e verdes (Pires 2001).

O alto acúmulo de alumínio (cerca de 1000 µg/g) observado nas folhas desta espécie (Britez 1994) denota outra característica importante para a ocupação destes ecossistemas, especialmente na floresta de restinga estudada, onde esse elemento foi encontrado em níveis muito elevados (Gomes 2005).

As pequenas diferenças observadas na taxa de crescimento relativo em altura no JE e no campo podem sugerir que o baixo investimento em altura é uma característica intrínseca da espécie.

#### 4.4 Comparação entre as espécies

Os resultados de sobrevivência obtidos para as duas espécies estudadas estão de acordo com a morfologia específica das plântulas. *O. pulchella* apresenta cotilédones armazenadores que podem propiciar recursos para o indivíduo durante um longo período e reduzir a dependência da fotossíntese para a sua sobrevivência durante essa fase. Esse fato, aliado a alta tolerância da planta ao alagamento, pode ter possibilitado a sobrevivência dessa espécie em distintos micro-ambientes da floresta.

Os cotilédones foliáceos de *T. brasiliensis* devem permitir um auto-trofismo precoce, implicando, por outro lado, numa maior dependência de irradiâncias mais elevadas (maior exigência de luz), considerando que neste experimento as plântulas sobreviveram apenas nas clareiras. A maior exposição dos cotilédones de *T. brasiliensis* pode tornar esta espécie mais susceptível a predação, sendo tal fato observado algumas vezes, o que pode ter contribuído para sua maior mortalidade no campo. Entretanto, apenas acompanhamentos com intervalos de tempo mais curtos poderiam comprovar essa hipótese.

As TCR da matéria seca – parâmetro muito utilizado para definição de categoria ecológica de sucessão (Poorter 1999; Osunkoya *et al.* 1994) – de ambas as espécies foram muito baixas, estando no limite inferior em relação às obtidas em espécies secundárias tardias (Souza & Valio 2003; Steegel 1994), o que pode representar uma adaptação à condição oligotrófica do solo da restinga. Em ambientes com baixos recursos minerais, uma longa duração da folha e uma eficiente translocação de nutrientes, tal como observado por Pires (2001) para estas espécies, podem ser adequados para a conservação de nutrientes (Ralhan & Singh 1987), pois permitem reduzir a demanda e aumentar a eficiência na sua utilização (Vitousek 1984; Reich *et al.* 1998).

Os menores valores dos parâmetros AFE, RAF, TCR<sub>m</sub>, TCR<sub>alt</sub> e TAL bem como maior razão R:PA, estimados para *O. pulchella* sugerem que esta seja mais tolerante à sombra do que *T. brasiliensis*, podendo aproximá-las, respectivamente, de espécies secundárias tardias – que contam mais com sua capacidade de sobreviver por longos períodos no sub-bosque da floresta do que com a capacidade de maximizar o crescimento (Grime 1977) – e de secundárias iniciais (Popma & Bongers 1988; Osunkoya *et al.* 1994; Poorter 1999). No presente trabalho, por outro lado, as plântulas de ambas as espécies apresentaram melhor desempenho, no campo, nos ambientes mais iluminados, o que concorda com autores que citam que a maioria das espécies depende de clareiras ou se beneficiam dela, independente de sua categoria ecológica (Denslow 1980; Chandrashekara & Ramakrishnam 1993).

Espécies consideradas tolerantes ao alagamento e indicadas para o uso em áreas de solo saturado, apresentaram um índice de mortalidade de aproximadamente 33% após 118 dias, submetidas a essa condição (Nash & Graves 1993). Deste modo, conforme sugerido pelos resultados do JE, as espécies estudadas, especialmente as plantas mais jovens de *O. pulchella*, que com exceção do tratamento sob radiação direta em alagamento pleno, se obervou uma sobrevivência de 100% do indivíduos após um ano, podem ser consideradas tolerantes ao alagamento e recomendadas para o reflorestamento de áreas degradadas de restinga. Entretanto, a resistência observada pode ter sido favorecida pela alta fertilidade do substrato. Numa avaliação após 175 do plantio de mudas de *O. pulchella* e *T. brasiliensis* para re-vegetação de trecho deste ecossistema na Ilha Comprida-SP, Carrasco (2003) observou que a adição de turfa (e,

portanto, nutrientes) nas covas aumentou a resistência das plantas ao alagamento, possivelmente pela redução do estresse fisiológico. Estimou-se 10% de mortalidade nessa condição, para ambas espécies, e 25 e 30% para as plantas de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, respectivamente, implantadas diretamente no solo arenoso (Carrasco 2003).

Os dados de distribuição de adultos destas espécies, conforme registrado na literatura (Carrasco 2003; Salimon & Negrelle 2001; Silva & Brites 2005; Sugyama 1998), são consistentes com os resultados obtidos no presente estudo, sendo que ambas são encontradas em locais que variam em relação aos níveis de inundações (desde não inundável até periodicamente alagadas). Todavia, são encontradas, em geral, com maior valor de importância nas formações com menores saturações hídricas do solo, especialmente *T. brasiliensis* que é freqüente também em florestas secundárias da planície.

Os requerimentos de luz, especialmente de *T. brasiliensis*, e as reduzidas TCR apresentadas por essas espécies podem explicar suas ausências nas florestas de encosta adjacentes, considerando-se os menores valores de RFA e as maiores TCR encontrada nas espécies secundárias destes ambientes, sendo, provavelmente, pouco competitivas nestas formações.

## **5. Considerações finais**

Os estudos realizados em condições semi-controladas e ambiente natural foram adequados para o entendimento da atuação dos fatores água e luz, e na identificação de interações entre estes, sendo possível arriscar-se algumas comparações entre os ambientes naturais e simulados.

A TCR de matéria seca mostrou-se mais eficiente para a avaliação do desenvolvimento do que a TCR em altura nas plantas mais velhas (juvenis), visto a freqüente quebra e ressecamento apical desses.

Experimentos curtos (com menos de 3 meses) podem subestimar respostas de crescimento, considerando-se as diferenças de crescimento encontradas entre os diferentes períodos, o que pode ser resultado tanto da sazonalidade climática quanto das respostas intrínsecas das espécies (estiolamento, inibição, tolerância por determinado períodos, padrão de crescimento).

Extrapolações de resultados quanto aos requerimentos de sobrevivência e crescimento das espécies devem ser feitas com cautela, sendo que estes podem se modificar com a idade da planta.

As medidas de luz são importantes para comparações e conclusões entre os estudos de ecofisiologia vegetal, visto que variações no PFD entre as diversas fisionomias de florestas brasileiras podem imprimir diferenças quanto ao comportamento das espécies.

## 6. Literatura citada

- Aerts, R. & Berendse, F. 1989. Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and a deciduous species in a heathland ecosystem. Oxford. **Journal of Ecology** 77(2): 343-56.
- Ahlgren, C.E. & Ahlgren, I. F. 1981. Some effects of different forest litters on seed germination and growth. **Canadian Journal of Forest Research**. 11: 710 –14.
- Aleric, K. M. & Kirkman, K. 2005. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments. **American Journal of Botany** 92: 682-689.
- Augspurger, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. **Journal of Ecology** 72: 777-795.
- Armstrong, W.; Brändle, R. & Jackson, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. **Acta Botanica Neerlandica** 43: 307-358.
- Balderrama, S. I. V. & Chazdon, R. L. 2005. Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rica second-growth rain forests. **Journal of Tropical Ecology** 21: 383-395.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 10: 351-371.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 11:287 – 310.
- Bianchini, E.; 1998. Ecologia de população de *Cryosophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina/PR. **Tese**

- (Doutorado); Universidade Estadual de Campinas; Instituto de Biociências; Campinas/SP.
- Britez, R.M. 1994. Ciclagem de nutrientes em duas florestas da planície litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação** (Mestrado em Ciências do Solo). Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 240p.
- Carrasco, P. G. 2003. Produção de mudas de espécies florestais de restinga, com base em estudos florísticos e fitossociológicos, visando a recuperação de áreas degradadas, em Ilha Comprida/SP. **Tese** (Doutorado). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their sua importance to forest understorey plants. **Adv. Ecol. Res.**18:1-63.
- Chazdon, R. L. & Fetcher, N. 1984. Light environments of tropical forest. In: Medina, E., Mooney, H. A. & Vásquez-Yanes, C. **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp.27-36.
- Chandrashekara, U.M. & Ramakrishnan, P.S. 1993. Gap-phase regeneration of tree species of differing successional status in a humid tropical forest of Kerala , India. **J. Biosci.** 18: 279 – 290.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their sua importance to forest understorey plants. **Adv. Ecol. Res.**18:1-63.
- Clark, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist Forest. In: Bawa, K.S. & Hadley, M. (eds). **Reproductive ecology of tropical forests plants**. UNESCO/ The Parthenon Publ., Paris. 291-315p.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1987. Análises de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. **Revista de Biología Tropical** 35 (supl.1): 41 - 54.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs** 62: 315-344.
- Coomes, D. A. & Grubb, P. J. 2000. Impacts of root competition in forests and woodland: a theoricla framework and review of experiments. **Ecological Monographs** 70: 171-207.
- Corré, W.J. 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. I. The influence of light intensity. **Acta Bot. Neerl.** 32: 49-62.

- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica** **12**: 47-55.
- Denslow, J. S. ; Ellison, A. M. & Sandford. 1998. Tree-fall gap size effects on above – and below –ground process in a tropical wet forest. **Journal of Ecology** **86**: 597-609.
- De Stevens, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. **Journal of Tropical Ecology** **10**: 369 – 383.
- Drew, M.C. 1991. Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. In: Jackson, M.B. & Lambers, D.D. (eds). **Plant life under deprivation**. SPB Academic Publishing. pp 301-316.
- Durigan, G. Nishikawa, D. L. L. Rocha, E. Silveira, E. R. Pulitano, F. M. Regalado, L. B. Carvalhaes, M. A. Paranaguá, P. A. & Ramilu, V. E. L. 2002. Caracterização de dois estratos da vegetação em uma área de cerrado no município de Brotas, SP-Brasil. **Acta Botanica Brasílica** **16(3)**: 251-262.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. **The Botanical Review** **57**: 1-32.
- Fetcher, N. Strain, B.R. & Oberbrauer, S. F. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. **Oecologia** **58**: 314-319.
- Figliolia, M. B. 2005. Ecologia da germinação e desenvolvimento de mudas de *Platymiscium floribundum* Vog. (sacambu) – Fabaceae em viveiro e sob dossel no Parque Estadual da Cantareira, São Paulo/SP. **Tese (Doutorado)**. Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Fitter, A. H. & Hay, R.K.M. 1983. **Environmental physiology of plants**. Academic Press. London. 355p.
- Gandolfi, S. 2000. Historia natural de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). **Tese (Doutorado)**. Universidade Estadual de Campinas.
- Gandolfi, S. 2004. Caracterização do regime de luz nas Parcelas Permanentes. In: Rodrigues, R.R. **Relatório Científico III do Projeto “Diversidade, dinâmica e**

- conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes**". Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", USP, Piracicaba-SP.
- Garwood, N.C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine, M.D. (ed.). **The ecology of tropical forest tree seedlings**. UNESCO/Parthenon Publishing. Paris. Pp. 59-129.
- Gomes, F.H. 2005. Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP. **Tese** (Doutorado em Agronomia). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Esalq/USP. Piracicaba-SP. 107p.
- Gordon, J.C. 1969. Effect of shade on photosynthesis and dry weight distribution in yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) seedlings. **Ecology** **50**(5): 924-926.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist** **982** (3): 1169–1194.
- Hamrick, J.L. 1987. Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations. In: Urbanska, K. M. (ed.). **Differentiation Patterns in Higher Plants**. Academic Press, New York. Pp. 63-67.
- Hunt, R. 1982. **Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis**. Edward Arnold, London. 248p.
- Joly, C.A. 1991. Flooding tolerance in tropical trees. In: **Plant life under oxygen stress**. Jackson, D.D. & Lambers (eds). SPB Academic Publishing, Hague, 23-34.
- Joly, C.A. 1994. Flooding tolerance: a reinterpretation of Crawford's metabolic theory. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh** **102**: 343 – 254.
- Joly, C. A. & Crawford, R. M. M. 1982. Variation in tolerance and metabolic responses to flooding in some tropical trees. **Journal of Experimental Botany** **33**: 799-809.
- 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.
- Kolb, R.M. 1998. Respostas metabólicas e morfo-anatômicas de sementes e plantas de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC (Bignoniaceae) a hipoxia. **Dissertação** (Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP.

- Kolowski, T. T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In: Kolowski, T.T. (ed) **Flooding and plant growth**. Academic Press, London. pp:129-163.
- Kolowski, T.T. & Pallardy, S.G. 1984. Effects of flooding on water, carbohydrates, and mineral relations. In: Kolowski, T. T. (ed.). **Flooding and plant growth**. Academic Press, London, pp.165 -193.
- Kolowski, T.T.; Kramer, P.J. & Pallardy, S.G. 1991. **The physiological ecology of woods plants**. Academic Press. New York. 657p.
- Kwesiga, F. R. & Grace, J. 1986. The role of the red/far-red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade. **Ann. Bot.** **57**: 283-290.
- Lambers, H. & Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. **Advances in Ecological Research** **23**: 187-261.
- Lower, S. S. & Orians, C. M. 2003. Soil nutrients and water availability interact to influence willow growth and chemistry but not leaf beetle performance. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **107**: 69-79.
- Lobo, P. C. & Joly, C. A. 1995. Mecanismos de tolerância a inundaç o de plantas de *Talauma ovata* St. Hill. (Magnoliaceae), uma esp cie t pica de matas de brejo. **Revista Brasileira de Bot nica** **18**:177-183.
- Marques, M. C. M. & Oliveira, P. E. A. M. 2005. Caracter sticas reprodutivas das esp cies vegetais da plan cie costeira. In: Marques, M. C. M. & Britez, R. M. (Org.). **Hist ria Natural e Conserva o da Ilha do Mel**. Editora: UFPR, Curitiba. Pp. 169-188.
- Marques, M.C.M.; Pimenta, J.A. & Colli, S. 1996. Aspectos do metabolismo e da morfologia de *Cedrella fissilis* (Vell.) e *Anadenathera colubrina* (Vell.) Bren. submetidas a diferentes regimes h dricos. **Arquivos de Biologia e Tecnologia** **39**: 385–392.
- Maun, M. A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedling on coastal dune systems. **Vegetatio** **111**(1): 59-70.
- McKelvlin, M.R.; Hook, D.D. & McKee, W.H.JR. 1995. Growth and nutrient use efficiency of water tupelo seedlings in flooded and well-drained soil. **Tree Physiol** **15**: 753-758.

- Moraes Neto, S. P. 1998. Produção de mudas florestais de algumas espécies que ocorrem na Mata Atlântica sob diferentes níveis de luminosidade e substratos de cultivo. **Tese** (Doutorado em Ciências Biológicas, Área de Biologia Vegetal). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro-SP. 137p.
- Naidu, S. L. & DeLucia, E. H. 1997. Growth, allocation and water relations of shade-grown *Quercus rubra* L. saplings exposed to a late-season canopy gap. **Annals of Botany** **80**: 335-344.
- Nash, L.J. & Graves, W.R. 1993. Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa of trees native to bottomland habitats. **J. Amer. Soc. Hort. Sci.** **118**: 845 – 850.
- Nunez-Farfan, J; Dirzo, R 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. **Oikos** **51**(3): 274-284.
- Osunkoya, O. O. & Ash, J.E. 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. **Aust. J. Bot.** **39**: 591 – 605.
- Pearcy, R.W.; Chazdon, R. L. ; Gross, L. J. & Mott, K.A. 1994. Photosynthetic utilization of sunflecks: A temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. In: Caldwell, M. M. & Pearcy, R.W. (ed.). **Exploitation of environmental heterogeneity by plants**: Ecophysiological processes above e belowground. Academic Press, California, USA . aa. 145-174.d
- Pimenta, J.A. 1998. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina/PR. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biociências. Campinas/SP.
- Pinto, L. V. A. Davide, A. C. Botelho, S. A. Oliveira-Filho, A. T. & Machado, E. L. M. 2005. Distribuição das espécies arbóreo-arbustivas ao longo do gradiente de umidade do solo de nascentes pontuais da bacia hidrográfica do ribeirão Santa Cruz, Lavras/MG. **Cerne. Lavras** **11 (3)**: 294-305.
- Pires, L. A. 2001. Aspectos da Ciclagem de Nutrientes em uma formação de restinga na Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação** (Mestrado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro-SP.

- Pompa, J. & Bongers, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedling of rain forest species. **Oecologia** **75**: 625 – 632.
- Pompa, J. & Bongers, F. 1991. Acclimation of seedling of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. **Journal of Tropical Ecology** **7**: 85-97.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 13 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology** **13**:396 -410.
- Ramakrishnan, P.S. Shukla, R. P. & Boojh, R. 1982. Growth strategies of trees and their application to forest management. **Curr. Sci.** **51**: 448-455.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B.; Vandrklein, D.W. & Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. **Functional Ecology** **12**: 327-338.
- Pinto, L. V. A. Davide, A. C. Botelho, S. A. Oliveira-Filho, A. T. & Machado, E. L. M. 2005. Distribuição das espécies arbóreo-arbustivas ao longo do gradiente de umidade do solo de nascentes pontuais da bacia hidrográfica do ribeirão Santa Cruz, Lavras/MG. **Cerne. Lavras** **11 (3)**: 294-305.
- Ralhan, P. K. & Singh, S. P. 1987. Dynamics of Nutrients and Leaf Mass in Central Himalayan Forest Trees and Shrubs. **Ecology** **68 (6)**: 1974-1983
- Rodrigues, R. R. Nave, A. G. 2001. Heterogeneidade florística das matas ciliares. In: Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. **Matas ciliares: conservação e recuperação**. 2ª. Ed. São Paulo. Fapesp. pp: 45-71
- Salimon, C.I. & Negrelle, R.B. 2001. Natural regeneration in a Quarternary Coastal Plain in the Southern Brazilian Atlantic Rain Forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **44 (2)**: 155-163.
- Santos, D. L. 2003. Aspectos fisiológicos de cedro rosa (*Cedrella fissilis* VELOZZO) – Meliaceae. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro, SP.
- Santos, L. S. Dinâmica de clareiras: comportamento de espécies pioneiras e fatores que afetam sua colonização. 2005. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 142p.

- Scalon, S.P.Q. Scalon Filho, H. Rigoni, M.R. & Veraldo, F. 2001. Germinação e crescimento de mudas de Pitangueira (*Eugenia uniflora* L.) sob condições de sombreamento. **Revista Brasileira Fruticultura** **23** (3): 652 – 655.
- Scarano, F.R. Ribeiro, K.T. Moraes, L.F.D. & Lima, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. 1997. **Journal of Tropical Ecology** **14**: 793-803.
- Silva, S. M. & Britez, R.M. 2005. A vegetação da planície costeira. In: Marques, M. C. M. e Britez, R. M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: Editora UFPR.
- Sipe, T. W. & Bazzaz, F. A. Shoot damage effects on regeneration of maples (*Acer*) across an understorey-gap microenvironmental gradient. **Journal of Ecology** **89** (5): 761
- Souza, R. P. & Válio, I. F. M. 2003. Seedling growth of brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica** **26** (1): 35-47.
- Steege, H. T. 1994a. Flooding and drought tolerance in seeds and seedling of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. **Oecologia** **100**: 356 – 367.
- Steege, H. T. 1994b. Seedling growth of *Mora gonggrijpii*, a large seeded climax species, under different soil and light conditions. **Vegetatio** **112**: 161 – 170.
- Sugiyama, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica** **11**: 119-159.
- Swaine, M. D.; Hall, J. B. & Alexander, I. J. 1987. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968 – 1982). **Journal of Tropical Ecology** **3**: 331-345.
- Sydes, C. & Grime, J. P. 1981. Effect of tree leaf litter on herbaceous vegetation in the deciduous woodland. I. Field investigations. **Journal of Ecology** **69**: 237-248.
- Teixeira, A.P. & Assis, M. A. 2005. Caracterização florística e fitossociológica do componente arbustivo-arbóreo de uma floresta paludosa no Município de Rio Claro (SP), Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **28** (3): 467-476.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Percy, R. W. 1995. A comparison of light quality and quantity effects in the growth and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of three tropical tree species. **Funct. Ecol.** **9**: 222-230.

- Tonin, G.A. 2005. Efeito da época de coleta, condições de armazenamento, substratos e sombreamento na emergência de plântulas e produção de mudas de *Ocotea porosa* (Ness et Martius ex Nees) (Lauraceae) e de *Sapindus saponaria* L. (Sapindaceae). **Tese** (Doutorado em Centro de Ciências Biológicas e da Saúde). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos-SP.
- Thompson, W. A. & Kriedemann, P.E. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I Growth, leaf anatomy and nutrient content. **Aust. J. Plant Physiol** **19**: 1-18.
- Vázquez-Yanes, C. R. & Orozco-Segovia, A. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. **Oecologia** **83**: 171 – 175.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology Durhan** **65 (1)**: 285-298.
- Walker, L.R. & Chapin, F. S. 1986. Physiological Controls Over Seedling Growth in Primary Succession on an Alaskan Floodplain. **Ecology** **67 (6)**:1508-1523.
- Walters, M. B.; Fruger, E. L.; Reich, P. B. 1993. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. **Oecologia** **96**:219-231.
- Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further inquiry. In: Swaine, M. D. (ed). **The ecology of tropical forest tree seedling**. UNESCO and Parthenon Publishing group. Paris. 3-39p.
- Zar, J. H. 1996. **Biostatistical Analysis**. 3 ed. Prentice Hall. New Jersey. 662 p.

### **CAPÍTULO 3: ASPECTOS DA REGENERAÇÃO NATURAL DE *Ocotea pulchella* Mart. (LAURACEAE) E *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (PENTAPHYLLACACEAE) EM DISTINTAS CONDIÇÕES AMBIENTAIS DE UMA FLORESTA DE RESTINGA**

#### **1. Introdução**

A manutenção das comunidades florestais depende de sucessivos eventos de morte e reposição de indivíduos das populações vegetais, sendo a regeneração, tanto em decorrência da renovação natural das populações quanto após distúrbios, dependente, em grande parte, da chuva de sementes dispersas recentemente (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1990), embora o banco de sementes, transitório ou permanente, e a rebrota também sejam consideradas vias importantes em alguns casos (Guevara & Gomez-Pompa 1972; Hall & Swaine 1980).

A riqueza de espécies, estrutura espacial das populações e dinâmica da composição de espécies ao longo do tempo são determinadas pelo recrutamento de novos indivíduos na floresta, que pode ser influenciado por três fatores, os quais não são mutuamente exclusivos nem independentes: a) limitação de recursos, quando há uma baixa disponibilidade de sementes, determinada pela abundância e fecundidade de adultos; b) limitação da dispersão, quando as sementes não são dispersas até os locais de

potencial recrutamento e; c) limitação do estabelecimento, que ocorre por condições bióticas ou abióticas desfavoráveis (Schupp *et al.* 2002), este último relacionado ao conceito de 'nichos de regeneração'. Estes mecanismos, bem como a dependência negativa da densidade intraespecífica (Janzen 1970; Connell 1971), ajudam a explicar a riqueza de espécies encontradas nas florestas tropicais, atribuída, em grande parte, a sua alta heterogeneidade ambiental (Grubb 1977).

A limitação ao recrutamento, em última instância, refere-se, a falha de uma espécie em ocupar todos os microsítios disponíveis, sendo, portanto, necessário, para se prever a composição ou a distribuição de espécies, conhecer o que constitui um microambiente favorável para cada espécie, e com que frequência os diferentes tipos de sítios ocorrem (Crawley 1986).

Diversas estruturas de populações de plantas podem ser identificadas conforme a intensidade com que cada um destes processos que limitam uma espécie opera. Deste modo, se a limitação ao recrutamento se referir à produção de sementes irregular, a distribuição populacional tende a ser aleatória, onde os sítios disponíveis são ocupados menos pelos melhores competidores naqueles microhabitats e mais pela chegada ao acaso dos propágulos (Cornell & Lawton 1992), enquanto se a limitação for condicionada pela dispersão espacialmente restrita, provavelmente as plântulas e juvenis encontrar-se-ão agrupadas juntos aos adultos. Em contraste, se o estabelecimento é dependente da densidade, o padrão espacial é determinado pela distribuição dos adultos, esperando-se que sejam distantes entre si (Janzen 1970).

Quando a especialização de nicho é dominante, encontra-se, comumente, uma forte relação entre espécie e ambiente, esperando-se que sua densidade relativa seja determinada principalmente pela abundância destes microsítios (Grubb *et al.* 1982). Para se prever a composição ou a distribuição de espécies, portanto, é necessário conhecer o que constitui um microambiente favorável para cada espécie, e com que frequência os diferentes tipos de sítios ocorrem (Crawley 1986).

O resultado do recrutamento em ambientes heterogêneos pode ser expresso em termos de número e distribuição espacial de novos indivíduos incorporados na população, ambos influenciados pela dispersão das sementes. Para espécies zoocóricas, os dispersores podem depositar as sementes preferencialmente em locais específicos da floresta, e então, delimitar a distribuição espacial, ou limitar o recrutamento por

depositar grande número de sementes em locais desfavoráveis a sobrevivência da espécie (Rey & Alcântara 2000). Por outro lado, se as sementes são direcionadas a ambientes que favoreçam sua germinação, crescimento e sobrevivência, podem otimizar o seu recrutamento (Nathan & Mueller-Landau 2000; Wenny & Levey 1998). Embora a dispersão de sementes seja um processo assumidamente importante na regeneração (Harper 1977), pouco ainda é conhecido acerca das conseqüências da atividade de dispersores sobre a demografia das populações.

Dentre as variações ambientais ocorrentes nas florestas tropicais, que assumidamente afetam o recrutamento, a distribuição espaço temporal das comunidades de plantas e o potencial para coexistência de espécies, o principal enfoque vem sendo dado às condições de dossel fechado e clareiras (Whitmore 1983; Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1984) e, menos freqüentemente, sobre a influência dos recursos diferenciais encontrados no sub-bosque, tais como níveis de umidade, nutrientes do solo, biomassa vegetal e serapilheira (Facelli & Pickett 1991; Streng *et al.* 1989; Finzi & Canham 2000).

As Florestas de Restinga do litoral sul-sudeste brasileiro ocorrem sobre a planície arenosa de deposição marinha, e compõem-se de um mosaico de unidades vegetacionais – fisionômica, florística e estruturalmente distintas – condicionadas principalmente pelas condições edáficas (especialmente, saturação hídrica do solo, profundidade do lençol freático e teor de matéria orgânica) e pelo posicionamento da fitocenose em relação ao mar, manguezais, parte alta ou depressões do terreno, margens de riachos, entre outros (Silva & Britez 2005).

Estudando duas florestas adjacentes de restinga (uma seca e outra periodicamente alagada) na Ilha do Mel, PR, Marques (2002) concluiu que a diferenciação fisionômica e florística dessas decorre, considerando-se o fluxo intenso de sementes entre elas, de restrições impostas nos eventos pós-dispersão, os quais se manifestam diferencialmente nas populações de cada floresta. Segundo a autora, o sub-bosque mais iluminado da floresta não inundável possivelmente limite o crescimento de plantas tolerantes à sombra, as quais podem ser rapidamente recrutadas na floresta inundável. Por outro lado, a capacidade diferencial das espécies em sobreviver nos sítios com solo saturado de água (Marques & Joly 2000) também deve agir seletivamente na ocorrência das mesmas.

Considerando que as gradações na umidade do solo podem variar em espaços muito pequenos (<20m) e no tempo, estando a elevação do lençol freático relacionada ao clima, pode ser suposto que as espécies possuam determinadas características fisionomológicas que as permitam colonizar estes ambientes, indistintamente, ou discriminadamente em relação aos microsítios destas florestas.

*Ocotea pulchella* e *Tersntroemia brasiliensis*, são espécies frequentemente citadas nos levantamentos florísticos de restinga no litoral sul de São Paulo (Sugyama 2003, Carrasco 2003) e norte do Paraná (Silva & Brites 2005), entretanto ocorrem com valor de importância diferenciado entre as diferentes fisionomias. Portanto, pode ser suposto que essas espécies sofrem limitação, em alguma fase do seu ciclo vital, por fatores abióticos (luz e/ou a umidade do solo) e/ou biológicos (dispersão e/ou predação) existentes em cada uma delas.

O presente trabalho visa obter informações da regeneração de *O. pulchella* e *T. brasiliensis* em diferentes ambientes da floresta de restinga, buscando compreender a importância dos fatores abióticos e bióticos neste processo. Deste modo, pretende-se contribuir para ampliar o conhecimento sobre a dinâmica ainda relativamente pouco conhecida dessas formações florestais, tão ameaçadas por atividades antrópicas

O objetivo específico foi avaliar a chuva e banco de sementes, emergência, sobrevivência e crescimento de plântulas da regeneração natural em distintas condições de luz (clareira – não-clareira) e umidade do solo (nunca inundável, sempre úmido e periodicamente inundável) encontradas em uma floresta de restinga.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1 Área de estudo**

Os estudos de campo foram realizados no interior de parcela (10,24ha) situada numa Floresta de Restinga inserida no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, SP (ver “Introdução geral - Descrição da área de estudo”).

Os experimentos foram montados em unidades vegetacionais discriminadas quanto à maior ou menor abertura do dossel e nível de água no solo. Tais unidades foram denominadas neste trabalho como: sub-bosque seco (**SS**), sub-bosque úmido

(SU); sub-bosque alagado (SA); clareira seca (CS) e; clareira úmida (CU), conforme descritas na “Introdução geral”.

Os dados mensais (Março/2003 – Fevereiro/2005) da precipitação e temperatura de Cananéia e da umidade superficial do solo (Outubro/2003 a Setembro/2004) nos pontos de amostragem, bem como da irradiância média (estimada em Fevereiro e Agosto de 2006), em cada ambiente, estão apresentados na “Introdução geral”. Para análises estatísticas, foram calculadas as médias anuais de precipitação total e temperatura (mínima, média e máxima), e utilizados a média da umidade do solo do período acima citado.

## 2.2. Chuva e banco de sementes; emergência e sobrevivência de plântulas

Para descrição das espécies ver “Introdução geral”.

A chuva de sementes foi avaliada mensalmente, durante dois anos, por intermédio de coletores medindo 50 x 50cm e 30cm acima do solo, construídos com base em PVC e armação de arame galvanizado, revestidos com tela de nylon de malha de 1mm. Foram distribuídos 20 coletores, um em cada sub-parcela (20x20m) - selecionadas conforme as condições descritas acima (ver também Introdução Geral), para cada ambiente de sub-bosque (seco, úmido e periodicamente alagado), e 15 para cada ambiente de clareira (seca e úmida).

Para avaliar a presença das espécies estudadas no banco de sementes, foram realizadas duas amostragens do solo, sendo uma em Dezembro/2002 e outra em Julho/03. As amostras foram retiradas próximo a cada coletor, em quadrados de 20 x 20cm, às profundidades de 0 a 5cm e 5 a 10cm. Na primeira coleta, foram amostrados apenas 10 pontos em SU, SA e CS e CU. Cada amostra foi homogeneizada e dividida, para compor duas amostras, que foram dispostas em vasos plásticos, numa camada de até 5cm, sobre areia lavada, e submetidos a regimes distintos de luz – exposta à radiação direta e sob caramanchão situado embaixo de arboredo, nas dependências do Jardim Experimental da UNESP, Rio Claro-SP. Na coleta realizada em julho, as amostras do solo foram colocadas diretamente sobre areia lavada, em quadrados de 40 X 40 cm, separados por isopor, exposta a radiação direta, nas dependências no núcleo Perequê, no P.E. Ilha do Cardoso, procurando-se com este procedimento obter a mesma condição climática da área de ocorrência das espécies.

A regeneração natural de *O. pulchella* e *T. brasiliensis* foi estimada marcando-se um quadrado de 1m<sup>2</sup>, ao lado de cada coletor (denotada neste estudo como sub-parcela). As plântulas (consideradas a partir das sementes germinadas) foram marcadas com folhas de alumínio, maleável, tendo sido anotadas os dados de altura, diâmetro e número de folhas. Mensalmente, durante o período de Agosto/2003 – primeira observação, a Agosto/2004, todas as plântulas presentes nas sub-parcelas foram averiguadas, anotando-se a mortalidade e emergência de novos indivíduos, e calculadas as sobrevivências mensais.

A limitação de sementes (A) e de estabelecimento (B) foram calculadas segundo a formula proposta por Nathan & Müller-Landau (2000), descritas a seguir:

A) Limitação de Sementes (LS)

$$LS = 1 - a/n$$

A limitação de sementes foi decomposta, em Limitação da Fonte e a Limitação de Dispersão, quantificadas segundo as formulas propostas por Clark *et al.* (1998):

A.1) Limitação de Fonte (LF)

$$LF = \exp(-s/n)$$

A.2) Limitação de Dispersão (LD)

$$LD = 1 - \{(a/n)/1 - LF\},$$

onde, a = número de coletores onde a semente foi coletada, n= número total de coletores e s= número total de sementes coletadas.

B.1) Limitação de Estabelecimento Fundamental (LE)

$$LE = 1 - r/n,$$

B.2) Limitação de Estabelecimento Realizada (LR)

$$LR = 1 - r/a,$$

onde, r = número de parcelas em que a planta foi encontrada, n = número total de parcelas, e a = número de coletores onde as sementes foram encontradas.

Para os cálculos, foram utilizados os dados da chuva de sementes referentes ao período de Agosto/2003 a Julho/2004, computando-se apenas as plântulas emergidas no período e que atingiram um ano de idade, a partir da qual espera-se que tenha maior probabilidade de sobrevivência. (Streng *et al.* 1989)

### 2.3. Crescimento de plântulas na regeneração

Trimestralmente, todas as plântulas das espécies amostradas na regeneração foram remeidas (altura e número de folhas). A partir destes dados, foram calculadas as taxas de crescimento relativo de altura ( $\text{cm.cm}^{-1} \cdot \text{mês}^{-1}$ ) e número de folhas ( $\text{nf.nf}^{-1} \cdot \text{mês}^{-1}$ ), seguindo a fórmula de Hunt (1982):

$$\text{TCR} = \ln M_2 - \ln M_1 / t_2 - t_1$$

onde:  $M_1$  = medida no tempo  $t_1$ ;  $M_2$  = medida no tempo  $t_2$ ;  $t_1$  = tempo da primeira amostragem;  $t_2$  = tempo da segunda amostragem.

#### 2.4. Análises estatísticas

Os dados foram submetidos a ANOVA, seguida do teste de Fischer LSD. Para análises de correlação usou-se o teste de Pearson ( $p < 0,05$ ). Quando os dados não apresentaram os pré-requisitos para análises paramétricas, mesmo quando transformados ( $\log +1$ ), utilizou-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis para análise de variância, seguido do seu teste de comparação de médias, e do teste de Spearman para correlação (Zar 1996).

#### 2.5. Mapas de distribuição através da estimativa por krigagem

A partir dos dados de abundância de adultos de ambas as espécies na parcela, disponibilizados pelo projeto Parcelas Permanentes, bem como de luz, e médias anuais da umidade do solo, densidade da chuva de sementes e emergência e taxa de mortalidade de plântulas de *O. pulchella* obtidos no presente trabalho, foram gerados mapas de distribuição utilizando-se da geoestatística. De forma geral, a metodologia geoestatística procura extrair as características estruturais probabilísticas do fenômeno regionalizado, ou seja, uma função de correlação entre os valores situados numa determinada vizinhança e direção no espaço amostrado. O método de estimativa básico utilizado é o da *krigagem*, que se trata de um processo de estimativa por médias móveis, de valores da variável distribuídos no espaço a partir de valores adjacentes, enquanto considerados como interdependentes por uma função denominada *variograma* (Landim & Sturaro 2002). No processo básico da krigagem, a estimativa é feita para determinar um valor médio em um local não amostrado.

A análise geoestatística empregada baseou-se em dois processos:

1- Definição do grau de autocorrelação entre os dados pontuais,

2- Interpolação dos valores em áreas não amostradas, baseados no grau de autocorrelação encontrado.

Entretanto, deve ser ressaltado que a amostragem priorizou apenas uma parte da parcela, e, portanto, as áreas nos locais onde os pontos de coleta eram muito distantes, e principalmente, onde estes foram sistematicamente ausentes (porção oeste dos mapas) devem ser desconsiderados na interpretação dos dados.

### **3. Resultados**

#### **3.1. Área de estudo e as espécies estudadas**

A umidade do solo e a luz (medida em Fevereiro e Agosto) estimadas nos pontos de amostragem estão representadas nas Figuras 1 e 2-3, respectivamente, onde pode ser observado uma tendência de maior radiação (ao nível do solo) no SS quando comparado ao SU.

A distribuição dos indivíduos adultos de *O. puclhella* (Figura 4) e *T. brasiliensis* (Figura 5) na parcela são aproximados, ocorrendo principalmente nos locais de maior drenagem do solo (Figura 1; ver também representação do transecto do perfil do solo na parcela em Introdução geral), representado, principalmente, pelo SS deste estudo. Pode ser observado uma menor densidade de indivíduos de *O. puclhella* no locais de amostragem do SU, e de *T. brasiliensis*, no SA, bem como em alguns pontos dentre os locais representados pelo SU, associado, provavelmente, a locais de maior saturação hídrica e/ou solos orgânicos (ver mapa de distribuição dos solos – Figura 5- na Introdução Geral).

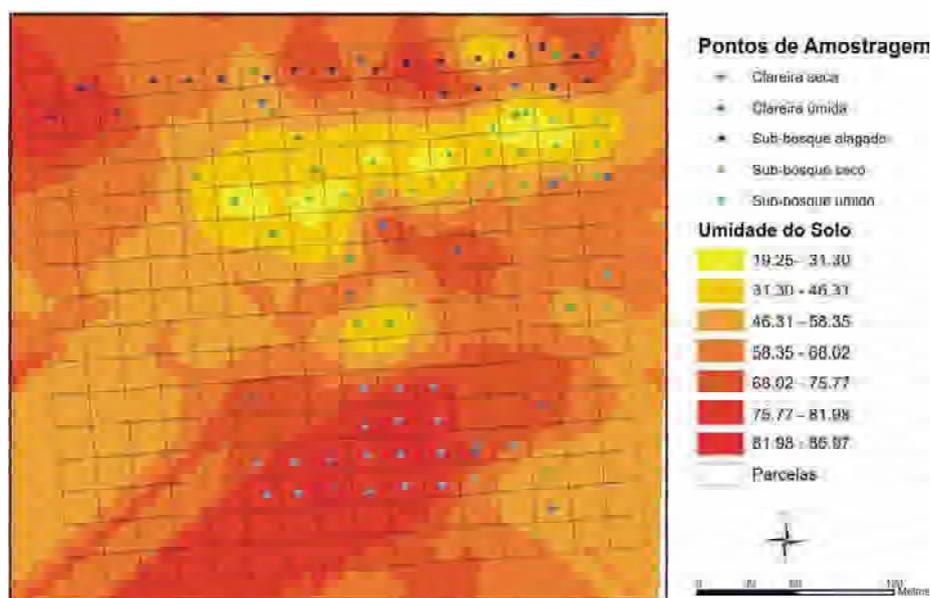


Figura 1 – Mapa da estimativa, por krigagem, da umidade superficial do solo (%) na parcela. Dados, transformados em  $\log+1$ , do período de Outubro/2003-Setembro/2004. Nota: desconsiderar porção oeste do mapa, que não foi amostrada.

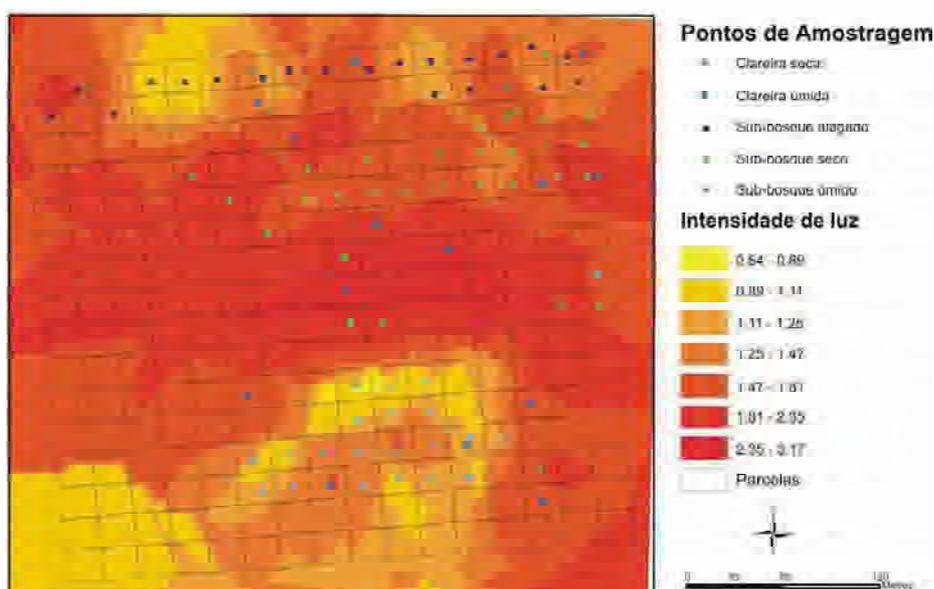


Figura 2 – Mapa da estimativa, por krigagem, da radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) ao nível do solo. Dados, transformados em  $\log +1$ , coletados em fevereiro de 2004. Nota: avaliar com cautela a porção central do mapa, onde foram amostradas apenas as clareiras; desconsiderar porção oeste do mapa, que não foi amostrada.

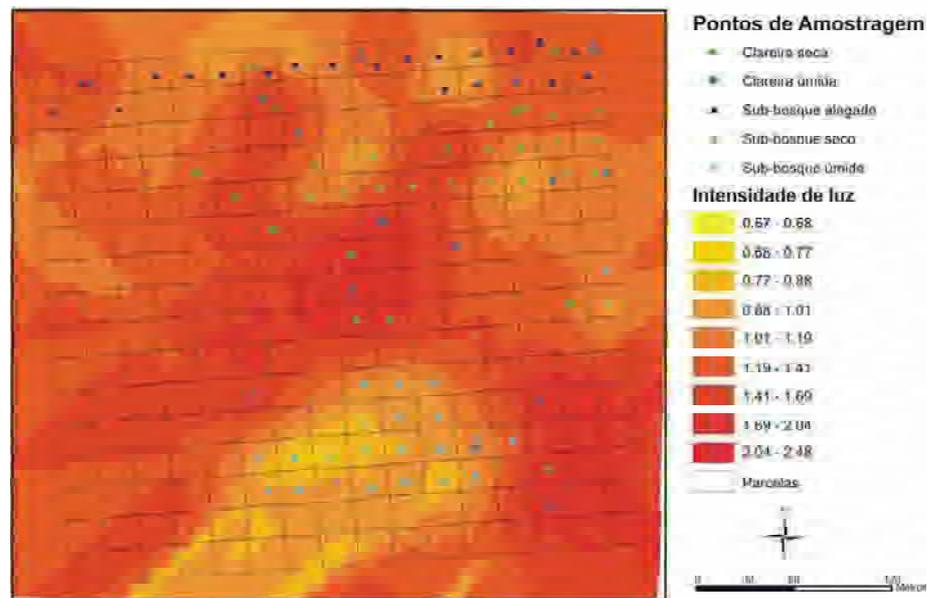


Figura 3 – Mapa da estimativa, por krigagem, da radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) ao nível do solo. Dados, transformados em  $\log +1$ , coletados em agosto de 2004. Nota: avaliar com cautela a porção central do mapa, onde foram amostradas apenas as clareiras, o que superestimou a área de luz mais intensa; desconsiderar porção oeste do mapa, que não foi amostrada.

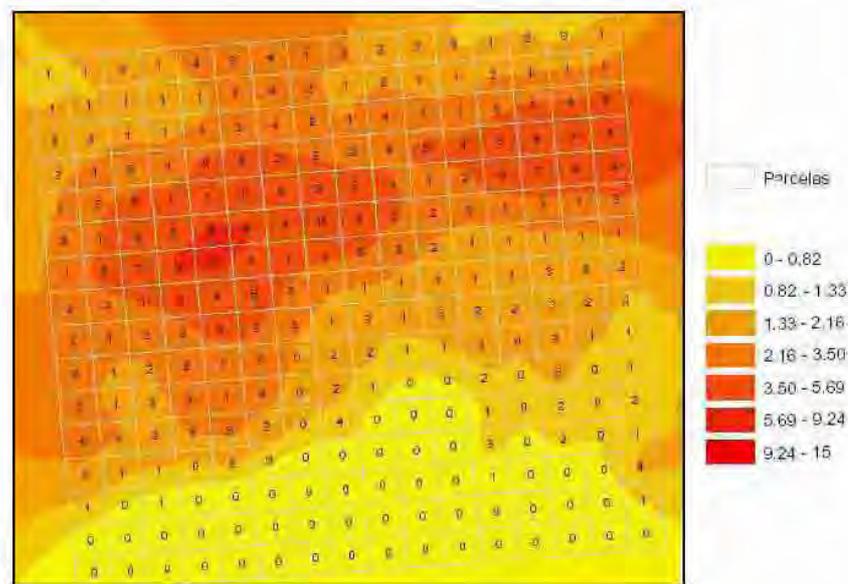


Figura 4 – Mapa da estimativa da distribuição, por krigagem, dos adultos de *Ocotea pulchella* na parcela (número de indivíduos por sub-parcela de 20x20m). Dados cedidos pelo Projeto Parcelas Permanentes.

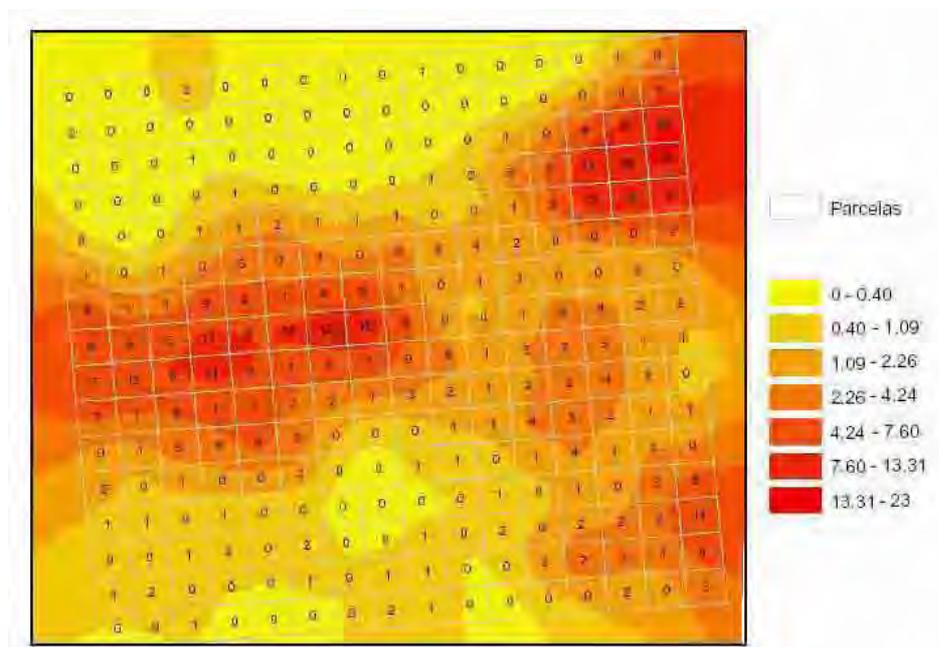


Figura 5 – Mapa de distribuição dos adultos de *Ternstroemia brasiliensis* na parcela (número de indivíduos por sub-parcela de 20x20m). Dados cedidos pelo Projeto Parcelas Permanentes.

### 3.2 Chuva e banco de sementes, emergência e sobrevivência de plântulas

#### I. *Ocotea pulchella*

No banco de sementes, a emergência de plântulas ocorreu apenas em uma amostra de solo coletado, em Dezembro/03, em clareira úmida ( $5,0 \pm 5,0$ e.p. sementes/m<sup>2</sup>). Nas amostras de solo coletadas em Julho/04, não se observou emergência de plântulas de espécies arbóreas.

A média anual (2003 e 2004) de chuva de sementes foi maior em SS e SA quando comparados a CS, sendo que, considerando-se apenas os frutos sem sinais de predação e apodrecimento, foram constatados diferenças somente entre SA e CS. Em CU, embora a produção média de sementes tenha sido relativamente alta, não houve diferença significativa em comparação com os demais ambientes (Figura 6).

Do mesmo modo, no primeiro ano de coleta, a deposição de sementes de *O. pulchella* no SA foi significativamente maior do que em CS e SU, e apenas em relação ao primeiro quando consideradas apenas as sementes intactas. No primeiro ano de

observações (2003) estas sementes (intactas) contribuíram, no total de sementes depositadas desta espécie, com 86% em SU, 80% em CS, 77% em SA, 63% em SS e 40% em CU. No segundo ano de observações não foram constatadas diferenças significativas entre os ambientes (Figura 7a e 7b), sendo a participação de sementes intactas no total de sementes depositadas, de 90, 87, 75, 71 e 62% em CS, CU, SA, SS e SU, respectivamente.

A deposição média anual de frutos imaturos não diferiu entre os ambientes e entre os anos avaliados (Figura 7c).

Na análise de correlação (Pearson) com os dados da chuva de sementes (média anual, e de cada ano separadamente) de *O. pulchella* com a luz e umidade do solo, apenas os frutos imaturos de 2003 foram relacionados positivamente com a luz ( $r=0,44$ ;  $p<0,05$ ), e as sementes totais e intactas de 2004, inversamente, com a umidade de solo ( $r= -0,42$  e  $-0,48$  respectivamente;  $p<0,05$ ).

A densidade média anual (dados de Agosto de 2003, 2004 e 2005) de plântulas de *O. pulchella* foi maior em CU e SS, e menor em SU (Figura 8). As médias obtidas em cada ano (2003, 2004 e 2005) seguem a mesma tendência, embora podem ser ressaltados os valores, estatisticamente, similares entre SS, SA, e CU, em 2004 (Figura 9).

Os resultados significativos ( $p<0,05$ ) da correlação de Pearson com os dados de luz, umidade do solo, densidade e chuva de sementes - medias anual, e em cada ano separadamente -, e número de plântulas emergidas e mortas, estão apresentados na Tabela 1. A umidade do solo não foi correlacionada a nenhuma variável. A densidade de plântulas em agosto de 2003 foi relacionada apenas à luz ( $r=0,27$ ;  $p<0,05$ ).

Em cada ambiente, a média de densidade de plântulas de *O. pulchella* não diferiu dentre os anos amostrados ( $p< 0,05$ , teste de Fischer LSD).

Tabela 1 - Correlações significativas (Person,  $p<0,05$ ) da densidade de plântulas –de cada ano separadamente e a média anual -com luz, deposição de sementes (média e de cada ano) e número de mortos em cada ano.

	Luz	Sementes 2003	Sementes 2004	Sementes Md Anual	Mortalidade 2004	Mortalidade 2005
Dens 2004		0,52	0,24	0,52	0,69	0,77
Dens 2005	0,25	0,39	0,28	0,46	0,58	0,61
Dens. Md. Anual	0,29	0,43		0,42	0,72	0,75

O número de plântulas que emergiu durante o período de Setembro/03 a Agosto/04 não variou significativamente entre os ambientes (Figura 10a), assim como a taxa de mortalidade (Figura 10b), embora se observa uma menor emergência no ambientes de SU, e uma taxa de mortalidade mais elevada em SA.

A estimativa da distribuição na parcela (mapeamento por *krigagem*), da chuva de sementes (período de Agosto/03-Julho/04), densidade de plântulas, número de emergentes e taxa de mortalidade (período de Setembro/03-Agosto/04) está representada nas Figuras 11 a 14. Na matriz de correlação (Pearson) com estes dados, bem como os de umidade do solo e luz, verificou-se correlações ( $p < 0,05$ ) positivas entre as variáveis bióticas: da produção de sementes com densidade de plântulas ( $r = 0,47$ ) e emergência ( $r = 0,66$ ); da densidade de plântulas com a emergência ( $r = 0,70$ ) e taxa de mortalidade ( $r = -0,38$ ). Apenas a taxa de mortalidade foi correlacionada, inversamente, a luz ( $r = -0,25$ ).

Quando a chuva de sementes, emergência de plântulas e número de mortos foram analisados em cada ambiente, separadamente, foram encontradas as seguintes correlações significativas ( $p < 0,05$ ; Pearson) (Tabela 2):

Tabela 2. Correlações significativas dos dados de chuva de semente, emergência e mortalidade de plântulas de *O. pulchella*. ( $p < 0,05$ , Pearson)

	Sementes x Emergência	Emergência x Mortalidade
SS	0,73	0,80
SU	0,62	0,72
SA	0,7	0,89
CS	0,92	0,81
CU	0,78	0,88

Os percentuais de sobrevivência das plântulas de *O. pulchella* amostradas no início do estudo (Agosto/03) após 12 e 24 meses foram estatisticamente iguais entre os ambientes ( $p > 0,05$ , teste de Fischer LSD), a despeito dos valores numéricos mais elevados em CU (Figura 15). Houve redução de plântulas do tempo inicial até doze meses de observações, entretanto, não diferiu deste período até 24 meses (Figura 15).

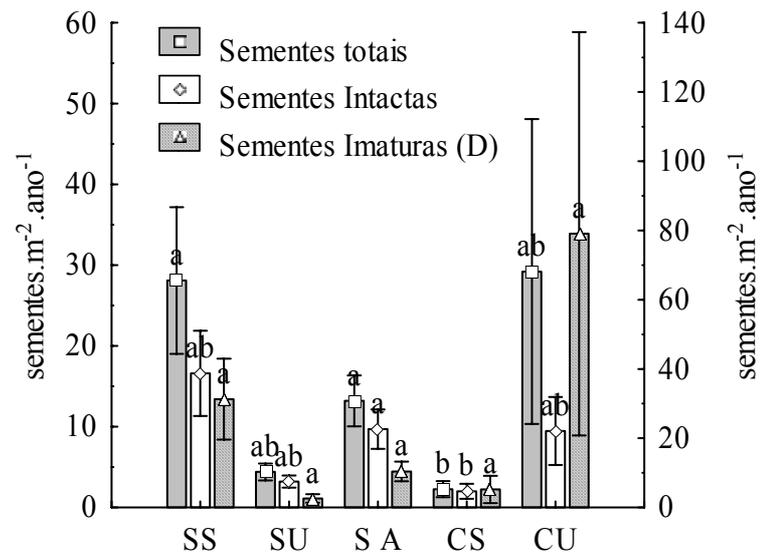
Em Agosto/2004 se observou que as plântulas de *O. pulchella* germinadas a partir de Setembro/2003, portanto, indivíduos menores de 1 ano, apresentaram uma mortalidade significativa, em todos os ambientes, indistintamente entre eles. Após um

ano desta data (Agosto/2005), houve redução apenas nas plântulas do sub-bosque, sendo a sobrevivência nesta ocasião diretamente correlacionada a luz ( $r=0,49$  e  $0,37$  estimada em fevereiro e agosto, respectivamente) (Figura 16).

A estimativa da Limitação de Sementes (LS) e seus componentes (LF e LD) e da Limitação de Estabelecimento – Fundamental (LF) e Realizada (LR) – de *O. puchella*, descrevem adequadamente os resultados encontrados, sendo os menores valores de LS observados em sub-bosque alagado, e os maiores valores em ambiente de clareira seca. Quanto à LR, essa foi menor em clareira seca, e maior em sub-bosque úmido (Tabela 3).

Tabela 3 – Limitação de Sementes (LS), e seus componentes (Fonte – LF, e Dispersão - LD) e Limitação de Estabelecimento Fundamental (LEF) e de Estabelecimento Realizadas (LER) quantificadas para *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma Floresta de Restinga.

Ambiente	Limitação ao Recrutamento				
	LS	LF	LD	LEF	LER
SS	0,35	0	0,35	0,55	0,3
SU	0,40	0,20	0,25	0,8	0,7
SA	0,15	0	0,15	0,55	0,5
CS	0,60	0,4	0,35	0,55	0
CU	0,35	0	0,35	0,35	0



Figuras 6 – Deposição anual de sementes (média e erro-padrão), totais (intactas e com sinais de predação/deterioramento), intactas e imaturas, de *O. pulchella*, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias, entre ambientes, seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).

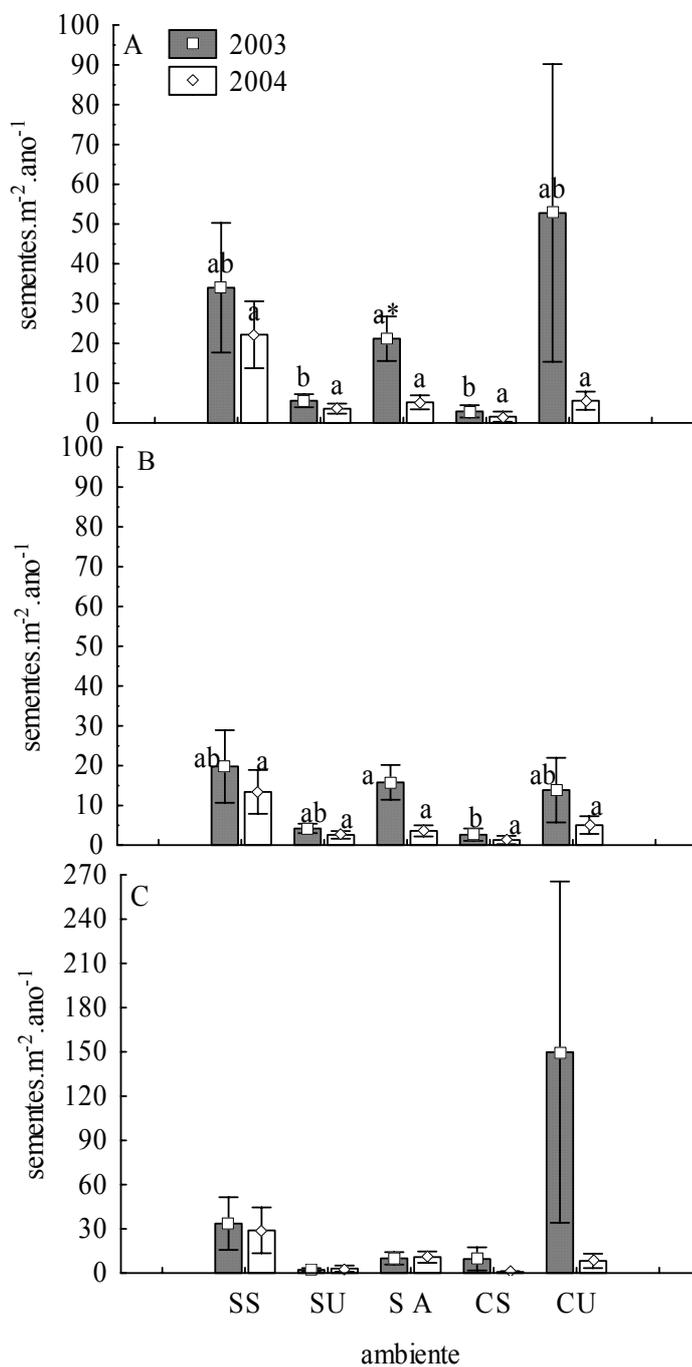


Figura 7 – Deposição em cada ano de coleta de sementes totais (A), intactas (B) e imaturas (C) (médias e erros-padrão) de *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias seguidas da mesma letra, não diferem significativamente ( $p < 0,05$ , teste de Fischer LSD para sementes totais e intactas. Para sementes imaturas,  $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis). \* Média mais elevada que o segundo ano ( $p < 0,05$ ; Anova).

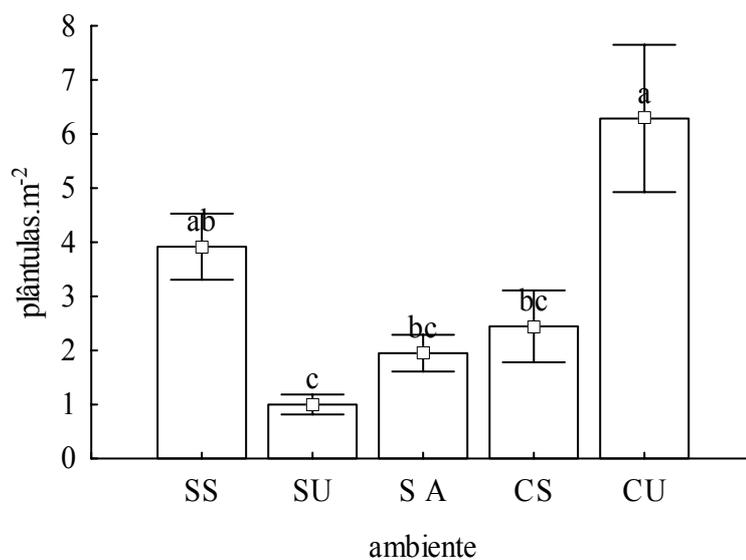


Figura 8 – Densidade anual (média de Agosto de 2003, 2004 e 2005) de plântulas de *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Barras de erro-padrão. Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Fischer LSD).

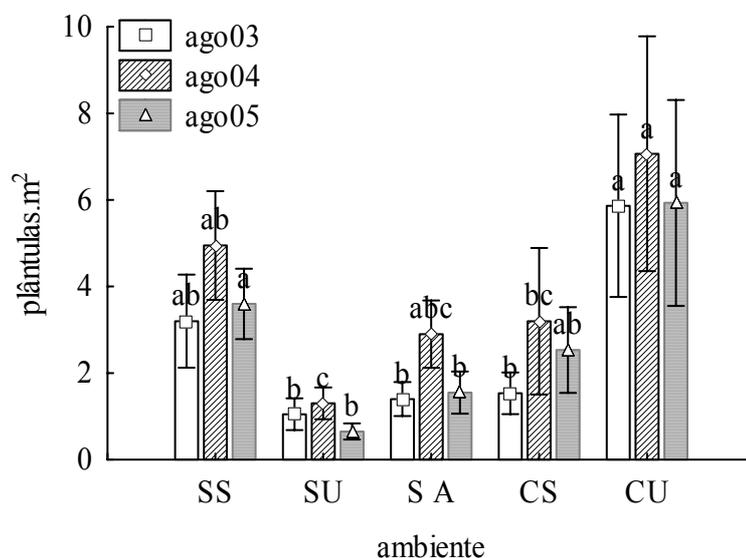


Figura 9 – Densidade de plântulas (média e erro-padrão) de *O. pulchella* amostradas em agosto de 2003, 2004 e 2005, nos distintos ambientes de uma floresta de restinga. Médias seguidas da mesma letra (em cada ano) não diferem significativamente ( $p < 0,05$ , teste de Fischer LSD).

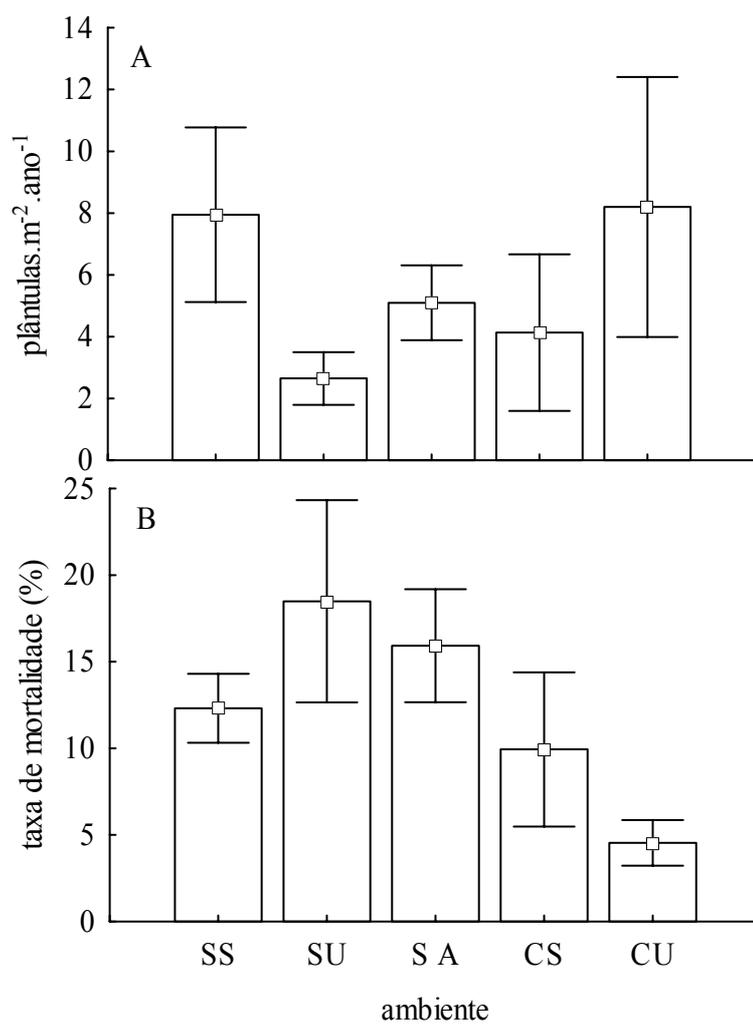


Figura 10 - Número de plântulas emergidas (A), e a taxa de mortalidade de plantulas (Médias e erros-padrão) de *O. pulchella* durante um ano (Agosto/2003 – Julho/2004). Médias não diferem significativamente ( $p > 0,05$ , Anova).

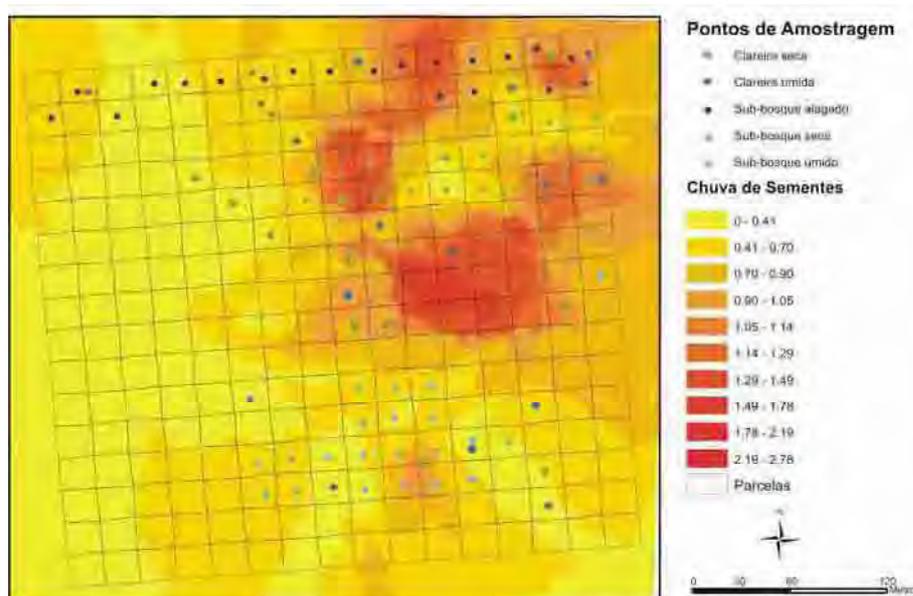


Figura 11 - Mapa da estimativa, por krigagem, da ocorrência de sementes (sementes.m<sup>2</sup>) de *O. pulchella* na parcela. Dados, transformados em log+1, do período de Agosto/2003-Julho/2004. Nota: desconsiderar porção oeste do mapa, que não foi amostrada.

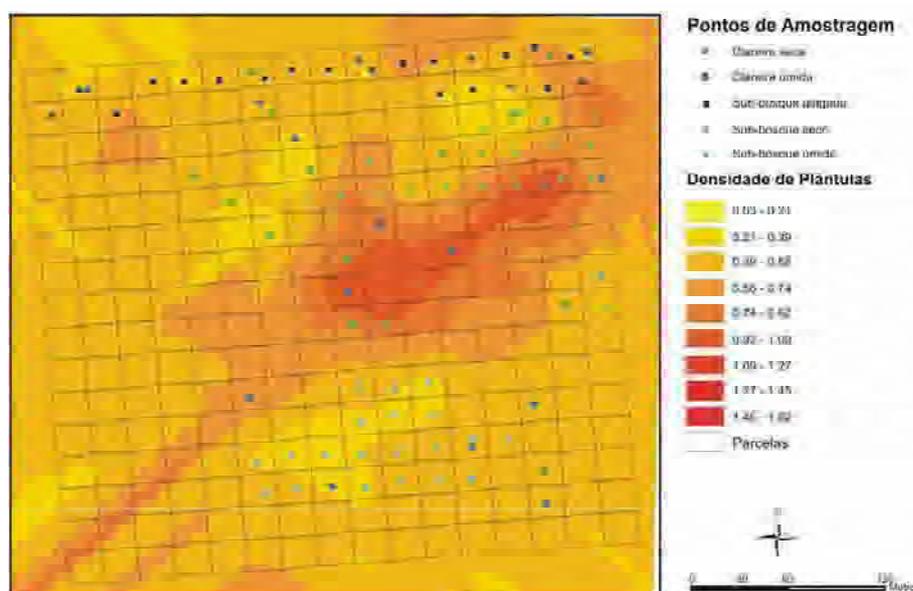


Figura 12 – Mapa da estimativa, por krigagem, da ocorrência de plântulas (plântulas.m<sup>2</sup>) de *O. pulchella* na parcela. Dados, transformados em log+1, do período de Setembro/2003-Agosto/2004. Nota: desconsiderar porção oeste do mapa, que não foi amostrada.

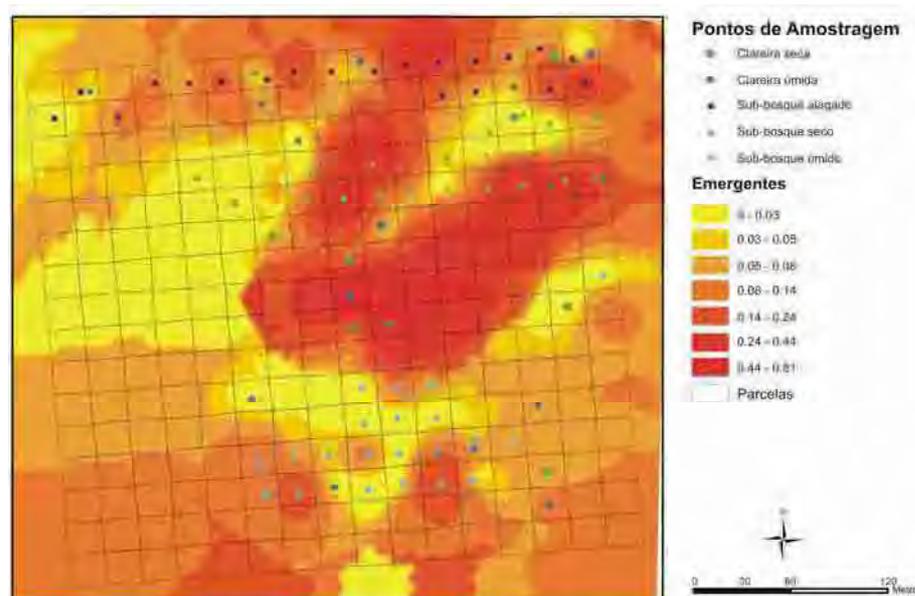


Figura 13 – Mapa da estimativa, por krigagem, da ocorrência de emergência (plântulas.m<sup>2</sup>) de *O. pulchella* na parcela. Dados, transformados em log+1, do período de Setembro/2003-Agosto/2004. Nota: no centro do mapa, estão os pontos amostrados apenas em clareiras; desconsiderar porção oeste do mapa, que não foi amostrada.

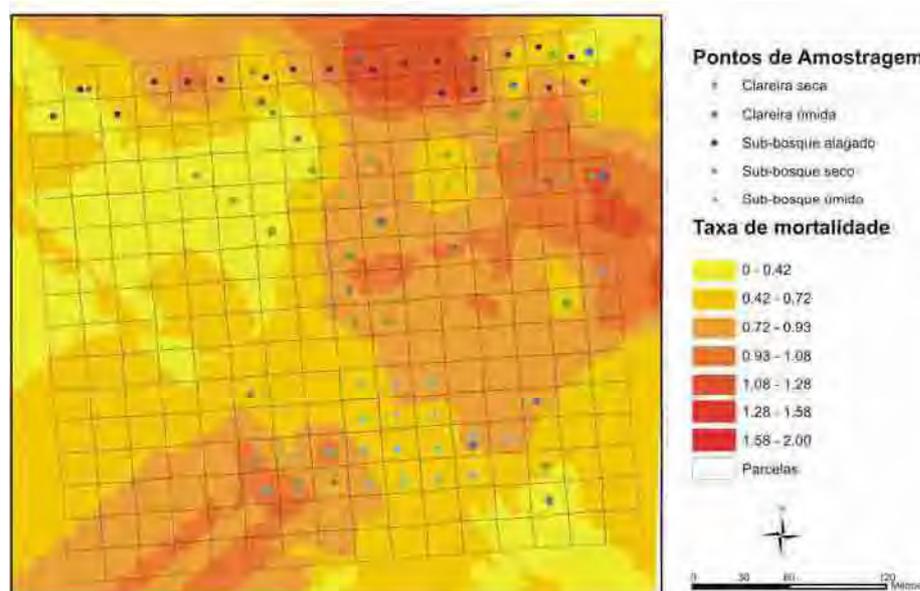


Figura 14 – Mapa da estimativa, por krigagem, da taxa de mortalidade anual de *O. pulchella* na parcela. Dados, transformados em log+1, do período de Setembro/2003-Agosto/2004. Nota: desconsiderar porção oeste do mapa, que não foi amostrada.

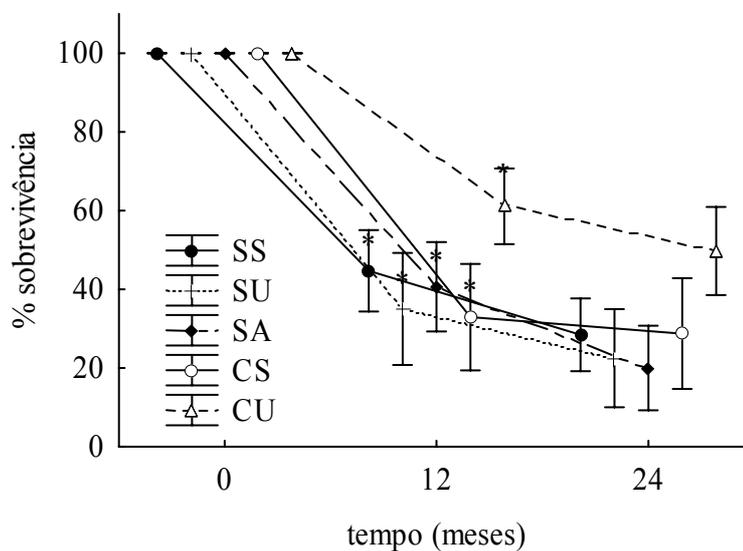


Figura 15 – Sobrevivência (%média e erro-padrão) dos indivíduos de *O. pulchella* amostrados no início do período (A) após 1 e 2 anos. \* Percentuais significativamente menores que período anterior ( $p < 0,05$ ; teste de Fischer LSD).

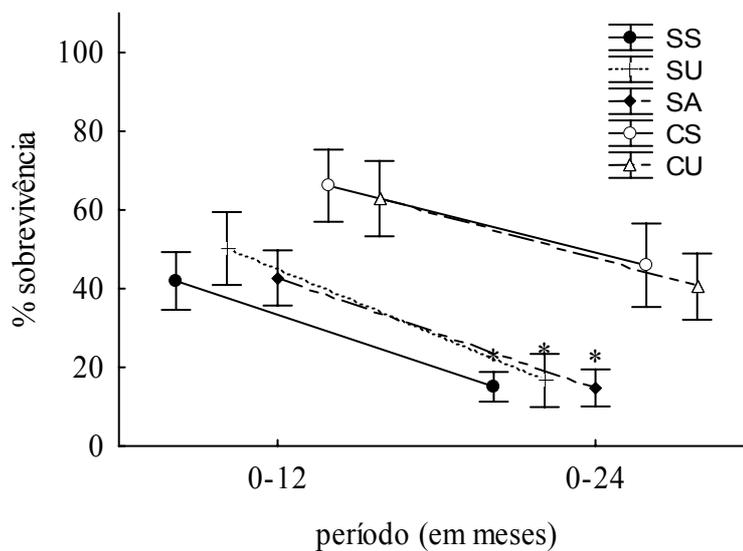


Figura 16 – Sobrevivência (% média e erro-padrão), estimada em agosto/04 e agosto/05, das plântulas de *O. pulchella* que emergiram durante o período estudo (Setembro/2003 a Agosto/2004). \* Percentuais significativamente menores que período anterior ( $p < 0,05$ ; teste de Fischer LSD).

## II. *Ternstroemia brasiliensis*

A deposição média anual de sementes de *T. brasiliensis* foi muito baixa – particularmente em relação às sementes intactas – e, embora tenha sido mais elevada em SS, devido aos elevados erros-padrão, não diferiu entre os ambientes ( $p > 0,05$ ; Kruskall-Wallis) (Figura 17). O mesmo foi observado em cada período separadamente, e, embora no segundo ano (Março/04 – Fevereiro/2005) tenha sido estimado uma deposição mais elevada, foi estatisticamente superior ( $p < 0,05$ , Kruskall-Wallis) apenas em CS, onde nenhuma semente foi amostrada no primeiro ano (Figura 18). A produção de sementes totais de *T. brasiliensis* neste período (Março/2004 – Fevereiro/2005) foi correlacionada significativamente a radiação medida em agosto ( $r_s = 0,22$ ;  $p < 0,05$ , Spearman). As sementes predadas e/ou deterioradas e imaturas segue a mesma tendência (Figura 18b e c), sendo numericamente maiores em SS, onde as primeiras constituíram 15% e 13% do total de sementes em 2003 e 2004, respectivamente. Não foi amostrada deposição de frutos imaturos em CU.

Na correlação de matrizes (Spearman) da deposição de sementes de *T. brasiliensis* (totais, intactas e imaturas)- médias anuais, bem como de cada ano separadamente-, com a luz e umidade do solo, foi constatada correlação significativa ( $p < 0,05$ ) apenas das sementes totais produzidas em 2004 com a luz estimada em agosto ( $r_s = 0,21$ ).

Nas amostras de solo coletadas, tanto em Dezembro/02 como em Julho/2003, não foi observado a emergência de plântulas de *T. brasiliensis*.

A densidade média anual de plântulas de *T. brasiliensis* também foi muito baixa e mais elevada em SS ( $p < 0,05$ ; Kruskall-Wallis); nenhuma plântula foi amostrada em CS (Figura 19a). Quando os anos foram analisados separadamente, embora apresentem a mesma tendência, não diferiu em relação aos tratamentos (Figura 19b), provavelmente, devido aos elevados erros-padrão. Resultados semelhantes foram encontrados para a média de emergência (Figura 20a). A taxa de mortalidade (média entre Agosto/2003 a Julho/2004) não diferiu entre os ambientes (Figura 20b).

As correlações significativas (Spearman  $p < 0,05$ ) calculadas apenas para o SS (devido ao pequeno número de repetições nos demais ambientes) encontradas entre os dados de densidade e chuva de sementes - médias anuais, e em cada ano separadamente,

número de plantas mortas de em cada ano, luz e umidade do solo, estão apresentadas na Tabela 4.

Tabela 4. Correlações significativas de Spearman com os dados de luz, chuva de sementes e densidade de plântulas de *T. brasiliensis* no sub-bosque seco.

	Luz	Sementes 2003	Sementes 2004	Sementes Media anual
Densidade 04	0,50	0,60 (totais) 0,50 (intactas)	0,60 (totais) 0,75 (intactas)	
Densidade 05	0,50	0,60	0,50 (totais) 0,60 (intactas)	0,55 (totais) 0,50 (intactas)
Densidade Media		0,50	0,60 (totais) 0,70 (intactos)	0,50 (total) 0,60 (intactas)

Na matriz de correlação (Spearman) com os dados (SS) de luz, umidade do solo, e da chuva de sementes (período de Agosto/03-Julho/04), densidade de plântulas, número de emergentes, e taxa de mortalidade, do período de Setembro/03-Agosto/04, verificou-se correlações ( $p < 0,05$ ) da densidade de plântulas com a luz ( $r_s = 0,49$ ), emergência (0,82), e deposição de frutos ( $r_s = 0,46$ ) e entre estas duas últimas ( $r_s = 0,59$ ).

Após um e dois anos do início da avaliação, sobreviveram apenas às plântulas amostradas em SS, as quais não apresentaram redução significativa durante este período (Figura 21). O mesmo foi observado em Agosto/04 para a *coorte* de plântulas germinadas a partir de Setembro/03 (Figura 22). Entretanto, nesta, encontrou-se uma alta sobrevivência em CS na última observação (Agosto/05), com a ressalva de que os dados referem-se apenas a uma única repetição.

A limitação de sementes e do estabelecimento de plântulas, calculadas para *T. brasilienses*, foram muito altas, principalmente, em relação ao estabelecimento, onde, com exceção do SS, atingiu valor máximo (Tabela 5).

Tabela 5. Limitação de Sementes (LS), e seus componentes (Fonte – LF, e Dispersão - LD) e Limitação de Estabelecimento Fundamental (LEF) e de Estabelecimento Realizada (LER), quantificadas para *T. brasiliensis* em distintas condições ambientais de uma Floresta de Restinga. Utilizadas plântulas com mais de um ano, emergidas durante o período de Setembro/03 – Agosto/04.

Ambiente	LS	LF	LD	LEF	LER
SS	0,6	0	0,6	0,6	0,8
SU	0,9	0,4	0,7	1	1
SA	0,8	0,7	0,2	1	1
CS	0,7	0,7	0,2	1	1
CU	0,8	0,8	0	1	1

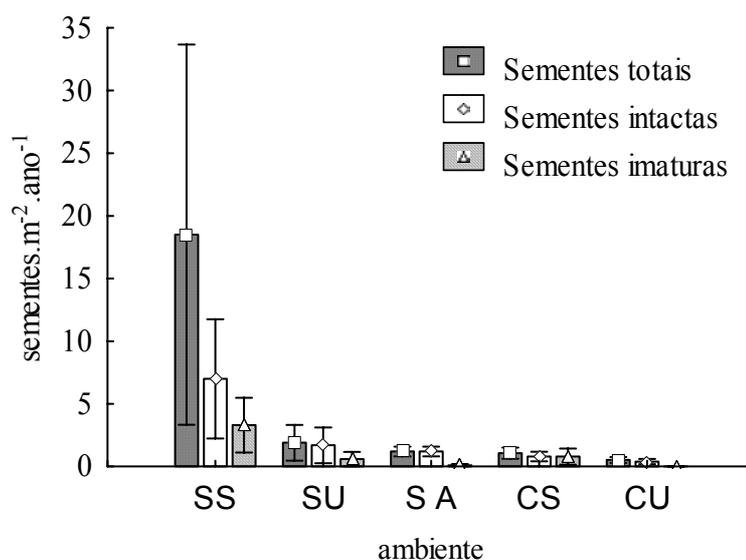


Figura 17 – Deposição anual (média e erro-padrão) de sementes totais (viáveis + predadas e/ou deterioradas), intactas e imaturas de *T. brasiliensis* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias, entre ambientes, não diferem entre si ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis).

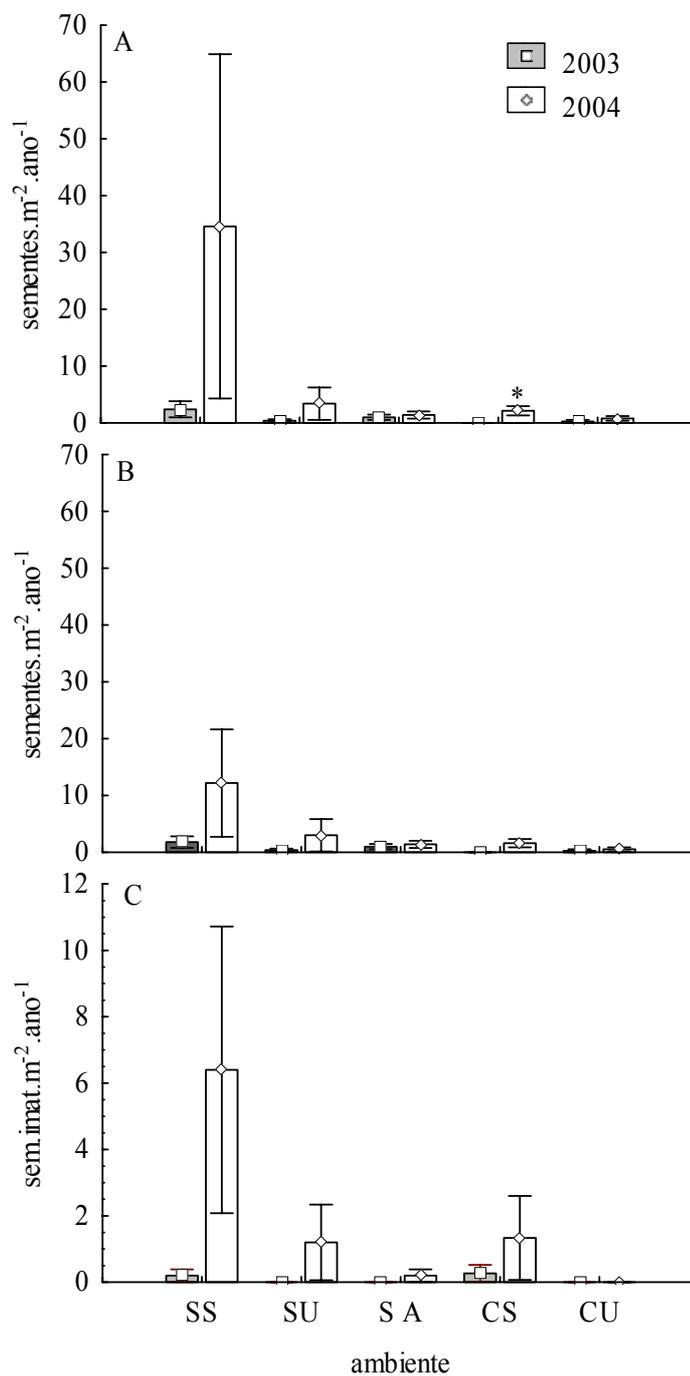


Figura 18 – Deposições anuais (médias e erros-padrão) em 2003 e 2004 de sementes totais (íntactas + predadas e/ou deterioradas) (A), íntactas (B) e imaturas (C) de *T. brasiliensis* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias entre os ambientes não diferem entre si. \* Média, significativamente, mais elevada que período anterior ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).

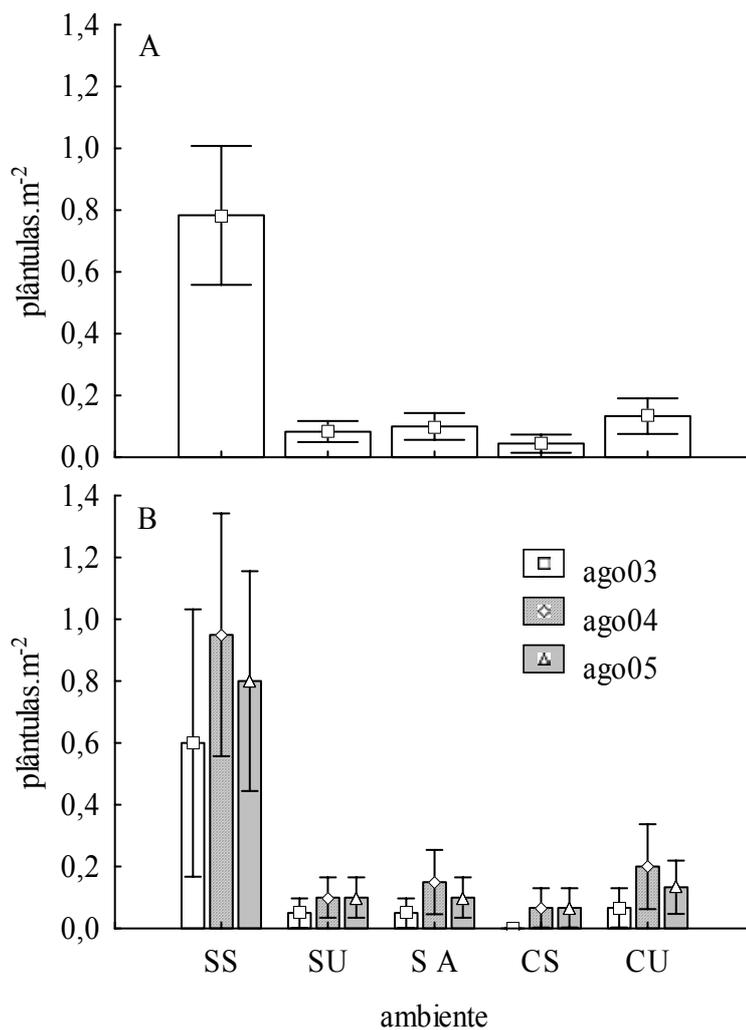


Figura 19 - Densidade de plântulas de *T. brasiliensis* (média e erro-padrão), anual (A) e em cada ano separadamente (B), em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Em (A): média difere, significativamente, entre os ambientes ( $p < 0,05$ ; Kruskal-Wallis).

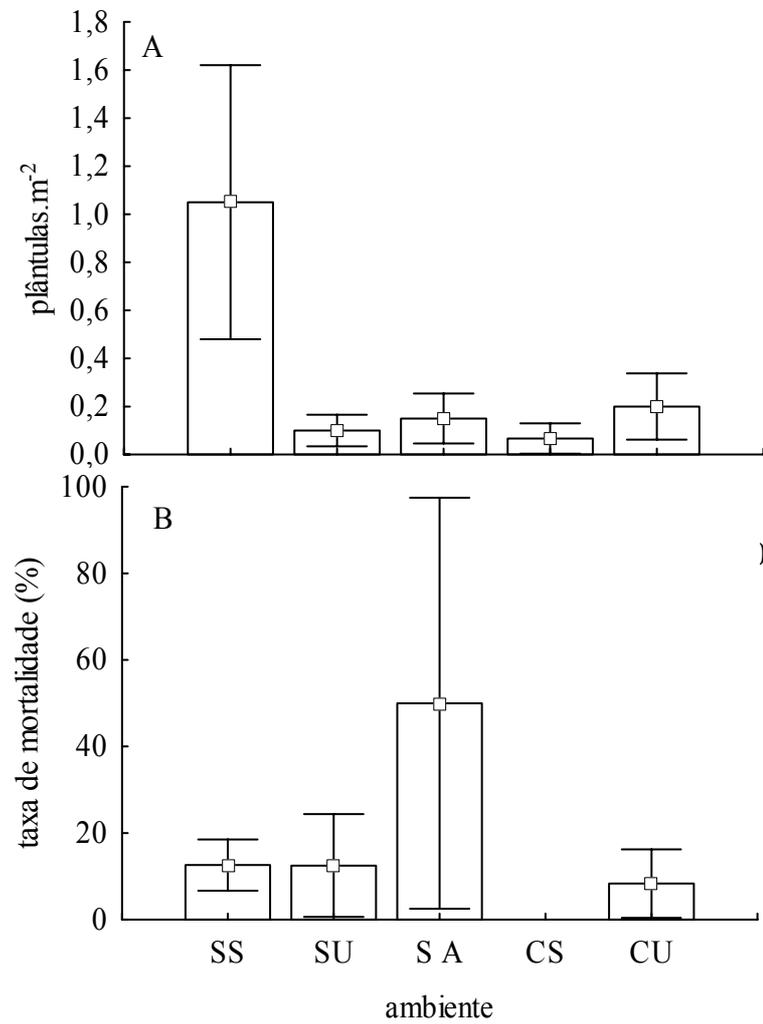


Figura 20 – Emergência (A) e Taxa de mortalidade (B) de plântulas de *T. brasiliensis* (médias e erros-padrão) ocorridas durante o ano (Agosto/2003 a Julho/04) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias não diferem entre si ( $p > 0,05$ , Kruskal-Wallis).

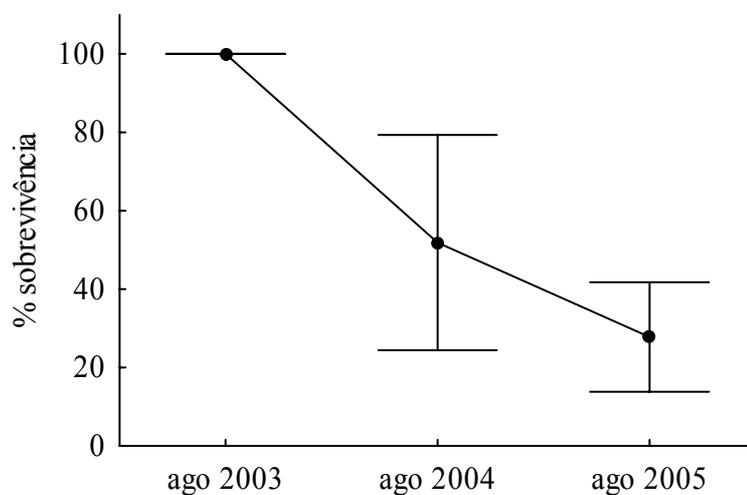


Figura 21 – Sobrevivência (%média e erro-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis* em SS, após 1 e 2 anos da primeira observação (Agosto/03). Médias não diferem entre si ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis).

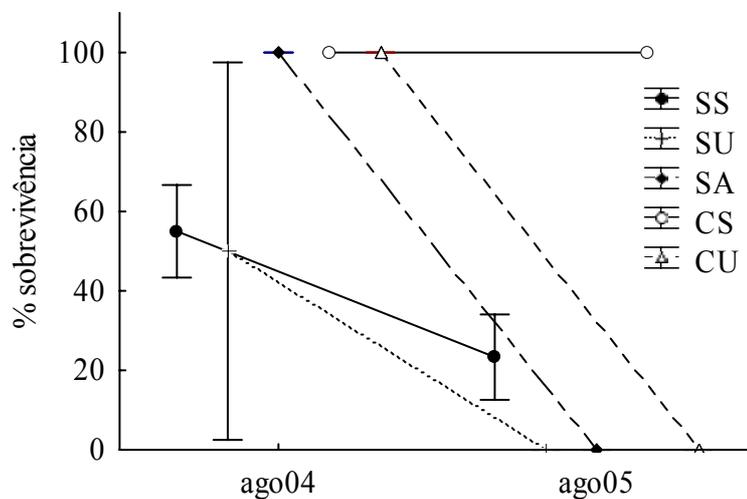


Figura 22 – Sobrevivência (%média e erro-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis* que emergiram durante o período estudo (Setembro/2003 a Agosto/2004), em Agosto/04 e Agosto/05. Médias entre os ambientes não diferem entre si ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis).

### 3.3. Crescimento de plântulas

#### *Ocotea pulchella*

As análises de crescimento não foram realizadas para as plântulas de *O. pulchella* no SU, devido o reduzido número de plântulas, dentre aquelas que estavam presentes no início das observações (Agosto/03), que sobreviveram até a última avaliação (Agosto/05). A altura e número de folhas destas, não variou, significativamente, entre os anos avaliados em nenhum dos ambientes ( $p < 0,05$ , Tukey) (Figura 23) Do mesmo modo, a TCR em altura e número de folhas, calculadas com os dados do intervalo de dois anos, não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos ( $p > 0,05$ ; Tukey), e foram correlacionadas entre si ( $p < 0,05$ , Pearson) (Figura 24).

Comparando-se o crescimento anual das plântulas que emergiram durante Setembro/2003 – Agosto/2004, observa-se que houve um incremento significativo em altura apenas em CU (Figura 25a), e um aumento do número de folhas em CS ( $p < 0,05$ , Kruskal Wallis) (Figura 25b). A TCR em altura não diferiu entre os ambiente (Figura 26a), enquanto a TCR em número de folhas foi mais elevada em clareiras quando comparado ao SA, sendo o valor em CS também maior que o estimado em SS (Figura 26b). As taxas de crescimento em altura e número de folhas não se correlacionaram entre si, mas correlacionaram-se positivamente com a luz (TCRalt:  $r = 0,25$  luz fevereiro e  $r = 0,39$  luz agosto; TCRnf:  $r = 0,23$  luz fevereiro e  $0,21$  luz agosto;  $p < 0,05$ ; Pearson).

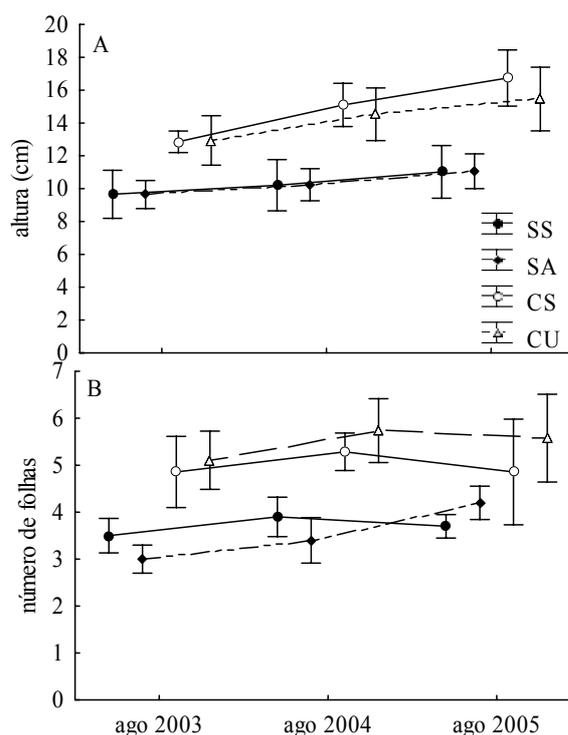


Figura 23 – Variação em altura (A) e número de folhas (B) (médias e erros-padrão) das plantas de *O. pulchella* amostradas em agosto de 2003, em distintas condições de uma floresta de restinga. Não foi verificada diferença significativa entre os períodos ( $p > 0,05$ ; Anova).

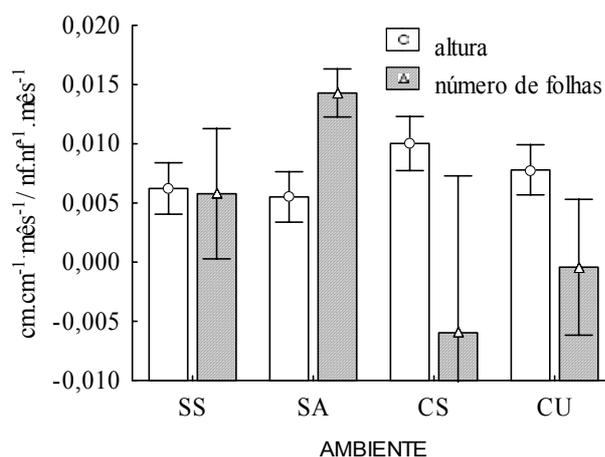


Figura 24 – Taxa de crescimento relativo em altura e número de folhas (médias e erros-padrão), calculados com os dados do intervalo de 2 anos, dos indivíduos da regeneração natural (Agosto/2003) de *O. pulchella*, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Análise de variância não foi significativa ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis, para altura, e Anova para número de folhas).

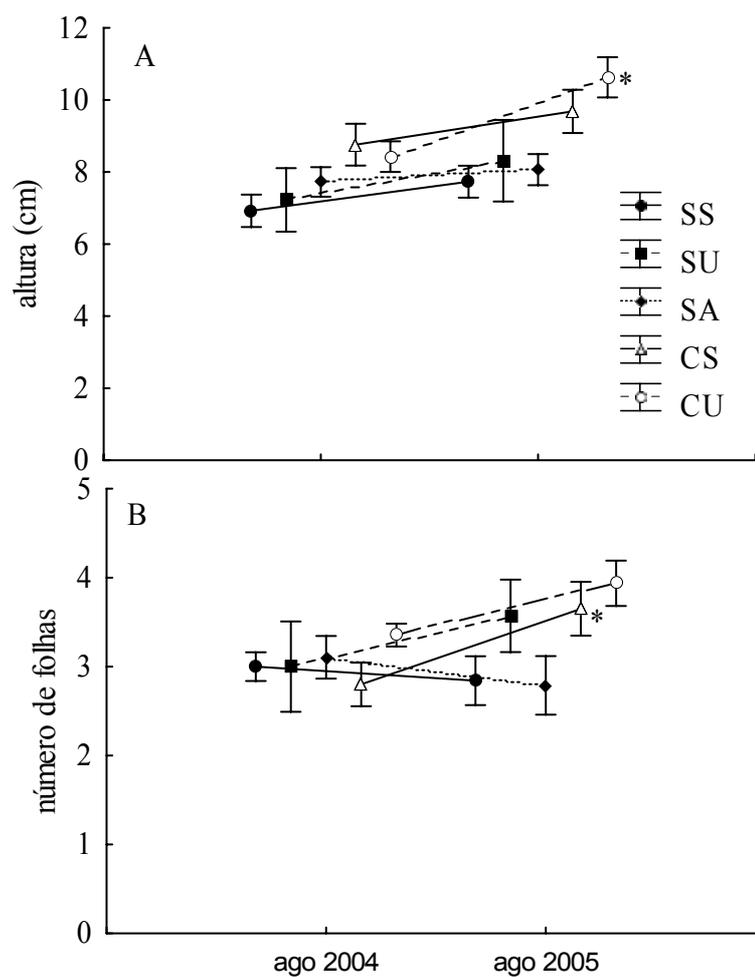


Figura 25 – Variação em altura (A) e número de folhas (B) (médias e erros-padrão) entre o período de Agosto/04 – Agosto/05, das plântulas de *O. pulchella* que emergiram durante o período de estudo. \* Média, significativamente, mais elevada que período anterior ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).

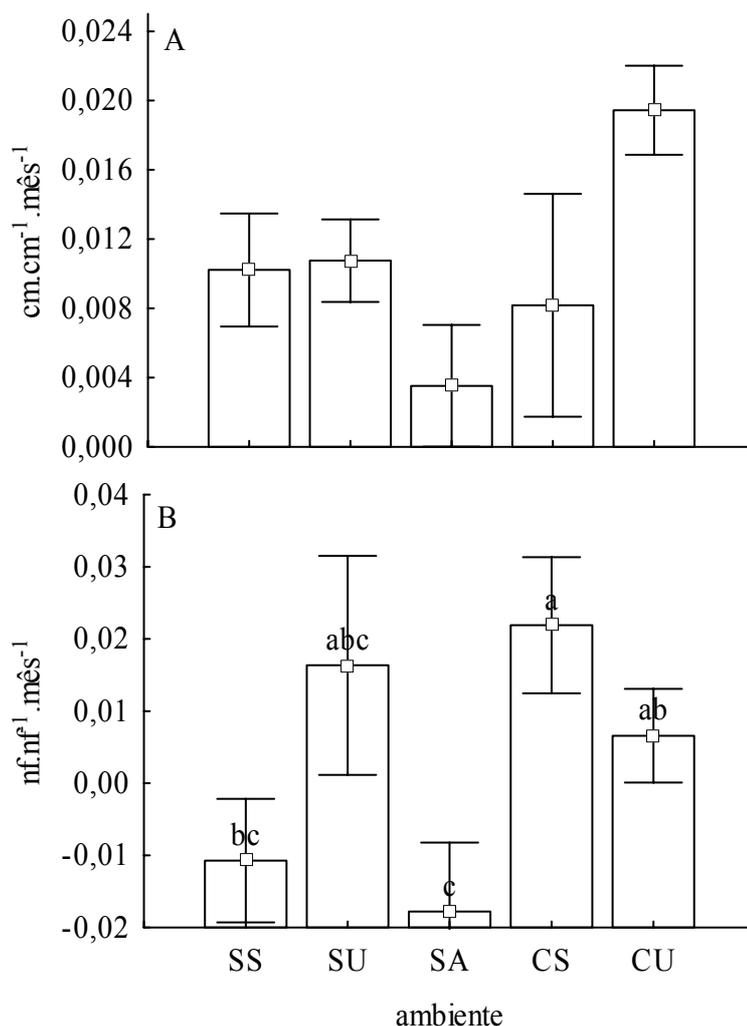


Figura 26 – Taxa de crescimento relativo (período entre agosto/2004 – 05) em altura (A) e número de folhas (B) (médias e erros-padrão) dos indivíduos de *O. pulchella* que emergiram durante o período avaliado, em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Em (A) médias não diferem significativamente ( $p > 0,05$ ; Anova). Em (B) médias seguidas da mesma letra não diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Fischer LSD).

#### *Ternstroemia brasiliensis*

O crescimento em altura e número de folhas de *T. brasiliensis* foi estimado apenas nas plântulas em SS, único ambiente onde essas sobreviveram durante os dois anos de amostragem, não tendo sido observados acréscimos significativos quanto a essas variáveis (Figura 27).

Nas plântulas que emergiram durante Agosto/2004 a Agosto/2005, a estimativa do crescimento só pode ser estimada em SS, que apresentou, em comparação com os demais ambientes, uma quantidade ligeiramente maior de sobreviventes ( $n=3$ ), e em CS, embora nesta os dados se referem somente a uma única planta. Deste modo, a análise de variância, entre os períodos, foi realizada apenas em SS, onde foi verificado acréscimo apenas em número de folhas (Figura 28).

A taxa de crescimento relativo em altura foi próxima de zero para ambas *coortes* de plântulas, estimadas em  $0,002 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{mês}^{-1}$  ( $\pm 0,001 \text{ e.p.}$ ) e  $0,03 \text{ cm.cm}^{-1}.\text{mês}^{-1}$  ( $\pm 0,01 \text{ e.p.}$ ), para as mais velhas e as mais jovens, respectivamente. A taxa de crescimento relativo em número de folhas estimada nas primeiras, também foi próxima de zero ( $-0,004 \pm 0,003 \text{ nf.nf}^{-1}.\text{mês}^{-1}$ ). Esta variável não pode ser calculada para as plântulas que emergiram durante o estudo, devido à ausência de folhas no período inicial.

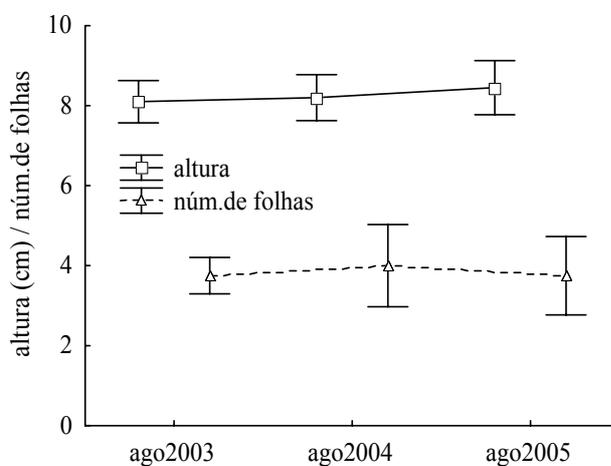


Figura 27 – Variação da altura e número de folhas (B) das plântulas de *T. brasiliensis* estimadas em agosto de 2003, 2004 e 2005, em distintas condições de uma floresta de restinga. *T. brasiliensis*. Médias não diferem entre períodos ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis).

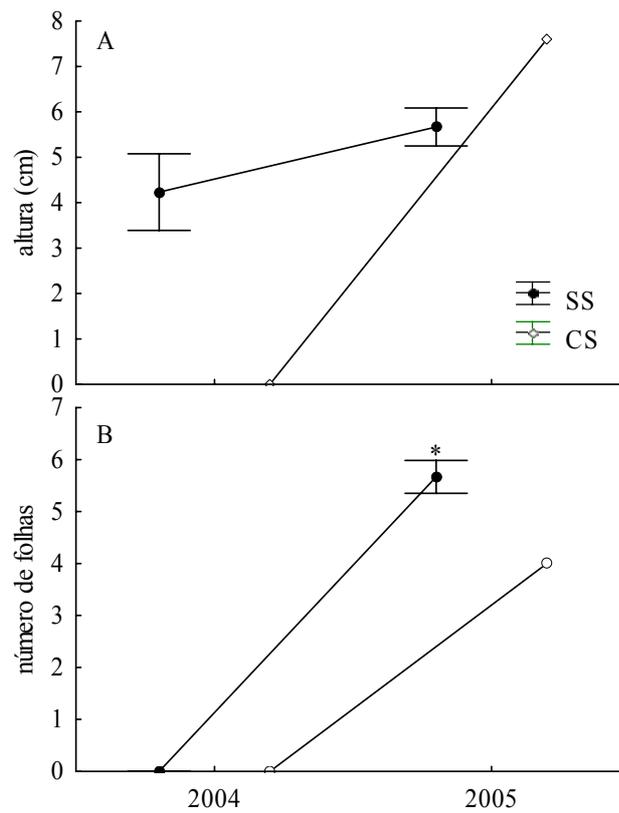


Figura 28 –Variação em altura (A) e número de folhas (B) entre o período de Agosto/04 – Agosto/05, das plântulas de *T. brasiliensis* que emergiram durante o estudo (Setembro/03 – Agosto/04), em SS e CS. \* Média, significativamente, mais elevada que período anterior ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).

#### 4. Discussão

##### *Ocotea pulchella*

A entrada de sementes de *O. pulchella* é determinada principalmente pela chuva de sementes, sendo observada sua presença na camada superficial do solo apenas em CU, e no seu período da dispersão, portanto a ela relacionada. A ausência desta espécie no banco de sementes do solo pode ser atribuída à sua semente relativamente grande – que são mais sujeitas ao ataque de predadores/patógenos-, com alto teor de umidade – mais susceptível a perda de viabilidade-, e sem presença de dormência e fotoblastia – que permite a pronta germinação após a sua dispersão, mesmo em locais não iluminados. Estas características são contrastantes àquelas descritas para espécies pioneiras, as quais são mais comumente encontradas neste compartimento (Baider *et al.* 1998).

A baixa representatividade de árvores pioneiras em florestas de restinga (Sugyama 2003) foi uma das explicações, sugerida por Guedes-Silva (2004), para a reduzida densidade de sementes de espécies arbóreas no solo destas comunidades. No presente estudo também foi observada a germinação de poucos indivíduos a partir do solo coletado, e apenas na amostragem realizada durante o verão, quando ocorre uma produção mais elevada de frutos que no inverno (Cap. 4). Provavelmente, a pequena incorporação de sementes no solo destas florestas, também está relacionada as suas características ambientais, como a alta penetração de luz – que pode permitir a germinação das sementes de espécies pioneiras, o alagamento e déficit hídrico nas camadas mais superficiais do solo - que podem reduzir a viabilidade das sementes-, e a espessa camada de raízes superficiais e de bromélias no solo - que podem reter as sementes antes de chegarem até este compartimento (Guedes-Silva 2004).

A densidade anual da chuva de sementes de *O. pulchella* foi mais elevada, quando considerados todos os frutos (intactos e predados/deteriorados), em SS e SA do que em CS, sendo neste último, juntamente ao SU, os únicos ambientes onde foi observada limitação da fonte de sementes. Estes resultados sugerem que a distribuição da chuva de sementes segue aproximadamente a dos indivíduos adultos, que ocorrem com alta frequência no SS e SA, embora muito menos abundante no último (ver Figura 1). A menor densidade de indivíduos no SA foi denotado também pela contribuição das

folhas desta espécie na serapilheira foliar, de apenas 3,3 %, enquanto em SS, representou 15,8% do total de folhas produzidas (Cap 4).

A esse despeito, quando consideradas apenas as sementes intactas, que pode se referir, em grande parte, às sementes dispersadas, apenas os valores de deposição de sementes no SA difere de CS bem como de SU, apresentando este ambiente (SA) a menor limitação de sementes de *O. pulchella*, principalmente, no componente de dispersão. Este resultado pode estar relacionado à distribuição mais uniforme dos indivíduos arbóreos neste ambiente, e de uma maior atividade dos dispersores. A seleção diferencial de fisionomias da restinga pela comunidade de aves foi descrita na Ilha do Mel, PR, onde determinadas espécies foram observadas apenas nas florestas inundáveis, e outras em ambas - florestas inundáveis e não inundáveis-, sendo atribuído, em parte, à disponibilidade de alimentos (Moraes 2005).

Ambientes de ecótono, como o SA (mangue-floresta de restinga), também apresentam diferenças abióticas que podem refletir em alterações importantes nas características e processos das populações de plantas e animais (Wiens 1992; Aizen and Feinsinger 1994, Murcia, 1996). A maior incidência de luz possibilitada pela vegetação mais baixa do mangue, aliado a maior disponibilidade de água e nutrientes proporcionada pelo lençol freático superficial (Britez *et al.* 2005), podem também favorecer a produção de frutos neste ambiente, inferido, pela média anual de deposição de frutos totais na serapilheira, mais elevada no sub-bosque alagado do que nos demais ambientes (Cap. 4). Deste modo, pode atrair mais dispersores, e, conseqüentemente, favorecer a dispersão, sendo igualmente estimado o menor valor, dentre os demais sub-bosque, de limitação de dispersão de sementes de *T. brasiliensis*.

O favorecimento da produção de frutos com o aumento da luz, temperatura, potencial hidrico e nutrientes, citado por diversos autores (Seghieri *et al.* 1995; Guariguata & Pinard 1998; Restrepo *et al.* 1999), pode ser responsável também pela elevada produção de frutos em arvore de CU, inferido pela média de sementes – a mais alta dentre os ambientes – e elevada variação entre os coletores.

A alta proporção de frutos predados/deteriorados e imaturos neste ambiente (CU), bem como em SS, deve estar associado à proximidade de arvores parentais aos coletores, relacionados, possivelmente, a sementes não dispersas e a queda de frutos pouco desenvolvidos. A predação, muitas vezes constatada ser por larvas de insetos que

penetram nas sementes ainda em formação, é citada como a principal fonte de mortalidade de sementes de espécies de *Piper* (Greig 1993) e *Chrysophyllum gonocarpum* (Bianchini 1998). Entretanto, para Janzen (1980) este evento (predação) têm um significado ecológico, pois pode contribuir para a redução da população de sementes nas proximidades com a planta-mãe e, conseqüentemente, gerar menor competição entre as plântulas emergentes.

Considerando a elevada demanda de energia de energia requerida para a floração e frutificação (Rathcke & Lacey 1985), a intensa produção destes frutos (imaturos e predados/deteriorados) no primeiro ano de amostragem, pode ter ocasionado a menor produção de sementes observada no segundo ano, particularmente em SA, que parece contar pelo menos em parte, com a chegada, por intermédio de dispersores, de sementes oriundas, provavelmente, também das árvores que se encontram no SS e CU. A alta pluviosidade deste período (1784mm para o período de Março/2003 – Fevereiro/2004 e 2480mm entre Março/2004 a Fevereiro/2005), também pode ter influenciado negativamente a produção de frutos de *O. puchella*, inferido pelas correlações inversas da deposição de frutos totais e intactos do segundo ano amostrado com a umidade do solo. A precipitação elevada pode agir também indiretamente, causando prejuízos mecânicos nas flores.

Alguns estudos sugerem que a dispersão pode ser direcionada a determinados microsítios, devido ao comportamento dos agentes de dispersão (Janzen 1980). Wenny & Levey (1998) relataram para *Ocotea endresiana* que, dentre quatro espécies de aves que removiam suas sementes, apenas os machos de uma delas (*Procnias tricarunculata*) dispersavam as sementes preferencialmente em clareiras, enquanto os demais deixavam as sementes próximas às árvores-mãe. Esses autores observaram que, embora a quantidade de sementes dispersa por esses machos tenha sido proporcionalmente pequena, a probabilidade de sobrevivência das plântulas emergidas era maior, devido à redução do ataque de fungos patógenos em clareiras. Concluíram, assim, que essas aves devem exercer um papel importante nos padrões de recrutamento e diversidade de espécies.

No presente trabalho, observou-se que as clareiras não parecem ser 'alvos' de dispersores de *O. pulchella*, que são aves também, sendo em CS estimada a maior limitação de sementes, ocasionada tanto pela limitação da fonte como de dispersão.

Entretanto, neste ambiente (CS) foi estimado um número elevado de plântulas emergentes em relação à chuva de sementes, refletido na ausência de limitação ao estabelecimento realizado. Isto pode estar associado à dispersão secundária por formigas, considerando a presença de ninhos em sub-parcelas onde ocorria elevada emergência de plântulas, e a alta remoção (90%) de sementes de *O. pulchella* descrita nos experimentos realizados por Passos & Oliveira (2003) na Ilha do Cardoso. Segundo os autores, a grande quantidade de lipídios nas sementes são atrativas para uma variedade de formigas, o que pode sugerir a influência destes agentes na distribuição e padrão de recrutamento desta espécie, assim como proposto para outras espécies primariamente dispersadas por aves (Passos e Oliveira 2002).

A maior densidade de plântulas desta espécie amostrada em CU - que não diferiu apenas do SS, parece associada, antes a uma dispersão preferencial para estes ambientes, à ausência de limitação da fonte e de estabelecimento encontradas neste ambiente, refletindo condições de luz – que foi diretamente relacionada à densidade de plântulas-, e umidade do solo favoráveis. Deste modo, assim como o SS, que também apresenta elevada quantidade de sementes, densidade de plântulas e sobrevivência dos indivíduos mais velhos de *O. pulchella*, a CU parece promover um nicho de regeneração adequado.

Embora no experimento manipulado de germinação, onde as sementes encontrava-se protegidas pela malha de nylon, este processo tenha sido reduzido nas clareiras, especialmente as secas (Cap. 1), não se observou uma menor emergência de plântulas na regeneração natural nestes ambientes. Considerando o atraso na germinação de *O. pulchella* sob radiação com alta incidência de vermelho-extremo-sujeitando, portanto, as sementes por mais tempo a ação de herbívoros/patógenos (Cap. 1), pode ser suposto a pressão destes agentes mais fortemente nos ambientes de sub-bosque.

A sobrevivência das plântulas que emergiram foi favorecida nas clareiras, sendo diretamente correlacionado a luz. Como não foi verificado forte influência do ambiente na sobrevivência das plântulas mais velhas da regeneração, pode ser sugerido a exigência de níveis mais elevados de luz na fase inicial de desenvolvimento, tendência esta observada nos experimentos de crescimento, onde a influência, positiva, das clareiras foi mais perceptível nas plântulas do que nos juvenis (Cap.2). Entretanto, nos

experimentos com plantas instaladas no campo, os percentuais de sobrevivência não diferiram entre os ambientes (Cap. 2), o que pode também sugerir a atuação da predação e patógenos na fase pós-germinação, mas, antes relacionado à proximidade de indivíduos co-específicos (Janzen 1970), ao ambiente de sub-bosque.

Os herbívoros e patógenos são elementos importantes na composição do nicho de regeneração das espécies, sendo comum sua ação seletiva nos micro-ambientes da floresta, encontrado tanto com maior intensidade no sub-bosque da floresta como em clareiras (Connell 1971; Janzen 1970; Schupp 1995). Os efeitos sobre a sobrevivência são quase sempre relacionados a plântulas mais jovens (Streng *et al.* 1989), sendo descrito por Augspurger (1983) uma taxa de mortalidade, atribuída a doenças, de 64-95% nos três primeiros meses após a emergência de plântulas de *Platypodium elegans* em floresta tropical.

A ausência de evidencia da ação destes agentes pode decorrer da rapidez com que este processo ocorre, todavia, no SA, onde a chuva de sementes foi alta quando comparada a CS e SU mas sem diferenças significativas na emergência e densidade de plântulas, os fatores abióticos relacionados ao alagamento, tais como a perda de viabilidade das sementes, redução na germinação (cap 1) e inibição do desenvolvimento das plantas de *O. pulchella* (Cap. 2), também deve responder, em boa parte, para este resultado. A possibilidade de um micrositio favorável à ocorrência das sementes não ser o mais adequado para a sobrevivência da plântula, parece ocorrer amplamente em sistemas naturais, e pode exercer um grande impacto sobre a quantidade total de recrutamentos nas florestas como um todo, e na distribuição das plântulas entre os microambientes (Schupp 1995). Schupp (1995) cita o exemplo de uma espécie da floresta paludosa (*Nyssa aquatica*), que, nos locais onde o alagamento é mais acentuado, suas sementes ocorrem com mais frequência e intensidade, e, embora sua germinação seja reduzida nestes ambientes, sua sobrevivência é significativamente maior quando comparados aqueles de alagamento menos severo, onde se observa maior pressão de predadores.

A menor densidade de plântulas de *O. pulchella* encontrada no SU parece ser determinada pela limitação de sementes, refletindo o reduzido número de indivíduos arbóreos nestes locais, e, principalmente, pelo estabelecimento. Provavelmente, além de uma redução nos indivíduos pós-germinação, que foi indistinta entre as fisionomias de

sub-bosque avaliadas, as plantas de *O. pulchella* devem sofrer uma subsequente restrição ao recrutamento, inferido pelos menores valores dos parâmetros de crescimento encontrados para os juvenis mantidos neste ambiente, enquanto foram semelhantes entre o SS e as clareiras (Cap 2). Considerando a importância tanto da umidade, como da fertilidade do solo para a sobrevivência dos indivíduos mais velhos (Cap. 2), pode ser sugerido que, a limitação de recrutamento de *O. pulchella* no SU decorre, principalmente, das características particulares do solo, que apresenta hidromorfia acentuada, inclusive com a formação em alguns pontos de Organossolos (Gomes 2005). Embora não ocorra um alagamento (afloramento do lençol freático) como o observado em SA, a saturação hídrica do solo, que permanece elevada quase o ano todo (observação pessoal), deve levar a uma condição de hipoxia e à redução do pH. Isso, por sua vez, impede a decomposição da serapilheira, e, conseqüentemente, a disponibilização de nutrientes, acarretando os menores valores de índice de fertilidade (v) (Gomes 2005). Além dos efeitos exercidos diretamente pelas propriedades químicas, a grande espessura da serapilheira acumulada, que pode chegar a mais de 40cm, deve dificultar a fixação das plântulas.

A menor limitação ao estabelecimento estimada em SA, em comparação com SU, pode ser, em parte, pela irradiância um pouco mais elevada neste ambiente, propiciada por um dossel mais descontínuo e pela vegetação mais baixa no seu limite (mangue), o que favorece a tolerância das plântulas ao alagamento (cap 2). Além disso, a maior heterogeneidade do SA em relação às flutuações do lençol freático e irregularidade do terreno, também pode aumentar as chances da reprodução por sementes comparado a ambientes inóspitos mais uniformes (Cook 1980).

Embora *O. pulchella* tenha mostrado tolerância ao alagamento (Cap 2), muitas vezes a sobrevivência dos indivíduos nesses ambientes (SA) esteve mais relacionada à presença de microhabitats, gerados por deposição irregular de areia, troncos caídos, espaços interfoliares e rizoma de bromélias que possibilitam que as plântulas fiquem livres do alagamento severo, condição que pode durar vários meses. A importância das bromélias como refúgios de estabelecimento de plântulas foi citada para outras espécies arbóreas da restinga (Scarano *et al* 1997; Macedo & Monteiro 1987; Fialho & Furtado 1993) e de florestas úmidas (Benzing 1990). Segundo Bianchini (1998) as variações

micro-topográficas podem determinar o grau de hipoxia ao qual a espécie será submetida, afetando, portanto, o padrão espacial de árvores em área alagável.

Analisando a sobrevivência das plântulas que emergiram durante o estudo e daquelas já existente no início deste, pode-se concluir que a mortalidade é mais acentuada durante o primeiro ano de vida (Cap 4), fato comumente descrito na literatura. Esta mortalidade precoce pode estar relacionada, em grande parte, pelas características intrínsecas dos indivíduos, especialmente o vigor da plântula, geralmente, associado a massa de sementes, período de emergência (Streng *et al.* 1989), e condição da germinação (Figliolia 2005).

A partir desta fase (pós germinação) e/ou durante esta, até aproximadamente os dois anos, a sobrevivência das plântulas parece ter sido mais fortemente influenciada pelas restrições impostas pelas condições ambientais, denotado pelos percentuais de sobrevivência similares entre os ambientes nas plantas mais velhas no segundo ano de observação, enquanto, as mais jovens apresentaram maior sobrevivência em clareiras. A correlação relativamente mais alta da emergência com a mortalidade de plântulas em SA e CU pode estar refletindo a seletividade ambiental sobre a sobrevivência destas. Streng *et al.* (1989) cita, para espécies em floresta que sofre inundações, o alagamento, situações de seca, proximidade com indivíduos co-específicos, e herbívoros, como principais causas da mortalidade para plântulas menores de um ano.

A baixa mortalidade das plântulas amostradas no início do estudo, do primeiro para o segundo ano de amostragem, sugere que aquelas que resistiram, por mais de um ano, às condições ambientais a que estavam submetidas têm maiores chances de serem recrutadas para o próximo estágio de desenvolvimento. A redução na mortalidade com a idade e/ou tamanho das plantas, em consequência do aumento na resistência e habilidade competitiva, é frequentemente descrito na literatura (Cook 1979; Clark & Clark 1987, 1992). Deste modo, pode ser esperado que a classe de plântulas de uma população apresente a maior dinâmica, estando susceptível às variações na chuva de sementes (Schupp 1990, De Stevens 1994), e ocorrência de eventos estocásticos (Bianchini 1999), denotado neste estudo pelas correlações entre a densidade de plântulas, chuva de sementes, emergência e mortalidade.

Diante dos resultados, sugere-se que a o recrutamento de *O. pulchella* depende, principalmente, de fatores abióticos, representado pela distribuição espacial das

plântulas que segue proximamente a de adultos. A distribuição agregada no SS é consistente com o observado em espécies de árvores de florestas tropicais secas (Hubbell 1979), e provavelmente, deve-se as condições, mais uniformes, a maior fonte de sementes e bom estabelecimento das plantas. No SA, a dispersão de sementes é favorecida, entretanto, seu estabelecimento é reduzido, provavelmente, em decorrência, em grande parte, da ação do alagamento. A maior dispersão de sementes, pressão do alagamento, e ocorrência de microsítios que servem como refúgios ao alagamento, parecem ser os principais fatores na determinação do padrão espacial de *O. pulchella* no SA, menos agregados do que observado no SS.

#### *Crescimento das plântulas de O. pulchella na regeneração*

O crescimento das plantas tem sido considerado um importante aspecto para o entendimento da dinâmica das florestas, sendo uma das características mais mencionadas na diferenciação entre as categorias ecológicas de sucessão (Bazzaz & Picket 1980).

O reduzido crescimento em altura e número de folhas das plântulas de *O. pulchella*, os quais não sofreram acréscimos significativos durante os dois anos avaliados, e a baixa plasticidade em altura – inferida pela ausência de diferenças significativas entre os ambientes-, têm sido descritos para árvores consideradas tolerantes à sombra (Biachini 1998; Pimenta 1998; Clark & Clark 1992; De Steven 1994; Souza & Válio 2003).

Acréscimos significativos nestas variáveis (altura e número de folhas) foram constatados apenas nos indivíduos mais jovens, que emergiram em ambientes de clareiras, o que está de acordo com o descrito por Guardia (1996) para *Hymanea courbaril*. A autora comparou o crescimento inicial desta espécie climácica com o de árvores pioneiras, observando um crescimento exponencial para a primeira. Essa, numa primeira fase - com duração de cerca de 60 dias -, apresentou medidas que superavam aquelas das pioneiras, tendência que foi invertida após este período, com diminuição do crescimento na espécie climácica.

O incremento em altura e número de folhas destas plântulas foi diretamente relacionado a irradiância, denotando o favorecimento por níveis mais elevados de luz que o encontrado em sub-bosque da floresta, tal como mencionado para a maioria das

árvores tropicais, independentemente de sua categoria ecológica (Howe 1990; Bianchini 1998; Clark & Clark 1992, Chandrashekara & Ramakrishnan 1993). Entretanto, variações significativas entre os ambientes foram constatadas apenas para a TCR em número de folhas, que foi maior em CS quando comparado ao SA, sugerindo a influência positiva da luz, e negativa da umidade do solo, sobre este parâmetro.

A menor produção de folhas e a abscisão foliar no SA pode decorrer da associação dos efeitos do sombreamento e da condição de hipoxia, que podem estar submetidos em períodos de alagamento (Kozlowski & Pallardy 1984; Drew 1991; Bianchini 1999), sendo consistente com os resultados obtidos em condições semi-controladas (Cap 2). Todavia, cabe ressaltar que nos indivíduos mais velhos (plântulas do início da amostragem) observou-se uma tendência oposta, que pode estar refletindo o recrutamento destas plântulas em microsítios favoráveis encontrados neste ambiente, conforme descrito anteriormente, como a incidência de maior radiação e a presença de locais com menor interferência do alagamento. A alta heterogeneidade espacial da cobertura arbórea de florestas alagadas, e conseqüentemente, da luminosidade no sub-bosque, foi associada as maiores variações individuais nas taxas de crescimento de *Crhysophyllum gonocarpum* quando comparada a áreas não alagáveis (Bianchini 1998).

Nos experimentos semi-controlados, as plântulas de *O. pulchella* apresentaram os menores valores de crescimento em SU (Cap.2), enquanto na regeneração natural as plântulas que emergiram nesses locais (SU) não tiveram taxas de crescimento relativo significativamente diferentes dos demais. Esse fato pode ser atribuído tanto ao pequeno número de plântulas avaliado nestes ambientes, como da heterogeneidade ambiental da floresta, refletido nos elevados valores de variância. Cabe ressaltar a seleção dos pontos para a montagem do experimento de crescimento, onde se procurou locais mais homogêneos e com maior nitidez dos gradientes avaliados, neste caso mais úmidos e sombreados. Nas análises de crescimento das plântulas amostradas inicialmente, o SU foi excluído, visto o escasso número de indivíduos que sobreviveram até o final do estudo.

O baixo investimento em altura e número de folhas resulta em tamanhos muito aproximados, entre diferentes *coortes* de plântulas, o que torna a idade das plântulas mais importante para a modelagem de sua regeneração (Jones & Sharitz 1998). Isso, segundo Bianchini (1998), pode ajudar a explicar o pequeno recrutamento de plantas

maiores que 1,5m, sendo que no presente trabalho observou-se – embora não de maneira sistematizada – relativamente poucos indivíduos juvenis. Esse comportamento é descrito para as espécies denominadas “oportunistas” ou secundárias, as quais não requerem luz para germinação e sobrevivência, formando um banco de plântulas que crescem lentamente, mas que podem alcançar o dossel, ou mesmo ultrapassá-lo (emergente), em ‘pulsos de crescimento’ associados com aberturas ocasionais do dossel (Clark & Clark 1987).

#### *Ternstroemia brasiliensis*

A chuva de sementes parece ser determinante para a regeneração de *T. brasiliensis*, inferido pela ausência da emergência de plântulas nos solos coletados, mesmo no período de sua dispersão, e pode ser atribuído das características de sua semente, semelhante às citadas para *O. pulchella*, sendo observado nas sementes enterradas desta espécie (Cap. 1), a perda de viabilidade fisiológica em curto tempo, e predação por larvas de insetos.

A deposição de sementes de *T. brasiliensis* foi muito baixa, à despeito da alta densidade de indivíduos arbóreos na parcelas (PAP  $\geq 15$ cm), que contribuem com 3,5% do total de amostrados (Souza *et al.* 2006). Foi também irregular quanto à queda das unidades de dispersão nos coletores, geralmente associada à proximidade dos adultos. A distribuição destes parece estar associada, ainda mais intimamente do que *O. pulchella*, com os solos melhor drenados, situados nas antigas cristas praias, onde estão inseridos os ambientes mais “secos” dentre aqueles tratados no presente estudo (ver Figuras 1 e 5, e, também Figura 6 na Introdução Geral). No sub-bosque seco (SS) a deposição de sementes foi mais elevada, mas centrada em alguns poucos indivíduos, próximo aos coletores, que produziram mais intensamente. Esse fato produziu uma elevada variância e, conseqüentemente, ausência de diferenças significativas entre os ambientes.

Segundo Guedes-Silva (2004) a baixa densidade de chuva de sementes encontrada em duas formações de restinga em Bertioga-SP, pode decorrer da presença de espécies com padrão supra-anual e baixa produção de propágulos, bem como da ocorrência de muitas árvores jovens, inferido pela altura e diâmetro reduzidos dos indivíduos da comunidade. *Ternstroemia brasiliensis* não apresenta padrão supra-anual de frutificação (Rodrigo Castro – com. pessoal), mas a possibilidade dos indivíduos

arbóreos serem ainda jovens, pode ser considerada, visto que a população foi amostrada com valor relativamente baixo de dominância comparado ao número de indivíduos (Souza *et al.* 2006). A pequena contribuição da deposição de folhas desta espécie, mesmo na serapilheira foliar do SS (5,2% do total de folhas produzidas), quando comparado a outros estudos em florestas de restinga, onde esta espécie apresenta altos valores de dominância e participação na serapilheira foliar (Britez 1994; Pires *et al.* 2006), também pode denotar o pequeno desenvolvimento das árvores na parcela.

Outra especulação que pode ser feita é que, como várias árvores de *T. brasiliensis* foram observadas com frutificação intensa nas bordas das florestas do Parque, e na parcela, muitos indivíduos estão ocupando o sub-bosque da floresta, pode ser suposto que a menor irradiância esteja afetando negativamente a produção dos órgãos reprodutivos (Mantovani & Morellato 2000), inferido também pela correlação positiva entre a produção de sementes desta espécie com a luz.

A dispersão dos propágulos de *T. brasiliensis*, que conta com a exposição das sementes, de vermelho-intenso, as quais são removidas por aves (Rodrigo Castro, comunicação pessoal), foi favorecida, embora em valores muito pequenos, nos ambientes de clareiras, especialmente as úmidas, e sub-bosque alagado-inferido pelos menores valores de limitação de dispersão-, provavelmente, relacionado ao comportamento dos dispersores (Wenny & Levey 1998), discutido anteriormente. As clareiras úmidas podem talvez ser mais atrativa para os dispersores, por apresentar produção de frutos mais elevada, inferido pela contribuição desta fração na serapilheira produzida de 5% em CU e de 3% em CS, possivelmente devido a maior disponibilidade de água na primeira.

Todavia, a autocoria parece ser predominante na dispersão de *T. brasiliensis* na área amostrada, inferido pelos elevados valores de limitação deste componente no SS, onde a deposição de sementes, foi relativamente alta, mas acompanhada de uma alta variância entre as amostras. A alta limitação da dispersão neste ambiente também pode ter sido influenciada pela interação com outras espécies de plantas, sendo que, no mesmo período de dispersão de *T. brasiliensis*, uma espécie de mirtácea (*Myrcia bicarinata*) estava produzindo abundantemente (dados não apresentados). Considerando-se que estas espécies possuem dispersores em comum (Rodrigo Castro-

com.pessoal), a fraca produção de frutos de *T. brasiliensis* pode ter sido menos atrativa para os frugívoros, os quais teriam buscado seu alimento preferencialmente na mirtácea.

Assim como para a produção de frutos, a fase de emergência e subsequente a esta, de *T. brasiliensis* parece ser crítica à sua regeneração, sendo estimado, valores máximos de limitação de estabelecimento, exceto em SS, embora também neste ambiente tenha sido alta. Carrasco (2003) também relata um baixo estabelecimento dessa espécie em viveiro florestal, não sendo incluída entre as espécies consideradas com bom potencial para produção de mudas visando à recuperação de áreas degradadas de restinga.

A mortalidade nesta fase pode estar relacionada à susceptibilidade das plântulas à ação de predação/patógenos – algumas vezes sendo evidente a predação de seus cotilédones, e exigências quanto a condições ambientais, inferida pela mortalidade dos poucos indivíduos em SU, SA e CU, e a baixa resistência das sementes e plântulas a períodos prolongados de saturação hídrica elevada, especialmente, quando associada a locais com radiação com baixa razão V:VE (Cap 1 e 2).

Estes resultados são consistentes com a distribuição agregada dos adultos, os quais ocorrem com baixa frequência e abundância nos locais especialmente nos que sofrem alagamento, e com os resultados obtidos por Marques (2002) em floresta inundável de restinga na Ilha do Mel-PR, que também encontrou uma alta limitação de sementes, emergência e estabelecimento dessa espécie. Entretanto, diferente do observado neste estudo, a autora observou uma pequena limitação ao recrutamento na floresta não inundável, referente praticamente aos componentes de dispersão e estabelecimento, pois apresentou abundante chuva de sementes.

A baixa densidade de regenerantes de *T. brasiliensis*, comparada a de indivíduos arbóreos, também foi observada em florestas de restinga, baixa e abertas, da Ilha do Cardoso, que foram utilizadas, a cerca de 40 anos, para roça de subsistência e retirada de madeira. Contudo, em trecho de floresta - também aberta e ligeiramente mais baixa, mas com maior umidade do solo e sem indícios de perturbação antrópica- foi amostrada como a espécie de maior valor de importância no estrato arbóreo, seguida de *O. pulchella*, e no compartimento da regeneração, tendo apenas suas posições invertidas.

Estes resultados podem sugerir que, exceto em locais muito úmidos e sombreados- o qual deve inibir seu estabelecimento, a regeneração adequada de *T.*

*brasiliensis* depende, principalmente, de fonte abundante de propágulos, que parece, por sua vez, estar relacionado a situação e idade dos indivíduos adultos.

Na área no presente trabalho observa-se uma grande irregularidade do relevo, contando em grande extensão com locais de maior umidade do solo. Esta condição, provavelmente, contribuiu para a coexistência de uma alta riqueza de espécies, sendo encontrado na parcela 121 espécies arbóreas (Souza *et al.* 2006), enquanto nas florestas de restinga do PEIC estudadas por Sugiyama (2003) foram encontradas entre 22 e 26 espécies, resultando numa floresta de maior estrutura. Pode-se supor, portanto, que estes fatores condicionam uma menor radiação, tanto ao nível do solo, afetando o estágio inicial de desenvolvimento das plântulas de *T. brasiliensis*, quanto ao nível da copa, considerando que muitas árvores desta espécie estão no sub-bosque, o que pode vir a interferir na sua produção de frutos. Outros fatores, que podem ser especulados é uma menor competitividade desta espécie, e como já mencionado, da possibilidade de parte dos indivíduos arbóreos de *T. brasiliensis* na parcela não terem atingido seu estado reprodutivo.

A sobrevivência relativamente alta de *T. brasiliensis* em SS e CS, especialmente em relação à última, diz respeito ao recrutamento de poucos indivíduos, possibilitado, possivelmente, pelas condições mais adequadas de irradiância e umidade do solo.

Os resultados demonstram para o SS, uma confluência entre sementes e plântulas - ou seja, os microsítios mais favoráveis a ocorrência de sementes também o são para o recrutamento das plântulas-, e ausência dos efeitos da presença de adultos co-específicos (dependência da distância). Padrão de distribuição agregada, como observado para *T. brasiliensis*, também foi descrita para *Bertholletia excelsa*, que foi encontrada apenas em solos bem drenados (Peres & Baider 1997), e para espécies pioneiras, devido a exigência de alta luminosidade para sua sobrevivência (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992).

Uma baixa produção de sementes, alta sobrevivência de plântulas, maior densidade de plântulas nas proximidades de árvores da mesma espécie, e resistência à seca foram descritas para *Quercus nigra*, em florestas com inundações temporárias. Todavia, ao contrário de *T. brasiliensis*, *Q. nigra* apresentou uma elevada densidade de plântulas, atribuída tanto a germinação de novos indivíduos, como pelo rebroto (Streng *et al.* 1989). A propagação vegetativa, como alternativa para a reprodução de espécies

que ocorrem em floresta de restinga com alta interferência de água, também foi citada por Scarano *et al.* (1997), e poderia explicar a alta densidade de adultos agrupados e a baixa quantidade de sementes produzida por *T. brasiliensis*, considerando o alto perfilhamento encontrado em indivíduos arbóreos (Britez 1994). Embora isto não tenha sido evidente na avaliação das plântulas, seria de grande importância estudo direcionado a este aspecto para confirmar se esta espécie apresenta ou não esta adaptação.

Diante dos resultados, pode ser suposto que a maior densidade de plântulas encontradas, em SS, ocorre, principalmente, em função da maior disponibilidade de fontes de sementes, e drenagem do solo. Sob esta condição, geralmente, se desenvolve uma vegetação mais baixa propiciando maior entrada de luz (Silva & Britez 2005), o que deve favorecer a sobrevivência e crescimento das plântulas de *T. brasiliensis*, sendo, portanto, o nicho de regeneração mais adequado para esta espécie. Entretanto, a área relativamente pequena da parcela ocupada por ambientes de sub-bosque secos, e a pequena produção de frutos, deve estar refletindo na baixa densidade de regenerantes desta espécie no local, embora uma ampliação da amostragem poderia contribuir para a afirmação destas premissas.

Embora nas clareiras secas também se encontra condição adequada para o estabelecimento de plântulas de *T. brasiliensis*, além de se beneficiarem da dispersão de sementes, a ocupação destas parece ser limitada pela escassez da fonte de propágulos.

#### *Crescimento das plântulas de T. brasiliensis na regeneração*

A altura e número de folhas das plântulas de *T. brasiliensis* não sofreu variações significativas durante os dois anos (avaliados apenas nas plântulas de SS), apresentando taxas de crescimento relativo próximos a zero. Mesmo para as plântulas que emergiram durante o período de estudo, onde era esperado um crescimento maior, somente o número de folhas, nas plântulas em SS, aumentou no decorrer de um ano. O maior acréscimo de folhas em relação à altura também foi observado nos experimentos em condições semicontroladas (Cap. 2).

O baixo investimento em altura parece ser uma característica intrínseca da espécie, visto predominar nas florestas mais baixas (dossel com cerca de 3 a 8m) (Stuzman 2000; Carrasco 2003; Silva & Britez 2005), e pode ser um fator de pressão seletiva para a sua ausência em floresta mais altas. A baixa estatura em vegetação de

restinga foi atribuída aos baixos teores de argila e, conseqüentemente, baixo potencial de retenção de água no solo, reduzida fertilidade e elevada acidez do substrato, além de estresses que podem sofrer com flutuações drásticas na umidade do solo, e com os ventos constantes e aerossóis marinhos, que danificam as gemas apicais (Carrasco 2003; Silva & Britez 2005).

A taxa de crescimento relativo do número de folhas, negativa, estimada nas plântulas mais velhas de *T. brasiliensis* pode decorrer da predação, algumas vezes observada (Cap 4). Todavia, inferido pelos resultados com as plântulas mais jovens e no experimento de crescimento (Cap.2), parece haver uma tendência a um maior investimento neste órgão (folhas) do que em altura.

O lento crescimento, com armazenamento de nutrientes, principalmente em biomassa lenhosa, e um maior investimento em folhas, as quais podem participar da ciclagem mais rápida de nutrientes, e a capacidade de translocação de nutrientes das folhas antes da sua abscisão (Pires *et al.* no prelo), pode representar uma adaptação aos solos pobres da restinga, e denotar sua importância nesse ecossistema.

## 5. Conclusões

Embora as duas espécies estudadas apresentem densidade e distribuição espacial de árvores aproximadas entre si, pode ser observado um padrão de regeneração distinto entre elas, relacionado às suas características ecofisiológicas.

*Ocotea pulchella* apresentou uma elevada dinâmica de plântulas, principalmente em SS, SA e CU, e por ser mais generalista quanto aos requerimentos de luz e umidade do solo, pode ser observada uma distribuição mais ampla tanto para os adultos quanto para os regenerantes, inclusive nos locais onde ocorre o afloramento do lençol freático. Enquanto *T. brasiliensis*, apresentou uma reduzida chuva de sementes e emergência, com recrutamento de poucos indivíduos, e apenas em SS e, ainda em menor densidade, em CS.

Ambas as espécies parecem ter o SS como nicho de regeneração adequado, embora as clareiras úmidas parece ser micrositios ainda mais favoráveis ao recrutamento de *O. pulchella*, e são desfavorecidas no SU e SA. O ultimo parece ser especialmente crítico para *T. brasiliensis*, devido a uma menor resistência ao

alagamento e, o primeiro, para *O. pulchella*, possivelmente, devido a interação entre sombreamento, saturação hídrica constate, e baixa disponibilidade de nutrientes.

Com exceção do ambiente em CS, onde se observa apenas a limitação de sementes (fonte e dispersão), em *O. pulchella* os eventos pós-germinação, relacionado principalmente às condições ambientais, foram em geral determinantes para seu recrutamento, ao passo que para *T. brasiliensis*, tanto a limitação de sementes, como os processos pós-germinação, foram importantes.

Considerando que a sobrevivência de plântulas recém germinadas, de ambas as espécies, foi favorecida em clareiras, a ocupação destas deve depender, especialmente, da entrada de sementes, embora cabe salientar que, devido à alta susceptibilidade das sementes de *O. pulchella* e *T. brasiliensis* a temperaturas muito elevadas, e as condições de umidade do solo –baixa para a primeira, e muito úmido para a última, a germinação nas clareiras pode ser reduzida (Cap. 1). Portanto, ajustes fenológicos adequados também devem ser importantes para a regeneração destas espécies nestes micrositios. Enquanto em *O. pulchella*, a deposição de sementes parece acoplada a presença de indivíduos reprodutivos, embora um indício de dispersão secundária pode ser observado em CS, em *T. brasilienses*, a dispersão das sementes pelas aves parece atuar favoravelmente para estes ambientes. O SA alagado, a despeito da forte restrição que impõe ao estabelecimento das espécies, parece beneficiar a dispersão das sementes de ambas as espécies.

Por resultar em dados numericamente muito sutis, as interações entre animais-plantas são muito difíceis de serem distinguidas por intermédio do método utilizado, sendo que estudos que possibilitem determinar a importância da dispersão “direcionada” na dinâmica de recrutamento, através de contrastar seus efeitos com as interações subsequentes, podem trazer à luz sua função, ainda pouco conhecida, na regeneração das florestas.

*Ocotea pulchella* apresentou uma alta capacidade reprodutiva, que conta com uma chuva de sementes abundante, que alimenta um banco de plântulas nos ambientes “sub-bosque seco”, onde predominam os adultos, e “clareira úmida”. Indivíduos isolados também foram observados no sub-bosque alagado e, ainda com menor frequência, no sub-bosque úmido da floresta.

Já *T. brasiliensis* parece requerer níveis mais elevados de luz e drenagem do solo para seu estabelecimento. A chuva de sementes e densidade de plântulas surpreendentemente baixa em relação ao número de árvores desta espécie na parcela, pode ser suposto que ou indivíduos arbóreos ainda não se encontram em estágio reprodutivo ou ela não está apresentando boa regeneração por sementes nas condições atuais da floresta, sendo ponderado uma possibilidade da utilização de propagação vegetativa.

A vegetação estudada conta com áreas relativamente pequenas de solos bem drenados, e uma maior complexidade da vegetação - em termos de diversidade de espécie e estrutura - do que, geralmente, observado para as florestas baixas de restinga não inundável, onde *T. brasiliensis* ocorre com alto valor de importância (Sugyama 2003; Silva & Brites 2005). Pode ser especulado que, o padrão de regeneração desta espécie se aproxime do relatado para colonizadoras longevas, tal como *Araucaria angustifolia*, tendo a autocoria como a principal forma de dispersão, de sementes recalcitrantes, que podem germinar sem a presença de luz, e sobreviver como jovens em níveis razoáveis de sombreamento, até atingir a maturidade (Carvalho 1994), quando parece requerer maior intensidade de luz para garantir os eventos reprodutivos .

Esta hipótese é consistente com a proposição de Silva (1998) e Marques (2002), segundo a qual – com base em estudos de regeneração – o gradiente vegetacional da planície litorânea, decorrente do nível de saturação hídrica do solo, pode representar etapas de um processo sucessional. Entretanto, a ampliação da amostragem de plântulas e dos juvenis seria necessário para uma afirmação mais confiável.

## 6. Literatura citada

- Aizen, M. A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproductive in Chaco dry forest Argentina. **Ecology** **75**: 330-351.
- Alvarez-Buylla, E. R. & Martinez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer. **Oecologia (Berlin)** **84**: 314-325.
- Alvarez-Buylla, E. R. & Martinez-Ramos. 1992. demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. **Journal of Ecology** **80**: 275-290.

- Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. **Journal of Ecology** **71**: 759-771.
- Baider, C. Tabarelli, M. & Mantovani, W. 1998. O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (Sao Paulo, Brasil). **Revista Brasileira de Biologia** **59** (2): 319-328.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** **11**:287 – 310.
- Benzing, D. H. 1990. **Vascular epiphytes**. Cambridge University Press. Cambridge. 351 p.
- Bianchini, E. 1998. Ecologia de população de *Cryosophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina/PR. **Tese (Doutorado)**. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biociências. Campinas-SP.
- Britez, R.M. 1994. Ciclagem de nutrientes em duas florestas da planície litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação** (Mestrado em Agronomia, Área de Ciências do Solo). Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- Britez, R. M.; Pires, L. A.; Reissmann, C. B.; Pagano, S. N.; Silva, S. M.; Athayde, S. F. & Lima, R. X. 2005. Ciclagem de nutrientes na planície costeira. In: Marques, M. C. M. e Britez, R. M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: Editora UFPR.
- Carvalho, P.E. 1994. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e usos da madeira**. Colombo: EMBRAPA.640p.
- Carrasco, P. G. 2003. Produção de mudas de espécies florestais de restinga, com base em estudos florísticos e fitossociológicos, visando a recuperação de áreas degradadas, em Ilha Comprida/SP. **Tese (Doutorado)**. Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro-SP.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1987. Análises de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. **Revista de Biología Tropical** **35(supl.1)**: 41 - 54.
- Clark, D.A. & Clark, D.B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs** **62**: 315-344.

- Clark, J. S.; Macklin, E.; Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. **Ecology Monographic**. **68**: 213 – 235.
- Chandrashekara, U. M. & Ramakrishnan, P. S. 1993. Gap-phase regeneration of tree species of differing successional status in a humid tropical forest of Kerala , India. **J. Biosci.** **18**: 279 – 290.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer, P. J. & Gradwell, G. R. (eds). **Dynamics of numbers in populations**. Proceedings of the Advanced Study Institute. Oosterbeek Wageningen. The Netherlands. 1970. Center for Agricultural Publication and Documentation. Pp. 298-310.
- Cook, R. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. In: Solbrig, O. T.; Jain, S.; Jhonson G. B. & Raven, P. H. (eds.). **Topics in Plant Population Biology**. Macmillan. London. Pp. 207-231.
- Cook, R. 1980. The biology of seeds in the soil. In: Solbrig, O. (ed.). **Demography and Evolution in Plant Populations**. University of California. Berkeley. Pp. 107-130.
- Cornell, H. V. & Lawton, J. H. 1992. Species interactions, local and regional processes and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology** **61**: 1-12.
- Crawley, M. J. 1986. The structure of plant communities. In: Crawley, M. J.(ed). **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford London Edinburgh, Boston Palo Alto Melbourne.
- De Stevens, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. **Journal of Tropical Ecology** **10**: 369 – 383.
- Drew, M.C. 1991. Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. In: Jackson, M. B. & Lambers, D. D. (eds). **Plant life under deprivation**. SPB Academic Publishing. Pp 301-316.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. **The Botanical Review**. **57**: 1-32.

- Fialho, R. F. & Furtado, A. L. S. 1993. Germination of *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) seeds within the terrestrial bromeliad *Neoregelia cruenta*. **Biotropica** **25**: 359-362.
- Figliolia, M. B. 2005. Ecologia da germinação e desenvolvimento de mudas de *Platymiscium floribundum* Vog. (sacambu) – Fabaceae em viveiro e sob dossel no Parque Estadual da Cantareira, São Paulo/SP. **Tese** (Doutorado). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Finzi, A. C. & Canham, C. D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England Forest. **Forest Ecology and Management** **131**: 153:165.
- Jones, R. & Sharitz, R. R. 1998. Survival and growth woody plant seedlings in the understorey of floodplain forest in South Carolina. **Journal do Ecology** **86**: 574-587.
- Gomes, F. H. 2005. Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP. **Tese** (Doutorado em Agronomia). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Esalq/USP. Piracicaba-SP. 107p.
- Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five Piper species in tropical rainforest. **Oecologia** **93**: 412-420.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Review** **52**:107-145.
- Grubb, P. J.; Kelly, D. & Mitchley, J. 1982. The control of relative abundance in communities of herbaceous plants. In: Newman, E. I. (ed.) **The plant community as a working mechanism**. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp. 79-97.
- Guardiá, M. C. 1996. Aspectos autoecológicos de duas espécies pioneiras arbóreas e de uma espécie climácica, características de mata mesófila semidecídua. **Dissertação** (Mestrado em Biologia Vegetal). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP. 177p.
- Guevara, S & Gómez-Pompa, A. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. **Journal of the Arnold Arboretum**,

- Guariguata, M. R. & Pinard, M. A. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. **Forest Ecology and Management 112**: 87-99.
- Guedes-Silva, D. C. 2004. Florística, estrutura e informações sobre a regeneração natural de fragmentos de floresta de restinga no município de Bertioga/SP. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Hall, J. B. & Swaine M. D. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. **Biotropica 12**:256-263.
- Harper, J. L. 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press, London.
- Howe, H. F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. **Journal of Tropical Ecology 6**: 259-280.
- Hubbell S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. **Science 203**: 1299-1309.
- Hubbell S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. **Oikos 35**: 214-229.
- Hunt, R. 1982. **Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis**. Edward Arnold, London. 248p.
- Janzen D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist 104**: 501-528.
- Jones, R. & Sharitz, R. R. 1998. Survival and growth woody plant seedlings in the understorey of floodplain forest in South Carolina. **Journal do Ecology 86**: 574-587.
- Kozlowski, T. T. & Pallardy, S. G. 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. 165-193. In: **Flooding and plant growth**. Kozlowski, T. T. (ed.) Academic Press. London.
- Landim, P. M. B. & Sturaro, J. R. 2002. **Krigagem indicativa aplicada à elaboração de mapas probabilísticos de riscos**. DGA. IGCE. UNESP/Rio Claro. Lab. Geomatemática. Texto Didático 06. 19 pp. Disponível em <http://www.rc.unesp.br/igce/aplicada/textodi.html>. Acesso em: 10/11/2004.
- Macedo, M. V. & Monteiro, R. F. 1987. Germinação e desenvolvimento de plântulas em tanque de *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) na restinga de Barra de Marica,

- RJ. **Simpósio sobre ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira**. Vol. 2 188-190. Academia de Ciências do Estado de São Paulo. Brasil. 425 p.
- Mantovani, A. & Morellato, L. P. 2000. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmitreiro. In: Reis, M.S.; Reis, A. (eds). ***Euterpe edulis Martius (palmitreiro): Biologia, Conservação e Manejo***. I. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. Pp: 23-38.
- Marques, M. C. M. 2002. Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 145p.
- Marques, M. C. M. & Joly, C. A. 2000. Germinação e crescimento de *Calophyllum brasiliense* (Clusiaceae), uma espécie típica de florestas inundadas. **Acta botanica brasílica**. **14(1)**: 113-20.
- Moraes, V. S. 2005. Aves. In: Marques, M. C. M. e Britez, R. M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: Editora UFPR.
- Murcia, C. 1996. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology and Evolution** **10**: 58-62.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Tree** **15**: 278-284.
- Nunez-Farfan, J; Dirzo, R 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. **Oikos** **51(3)**: 274-284.
- Passos, L. & Oliveira, P. 2003. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Jornal of Tropical Ecology** **19**: 261-270.
- Passos, L. & Oliveira, P. 2002. Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology** **90**: 517 – 528.
- Peres, C. A. & Baider, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology** **13**: 595-616.
- Pimenta, J. A. 1998. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina/PR. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biociências. Campinas/SP.

- Pires, L. A., Brites, R. M., Martel, G. & Pagano, S. N. 2006. Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá-PR. **Acta Botanica Brasilica** **20**(1): 1-12.
- Rathcke, B. & Lacey, E. P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** **16**: 179-214.
- Restrepo, C.; Gomez, N. & Heredia, S. 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruitfrugivore interactions in a neotropical montane forest. **Ecology** **80**: 668-685.
- Rey, P. J. & Alcántara, J. M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-frited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. **Journal of Ecology** **88**: 622-633.
- Scarano, F. R. Ribeiro, K. T. Moraes, L. F. D. & Lima, H. C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** **14**: 793-803.
- Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal seed predation, and recruitment of a neotropical tree. **Ecology** **71**: 504-515.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. **American Journal of Botany** **82** (3): 399-409.
- Schupp, E. W.; Milleron, T. & Russo, S. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. In: Levey, W. R.; Silva, W. R. & Galetti, M. (eds.) **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. Wallingford, UK, CAB International. Pp: 19-33.
- Seghieri, J.; Floret, C. & Pontanier, R. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology** **11**: 237-254.
- Sentelhas, P. C. Caracterização climatológica das Parcelas Permanentes. 2004. In: Rodrigues, R.R. **Relatório Científico III do Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes”**. Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba-SP.
- Silva, S. M. 1998. As formações vegetais da planície litorânea da Ilha do Mel, Paraná, Brasil: Composição florística e principais características estruturais. **Tese**

- (Doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biologia. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 262 p.
- Silva, S. M. & Britez, R. M. 2005. A vegetação da planície costeira. In: Marques, M. C. M. e Britez, R. M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: Editora UFPR.
- Souza, V. C. et al. 2006. A Vegetação – Flora. In: Rodrigues, R.R. **Relatório Científico IV do Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes”**. Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba-SP.
- Souza, R. P. & Válio, I. F. M. 2003. Seedling growth of brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica** 26 (1): 35-47.
- Steege, H. T.; Bokdam, C.; Boland, M.; Dobbelsteen, J. & Berburg, I. 1994. The effects of man made gap on germination, early survival, and morphology of *Chlorocardium rodiei* seedlings in Guyana. **Journal of Tropical Ecology** 10: 245-260.
- Streng, D. R.; Glitzenstein, P. A. & Harcombe, P. A. 1989. Woody seedling dynamics in a east Texas floodplain forest. **Ecological Monographs** Vol. 59 n. 2: 177-204.
- Sztutman, M. 2000. O mosaico vegetacional da planície litorânea de Cananéia/Iguape e suas relações com o ambiente: um estudo de caso no Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera-Açu (SP). Piracicaba. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Florestais). Universidade de São Paulo, Piracicaba-SP.
- Sugyama, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica** 11: 119-159.
- Sugyama, M. 2003. Estudos florísticos e fitossociológicos em comunidades vegetais de restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. **Doutorado** (Ecologia em recursos naturais). Universidade Federal de São Carlos, São Carlos-SP.
- Turner, I. M. 1990. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain Forest. **Biotropica** 22: 146-154.
- Vázquez-Yanes, C. R. & Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid tropics of the world: a review. In: Medina, E. Mooney, H.A.

- & Vázquez-Yanes, C.R. (eds) **Physiological of Plants of the Wet Tropics**. Dr. Junk Publishers. The Hague. Pp. 37-50.
- Wenny, D. G. & Levey, D. J. 1998. **Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest**. Proc. Natl. Sci. USA 95: 6204-6207.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in a tropical rain forests. **Forestry Abstracts 44 (12)**: 767-779.
- Wiens, J. A. Crawford, C. S. & Gosz, J. R. 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. **Oikos 45**: 421-427
- Zar, J. H. 1996. **Biostatistical Analysis**. 3<sup>a</sup> ed., Prentice Hall. New Jersey. 662 p.

## **CAPÍTULO 4: RITMOS SAZONAIS DE *Ocotea pulchella* Mart. (LAURACEAE) E *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (PENTAPHYLLACACEAE) NUMA FLORESTA DE RESTINGA**

### **1. Introdução**

O estudo das flutuações sazonais nos eventos biológicos vegetativos (queda foliar e brotamento) e reprodutivos (floração e frutificação) das plantas, vem sendo considerado de grande importância para o entendimento dos processos acerca da disponibilidade de recursos, crescimento e estabelecimento das espécies, auxiliando na compreensão da complexa dinâmica florestal (Morellato & Leitão-Filho 1990).

Em florestas tropicais os aspectos mais significantes da fenologia referem-se a contínua temperatura e umidade, que possibilita o crescimento das plantas ao longo do ano (Richards 1952), e aos padrões fenológicos mais diversos do que em outros ecossistemas, especialmente citado para as florestas de terras baixas (Sarmiento & Monastério 1983; Newstrom *et al.* 1994). Embora nenhuma estação severa restrinja ou sincronize marcadamente o desenvolvimento das diferentes fenofases das plantas nestas florestas, ciclos, com frequência e intensidade variadas, têm sido descritos para as populações de espécies arbóreas (Borchet 1980; Bencke & Morellato 2002; Pimenta 1998; Marques 2002; Britez *et al.* 2005).

Os fatores abióticos, como a temperatura, fotoperíodo, precipitação e umidade do solo, são primariamente importantes no desencadeamento dos padrões fenológicos (Alvim 1964), todavia a interação com fatores bióticos parecem atuar seletivamente no desenvolvimento de padrões específicos das populações de plantas de uma comunidade. Dentre os últimos, podem ser citadas as características intrínsecas, como a síndrome de polinização e dispersão das sementes, o tamanho destas, os requerimentos para germinação, e características morfofuncionais das plântulas (Opler *et al.* 1976; Matthes

1980; Foster 1982), e externas, tais como a herbivoria, comportamento dos polinizadores ou dispersores e competição por nutrientes (Frankie *et al.* 1974; Janzen 1980; Morellato- Fonzar 1987; Newstrom *et al.* 1994).

De maneira geral, em locais onde ocorre um déficit hídrico severo, a seleção ambiental parece ter favorecido as espécies que perdem suas folhas e têm picos de floração durante este período, enquanto a dispersão e germinação ocorrem no período de maior umidade (Garwood 1983). Ao contrário, em regiões onde a sazonalidade climática é moderada, a queda de folhas coincide com a parte do ano mais propícia ao crescimento de novas folhas (Jackson 1978; Britez *et al.* 2005; Pires *et al.* no prelo), sendo estes eventos simultâneos. Entretanto, informações acerca dos eventos relativos a regeneração (dispersão, emergência e mortalidade) ainda são escassas.

A manutenção das florestas depende, em grande parte, de mecanismos das espécies que possibilitem superar a fase mais crítica para regeneração, o período entre a chuva de sementes e o estabelecimento das plântulas, onde a vulnerabilidade e as taxas de mortalidade são maiores (Harper 1977; Swaine 1996). Deste modo, padrões de dispersão e emergência que se ajustem às condições ambientais de modo a otimizar a sua sobrevivência, podem ser considerados de grande valor adaptativo para o sucesso reprodutivo da espécie, exercendo um efeito importante na ocupação dos microsítios das florestas (Grubb 1977; Ribbens *et al.* 1994; Marques 2002). Estas adaptações devem ser de especial importância para espécies mais exigentes quanto aos requerimentos de estabelecimento, e em ambientes caracterizados por uma alta heterogeneidade espaço-temporal, como as florestas de restinga (Scarano *et al.* 1997).

Estas comunidades ocorrem sobre o domínio da Floresta Atlântica e são caracterizadas pelo substrato arenoso e níveis variados de saturação hídrica do solo, relacionados principalmente a profundidade do lençol freático, o que imprime diferenças fisionômicas, florísticas e funcionais nas unidades vegetacionais que as compõe (Silva & Britez 2005). Segundo Marques (2002) a sazonalidade da chuva de sementes e emergência de plântulas nas florestas de restingas da Ilha do Mel são regidas especialmente pelas oscilações de umidade no solo e disponibilização de nutrientes provenientes da serrapilheira.

*Ocotea pulchella* Mart (Lauraceae) e *Ternstroemia brasiliensis* Cambess (Phentaphyllacaceae) são espécies bem representadas nas formações de restinga no

litoral sul do estado de São Paulo e norte do Paraná e sul de Santa Catarina (Sugyama 1998; Carrasco 2003; Silva & Britez 2005, Salimon & Negrelle 2001). Embora em áreas não inundáveis ocorram freqüentemente juntas, inclusive com valores de importância aproximados, nas florestas que sofrem o alagamento periódico observa-se uma diminuição ou mesmo ausência da última (Silva & Britez 2005; Carrasco 2003).

Considerando que os ritmos biológicos das espécies tropicais são conduzidos em grande parte pelas condições de umidade do solo, bem como pela luz e temperatura, este trabalho visa conhecer o comportamento sazonal de aspectos vegetativos e reprodutivos destas espécies, em condições distintas de umidade do solo e de luz (clareira e dossel fechado) encontrados em uma floresta de restinga na Ilha do Cardoso/SP. Buscou-se identificar possíveis particularidades condicionadas por estas variações, e padrões que favoreçam a ocupação dos diferentes ambientes da floresta.

Tem como objetivo específico avaliar a produção de serapilheira – total e das frações foliar e de frutos-, e, a queda foliar, chuva de sementes, emergência, mortalidade e crescimento de plântulas de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, relacionando-as estas variáveis entre si, e com fatores ambientais (temperatura, precipitação e umidade superficial do solo).

## **2. Material e Métodos**

### **2.1 Área de estudo**

Os estudos de campo foram realizados no interior de parcela (10,24ha) situada numa Floresta de Restinga inserida no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, SP (ver Introdução Geral para a descrição da área).

Os experimentos foram instalados em unidades vegetacionais discriminadas quanto à maior ou menor abertura do dossel e nível de água no solo. Tais unidades foram denominadas neste trabalho como: sub-bosque seco (SS), sub-bosque úmido (SU); sub-bosque alagado (SA); clareira seca (CS); clareira úmida (CU), conforme descritas na Introdução Geral, assim como a descrição das espécies estudadas.

Os dados mensais do clima da região (Março/2003 – Fevereiro/2005), bem como da umidade superficial do solo (Outubro/2003 a Setembro/2004) e da irradiância (RFA), estimada em fevereiro e agosto de 2006, em cada ambiente, estão também apresentados na “Introdução Geral”. Para análises estatísticas, foram calculadas as médias anuais de

precipitação total e temperatura (mínima e máxima), e utilizados a média da umidade do solo do período acima citado.

2.2. Produção de Serapilheira, e, Sazonalidade da deposição de folhas, da frutificação e crescimento de plântulas de *Ocotea pulchella* e *Ternstromia brasiliensis*.

A serapilheira produzida - total, foliar e de frutos-, bem como a deposição de folhas e chuva de sementes de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, foram avaliadas, mensalmente, durante dois anos, por intermédio de coletores medindo 50 x 50cm e 30cm acima do solo, construídos com base em PVC e armação de arame galvanizado, revestidos com tela de náilon de malha de 1mm. Foram distribuídos 20 coletores, um em cada sub-parcela (20x20m) selecionada conforme as condições descritas acima (ver também Introdução geral), para cada ambiente de sub-bosque (seco, úmido e periodicamente alagado), e 15 para cada ambiente de clareira.

A serapilheira recolhida foi parcialmente seca à temperatura ambiente, e submetida à triagem em frações: folhas de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, folhas (das demais espécies), e frutos, sendo a serapilheira total composta destas frações juntamente ao demais material (ramos, flores e miscelânea). A partir da fração frutos, foram contadas as sementes das espécies estudadas (chuva de sementes), que foram separadas em dois grupos: imaturas e maduras, e dentre as últimas, foi subdividida ainda em sementes intactas e com sinais de predação e/ou deterioramento. Posteriormente, as amostras foram secas em estufa a 70<sup>o</sup>C, até a obtenção de peso constante.

A regeneração natural das espécies *O. pulchella* e *T. brasiliensis* foi estimada marcando-se um quadrado de 1m<sup>2</sup>, ao lado de cada coletor. As plântulas (consideradas a partir da semente germinada) foram marcadas com folhas de alumínio, maleável, tendo sido anotadas os dados de altura, diâmetro e número de folhas. Mensalmente, durante o período de Agosto/2003 a Agosto/2004, todas as plântulas presentes nas sub-parcelas foram averiguadas, anotando-se a mortalidade e emergência de novos indivíduos, e calculadas as sobrevivências mensais. A cada três e quatro meses, em *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, respectivamente, todas as plântulas foram remedidas (altura e número de folhas).

### 2.3. Análises Estatísticas

Para a análise da variação mensal da serapilheira total e fracionada, emergência, e sobrevivência, bem como das variações trimestrais de crescimento em altura e número de folhas, foi utilizada a análise de variância (ANOVA), seguida por comparação de médias (teste de Fischer LSD;  $p < 0,05$ ), no caso das variâncias terem se revelado homogêneas. Quando necessário, os dados foram submetidos à transformação logarítmica. No caso de dados que não apresentaram distribuição normal, foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de comparação de média não paramétrica ( $p < 0,05$ ) (Zar 1996).

A correlação entre as variáveis analisadas (deposição de serapilheira total, foliar e da fração frutos, produção foliar específica, chuva de sementes e emergência, mortalidade, sobrevivência e crescimento de plântulas) e os dados climáticos (precipitação, temperatura média, mínima e máxima e umidade superficial do solo) foi analisada por intermédio da matriz de correlação de Spearman, sendo utilizadas as médias entre os anos, com exceção das variáveis analisadas durante apenas um ano (emergência e mortalidade no período de Setembro/2003 – Agosto/2004, e umidade do solo no período de Outubro/03 – Setembro/04). A chuva de sementes foi testada na matriz de correlação, ora com dados da média entre os anos, ora do período em que foi avaliadas a emergência e mortalidade (Setembro/2003 – Agosto/2004).

## 3. Resultados

### 3.1 Produção de serapilheira - total, folhas e frutos- e deposição foliar específica anual

A produção total de serapilheira, em cada ambiente apresentou média e erro padrão em  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$  de  $4592 \pm 62$  (SS),  $4866 \pm 69$  (SU),  $5935 \pm 70$  (SA),  $2366 \pm 33$  (CS) e  $2726 \pm 37$  (CU). Os percentuais da fração foliar e de frutos em relação ao total de serapilheira produzida nestes ambientes foram, respectivamente, de 71 e 3,5%, 74 e 3,2%, 72 e 4,6%, 79 e 2,9% e 75 e 4,6%.

A produção de serapilheira, total e frações, apresentaram padrões sazonais, sendo diretamente relacionados à temperatura e precipitação (Figura 1).

A média anual da queda foliar de *O. pulchella*, em  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$ , foi maior em SS ( $510 \pm 11 \text{e.p.}$ ), seguida de CU ( $228 \pm 5 \text{e.p.}$ ), CS ( $218 \pm 5 \text{e.p.}$ ), SU ( $202 \pm 5 \text{e.p.}$ ), e SA

(140±3e.p.), contribuindo, em percentagem, com, respectivamente, 16, 6, 3, 12 e 11%, do total da serapilheira foliar produzida.

A produção média anual de folhas de *T. brasiliensis*, em kg.ha<sup>-1</sup>.ano<sup>-1</sup>, foi maior no ambiente SS (167,3±2,6e.p.), seguida de SU (18,4±0,3), CS (11,7±0,3), CU (9,5±0,3) e SA (7±0,2), participando, em percentagem, com, respectivamente, 5,2; 0,2; 0,6; 0,5 e 0,2% , da serapilheira foliar total produzida.

### 3.2. Sazonalidade da deposição de folhas, da frutificação e do crescimento de plântulas das espécies estudadas

#### 3.2.1 *Ocotea pulchella*

##### *Sazonalidade da Deposição de folhas*

A deposição de folhas de *O. pulchella* foi simultânea à deposição da serapilheira total ( $r_s > 0,9$  para todos os ambientes;  $p < 0,05$ , Spearman), foliar ( $r_s = 0,91$ ), e com exceção do SS, da fração de frutos ( $r_s \geq 0,8$  para todos os ambientes,  $p < 0,05$ ), sendo mais intensa no verão (Figura 2). Em todos os ambientes, foi diretamente correlacionada ( $r_s > 0,7$ ;  $p < 0,05$ ) a precipitação e temperatura (máxima, mínima e média).

##### *Sazonalidade da frutificação (imatuos e maturos) e dinâmica de plântulas*

O mesmo padrão sazonal pode ser observado para a dispersão de frutos de *O. pulchella* (Figura 3), que foi diretamente relacionado ( $p < 0,05$ ; Spearman) a produção de folhas específica, serapilheira total e foliar, mas não com a produção de frutos totais estimados na serapilheira produzida. Cabe ressaltar que, embora em CS não tenham sido constatadas diferenças estatísticas entre os meses ( $p > 0,05$ , Kruskal-Wallis), na matriz de correlação (Spearman) a deposição de frutos (média anual) foi correlacionada a temperatura mínima ( $r_s = 0,61$ ).

A temperatura mínima também foi correlacionada a produção de frutos em SA ( $r_s = 0,58$  para frutos intactos), SU ( $r_s = 0,81$  para frutos intactos;  $0,72$  frutos totais) e CU ( $r_s = 0,78$  frutos não intactos). Em SU a deposição de frutos intactos foi correlacionada ainda a temperatura máxima ( $r_s = 0,60$ ) e média ( $r_s = 0,68$ ), as quais também foram relacionadas, em CU, à queda de frutos com sinais de predação/deterioramento ( $r_s = 0,58$  e  $0,64$  temperaturas máxima e média, respectivamente).

A precipitação foi relacionada à deposição de sementes de *O. pulchella* em SS ( $r_s = 0,64$  sementes totais e  $0,62$  sementes intactas), SU ( $r_s = 0,65$  sementes totais) e CU ( $r_s = 0,59$  sementes totais e  $0,81$  sementes predados/deteriorados), enquanto a umidade superficial do solo foi inversamente correlacionada a este evento em SA ( $r_s = -0,59$  sementes totais e  $-0,75$  sementes predados/deteriorados).

A sazonalidade na queda dos frutos imaturos de *O. pulchella* (Figura 4) acompanhou proximamente a de sementes totais ( $p < 0,05$ ; Spearman), com exceção do SU e CS. Entretanto, diferenças mensais significativas ( $p < 0,05$ ; Kruskal-Wallis) foram observadas apenas no primeiro ano de amostragem (março/2003 – fevereiro/2004) em SU e CU, que apresentaram valores mais elevados de frutos imaturos em janeiro, bem como em agosto para o último. Em CU e SA a produção de frutos imaturos foi inversamente relacionada à umidade superficial do solo ( $r_s = 0,71$  e  $0,69$ , respectivamente;  $p < 0,05$ , Spearman).

A densidade, emergência e mortalidade de plântulas de *O. pulchella* não apresentaram diferença significativas entre os meses de agosto de 2003 a julho de 2004 (Figura 5), exceto no SA, onde foram constatados valores mais elevados da emergência e mortalidade, principalmente, durante o verão e o outono, respectivamente. Neste ambiente (SA), a emergência de plântulas foi correlacionada (Spearman) diretamente a precipitação ( $r_s = 0,85$ ,  $p < 0,05$ ), temperatura mínima ( $r_s = 0,72$ ,  $p < 0,05$ ) e média ( $r_s = 0,65$ ,  $p < 0,05$ ), e a mortalidade, apresentou correlação positiva significativa com a umidade do solo ( $r_s = 0,68$ ,  $p < 0,05$ ).

Nos demais ambientes, apenas a emergência de plântulas apresentou correlação com as variáveis abióticas - sendo encontradas correlações positivas com a precipitação em SU e CU ( $r_s = 0,68$  e  $0,85$ ), com a umidade superficial do solo em CS e SS ( $0,63$  e  $0,72$ , respectivamente) e com temperatura em SS ( $r_s = 0,6$  temp. máxima;  $0,58$  temp. mínima e  $0,71$  temp. média), CS ( $r_s = 0,58$  temperatura média) e CU ( $r_s = 0,64$  temperatura máxima, mínima e média).

Durante setembro de 2003 a agosto de 2004, a chuva de sementes apresentou correlação (Spearman) positiva com emergência de plântulas somente na CU ( $r_s = 0,77$ ;  $p < 0,05$ ) e correlação negativa com a mortalidade de plântulas no SS ( $r_s = -0,75$ ,  $p < 0,05$ ).

Correlação da serapilheira produzida com a mortalidade das plântulas de *O. pulchella* foi constatada em CU ( $r_s=0,58$  serap. total; 0,65 folhas; 0,62 folhas ocotea) e, numa relação inversa, em SS ( $r_s= - 0,6$  serap. total; - 0,62 folhas; -0,58 folhas ocotea).

A sobrevivência das plântulas de *O. pulchella* apresentou uma tendência de queda ao longo do ano, a qual foi, razoavelmente, bem descrita pela regressão linear em todos os ambientes avaliados (Figura 6), notando-se um maior percentual de sobrevivência em CU. No ambiente de SS, o número de sobreviventes foi reduzido significativamente a partir de dezembro, sendo constatado diferença em relação ao percentual deste mês, apenas em Agosto/2004. No SU, a diminuição de sobreviventes se deu em fevereiro, sendo que a partir de abril, o número de indivíduos permaneceu estável até o final da amostragem. Em SA, o percentual de sobrevivência foi menor desde janeiro, e a partir de março, a porcentagem de sobreviventes não diferiu até a última observação. Em CS, tal fato foi verificado em fevereiro, quando o percentual obtido já não diferiu até o final. Na CU, houve uma drástica redução dos indivíduos em dezembro, sendo as médias de densidade de plântulas a partir de janeiro similares às encontradas até agosto/2005 ( $p<0,05$ , teste de LSD). Contudo, não foram encontradas correlações significativas entre a sobrevivência com os fatores climáticos, verificada apenas em relação a deposição total e de folhas na serapilheira ( $R_s \geq 0,6$ ;  $p < 0,05$ ) em SS ( $r_s=0,67$  serap.total; 0,72folhas), SU (0,7 serap. total; 0,60 folhas), SA (0,61 folhas) e CU (0,67 serap.total; 0,64 folhas).

#### *Crescimento das plântulas da regeneração*

As análises de crescimento não foram realizadas para as plântulas do ambiente SU, considerando-se o reduzido número de plântulas, dentre aquelas que estavam presentes no início das observações (Agosto/03), que sobreviveram até a última avaliação (Agosto/05). Para as plantas dos demais ambientes, não foram verificados acréscimos significativos em altura e número de folhas durante o ano (Figura 7).

Considerando-se a variável TCR altura, houve alguma diferença entre os ambientes apenas no primeiro trimestre das avaliações, com uma maior taxa de crescimento das plântulas em SS do que em SA. Enquanto a TCR em número de folhas não diferiu (Anova;  $p>0,05$ ) tanto entre os ambientes como entre os períodos (Figura 8).

Não foram encontradas correlações significativas ( $p < 0,05$ ) entre a sazonalidade dos fatores climáticos e as taxas de crescimento relativo.

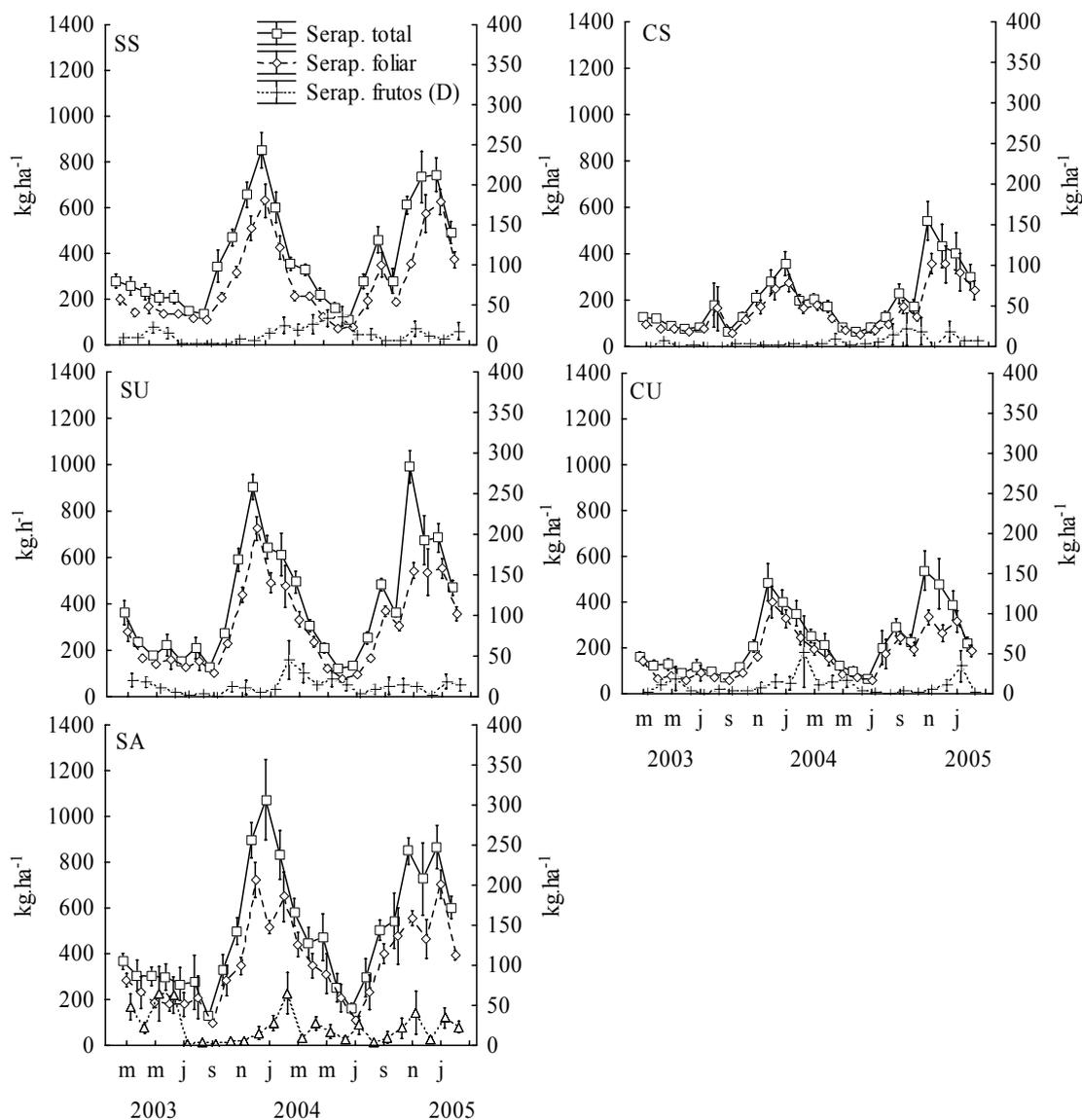


Figura 1 – Produção mensal de serapilheira total, fração foliar e de frutos (em kg.ha<sup>-1</sup>) em distintas condições ambientais. Análise de variância entre os meses foi significativa ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).

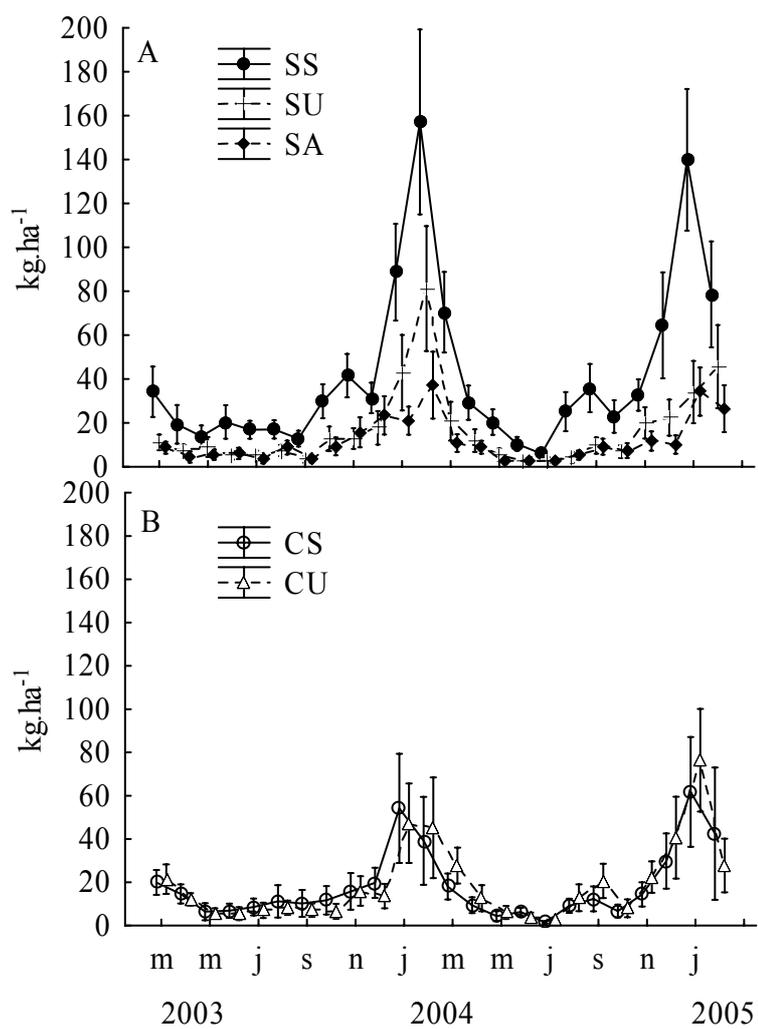


Figura 2 – Deposição mensal de folhas de *O. pulchella* (média e erro-padrão em kg.ha<sup>-1</sup>) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Análise de variância entre os meses foi significativa ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).

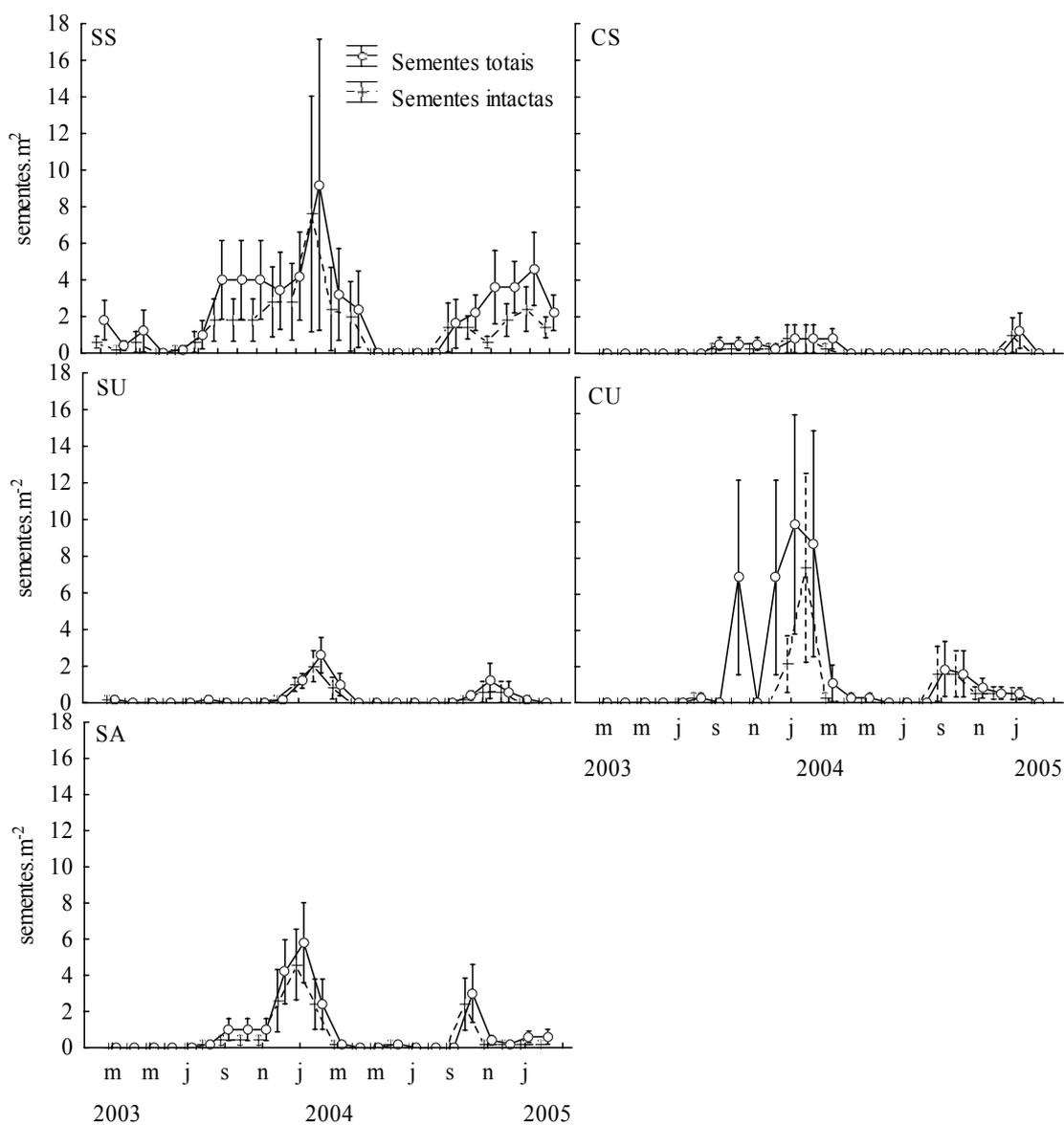


Figura 3 – Deposição mensal de sementes totais e intactas (médias e erros-padrão) de *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Exceto em CS, médias diferem entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Fischer LSD).

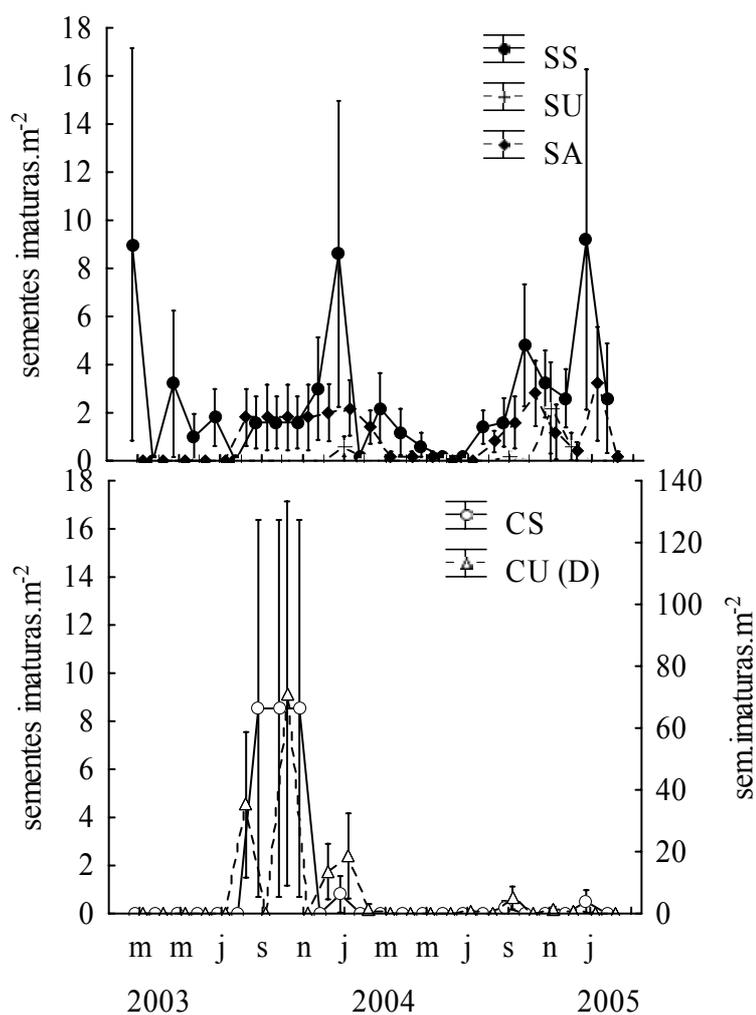


Figura 4 – Deposição mensal de sementes imaturas (média e erro-padrão) de *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias não diferem entre si ( $p > 0,05$ ; teste de Fischer LSD). CU - eixo Y direito.

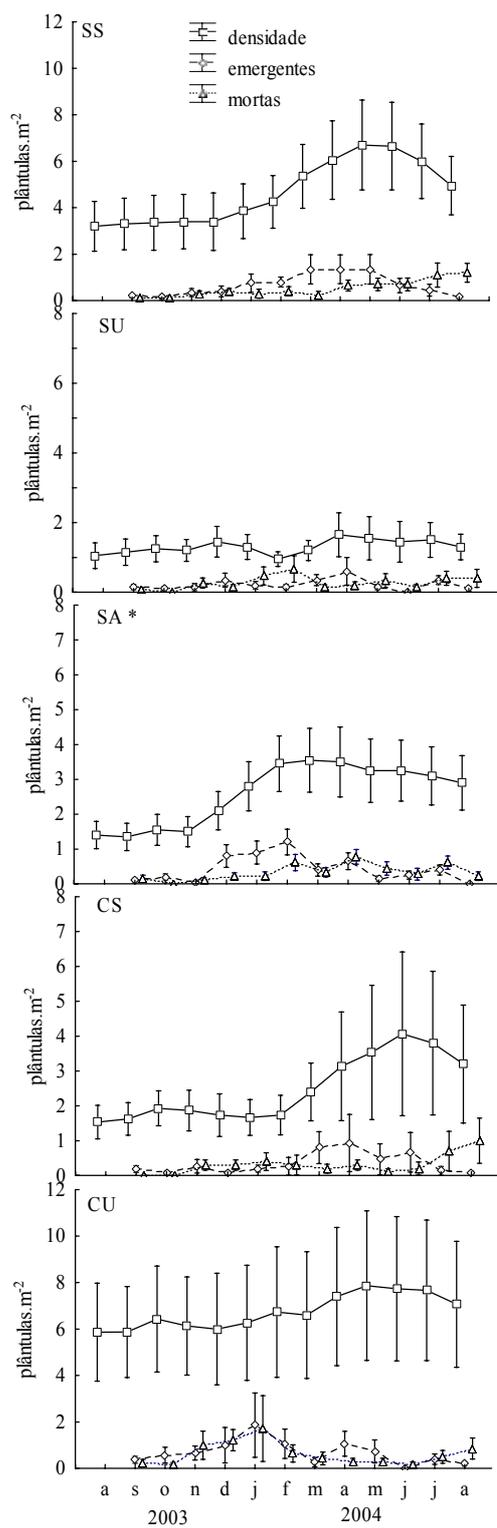


Figura 5 – Densidade, emergência e número de plântulas mortas (médias e erros-padrão) de *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. \* Em SA, emergência e mortalidade diferem significativamente entre os meses ( $p < 0,05$ , Anova, teste de Tukey).

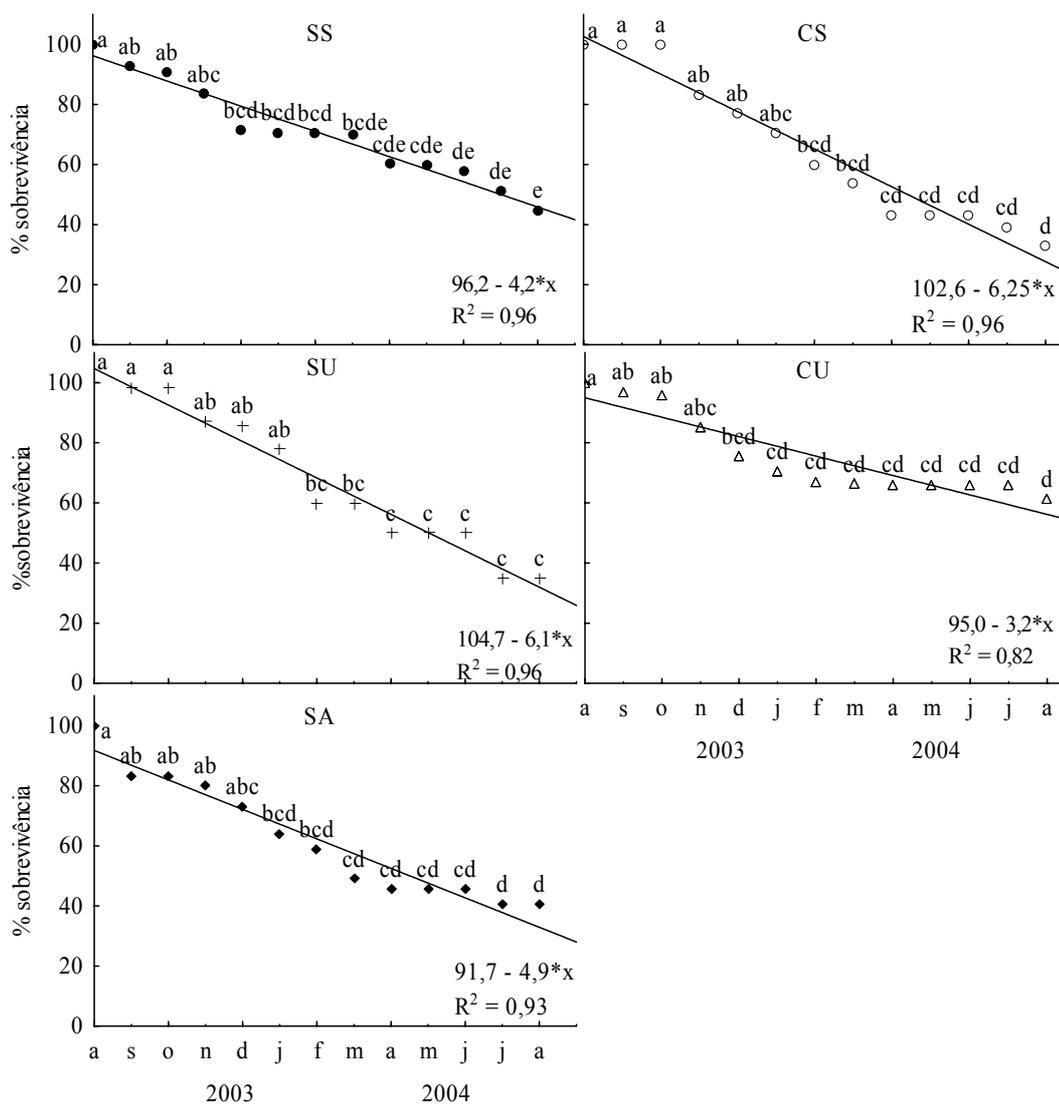


Figura 6 – Sobrevivência, no decorrer de um ano, das plântulas de *O. pulchella* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente entre si ( $p < 0,05$ ; teste de Fischer LSD).

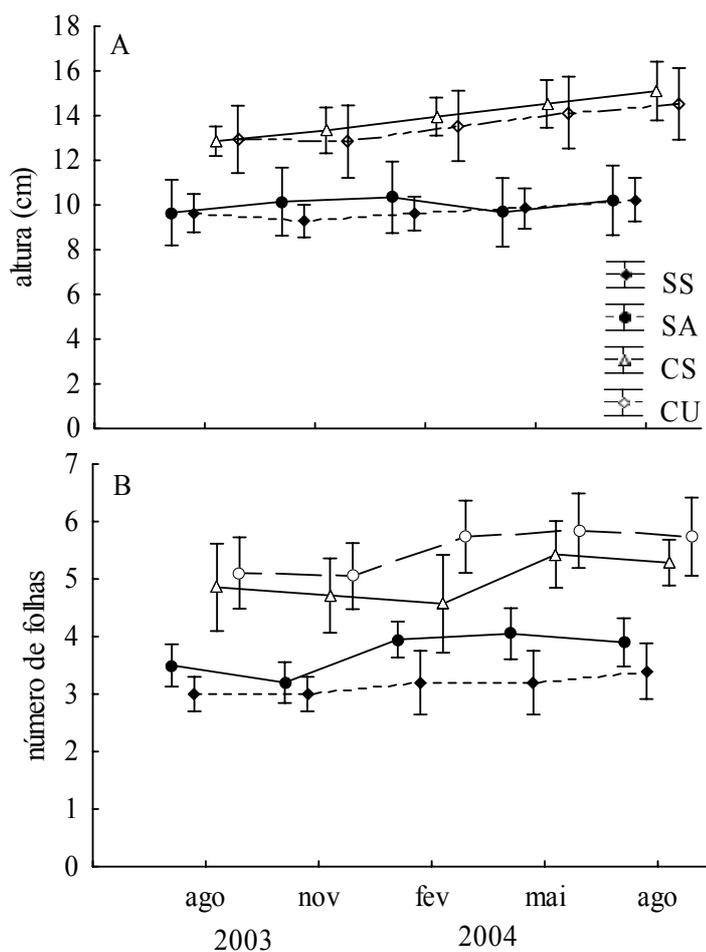


Figura 7 – Variação da altura (A) e número de folhas (B) (médias e erros-padrão) das plântulas de *O. pulchella* amostradas em agosto de 2003, em distintas condições de uma floresta de restinga. Não foram verificadas diferenças significativas entre os períodos ( $p > 0,05$ ).

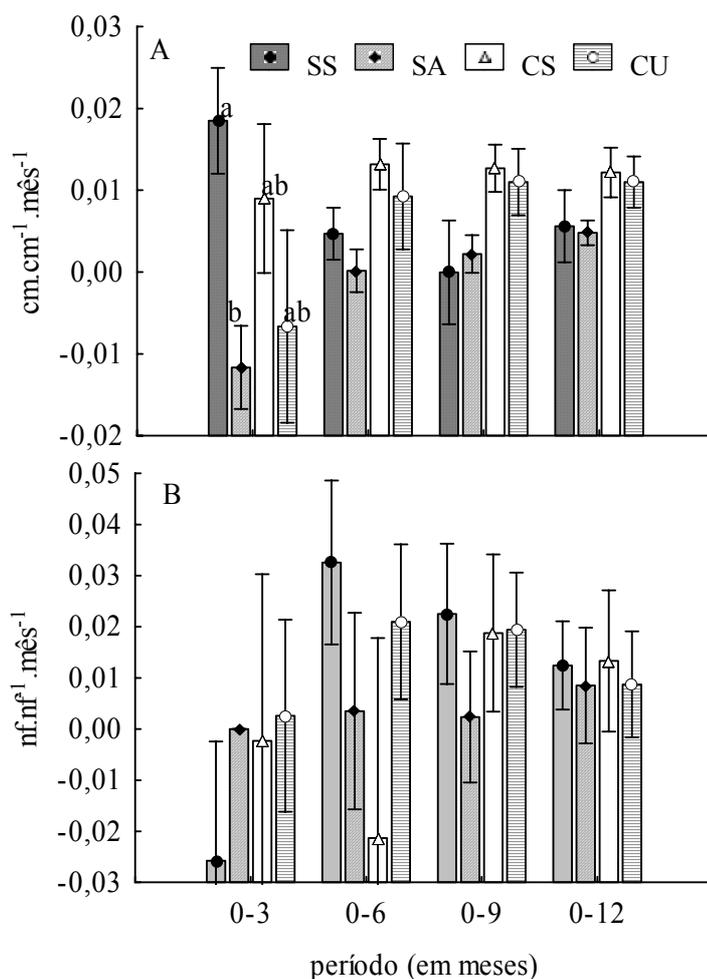


Figura 8 – Taxa de crescimento relativo em altura (A) e número de folhas (B) (médias e erros-padrão) de plântulas de *O. pulchella* em distintas condições de uma floresta de restinga (exceto SU).

### 3.2.2 *Ternstroemia brasiliensis*

#### *Deposição de folhas*

A deposição de folhas desta espécie apresentou variações significativas entre os meses, apenas no segundo ano de amostragem (março/2003 –fevereiro/2004), em CU e SA, onde se observou valor mais elevado em Fevereiro e Agosto em CU (Figura 9). Entretanto, apenas em SS e CS foram observadas correlações significativas com variáveis abióticas ( $R_s = -0,63$  umidade do solo). Apenas em CS, a distribuição temporal da produção de folhas de *T. brasiliensis* foi relacionada a serapilheira foliar total ( $R_s = 0,66$ ;  $p < 0,05$ ).

### *Fenologia da frutificação (imatuross e matuross) e dinâmica de plântulas*

As análises estatísticas dos dados da regeneração de *T. brasiliensis* só foram realizadas com os obtidos em SS, devido ao pequeno número de repetições em que os eventos ocorreram nos demais ambientes.

A dispersão de sementes de *T. brasiliensis* tendeu a ser mais elevada durante o período de menor temperatura e precipitação em todos os ambientes (Figura 10), sendo encontrado diferenças significativas ( $p < 0,05$ ; Kruskal-Wallis) na deposição de frutos intactos, mais elevados de maio a julho de 2003, e para as sementes totais (intactos + predados/deteriorados) em maio e junho de 2004. A queda de sementes imaturas, não diferiu significativamente entre os meses ( $p > 0,05$ , Kruskal-Wallis) (Figura 11), e nenhuma correlação com os fatores ambientais foi detectada.

O período de dispersão de sementes de *T. brasiliensis* foi inversamente relacionada ( $p < 0,05$ , Spearman) à de *O. pulchella* ( $r_s = -0,8$ ).

A densidade de plântulas de *T. brasiliensis* durante o ano sofreu pequenas oscilações, não significativas, assim como a emergência e mortalidade de plântulas ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis) (Figura 12), pode ser observado uma tendência da emergência ser mais elevada também durante o inverno. A distribuição ao longo do ano destes processos não foi relacionada à chuva de sementes em nenhum ambiente ( $p > 0,05$ ; Spearman).

No SS não se verificou redução significativa do número de plântulas ao longo do ano ( $p < 0,05$ , teste de Kruskal-Wallis). Entretanto, nos demais ambientes, a sobrevivência das plântulas após um ano da primeira observação (Agosto/03) foi nula, com a morte dos indivíduos ocorrendo logo no início do estudo (Figura 13).

A sobrevivência em SS foi, inversamente, correlacionada ( $p < 0,05$ ; Spearman) a deposição de seus frutos ( $R_s = -0,62$ ) e com a produção de frutos totais da serapilheira ( $r_s = -0,66$ ), bem como a emergência de suas plântulas ( $r_s = -0,79$ ) e umidade do solo ( $r = -0,62$ ).

### *Crescimento das plântulas da regeneração*

O crescimento em altura e número de folhas de *T. brasiliensis* também foi estimado apenas nas plântulas em SS, único ambiente onde essas sobreviveram durante

os dois anos de amostragem, embora sem acréscimos significativos quanto a essas variáveis (Figura 14).

As taxas de crescimento relativo em altura e número de folhas, não variaram significativamente entre os períodos avaliados ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis) (Figura 15). Não foram encontradas correlações entre a sazonalidade destas variáveis com as dos fatores abióticos analisados (precipitação, temperatura e umidade superficial do solo).

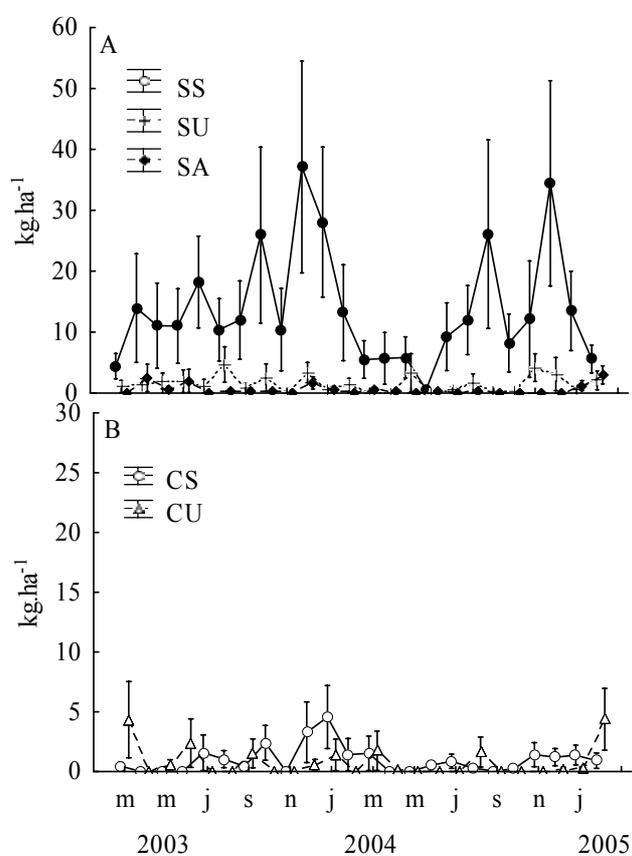


Figura 9 – Deposição mensal de folhas de *T. brasiliensis* (média e erro-padrão em  $\text{kg.ha}^{-1}$ ) em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Análise de variância entre os meses foi significativa ( $p < 0,05$ , Kruskal-Wallis).

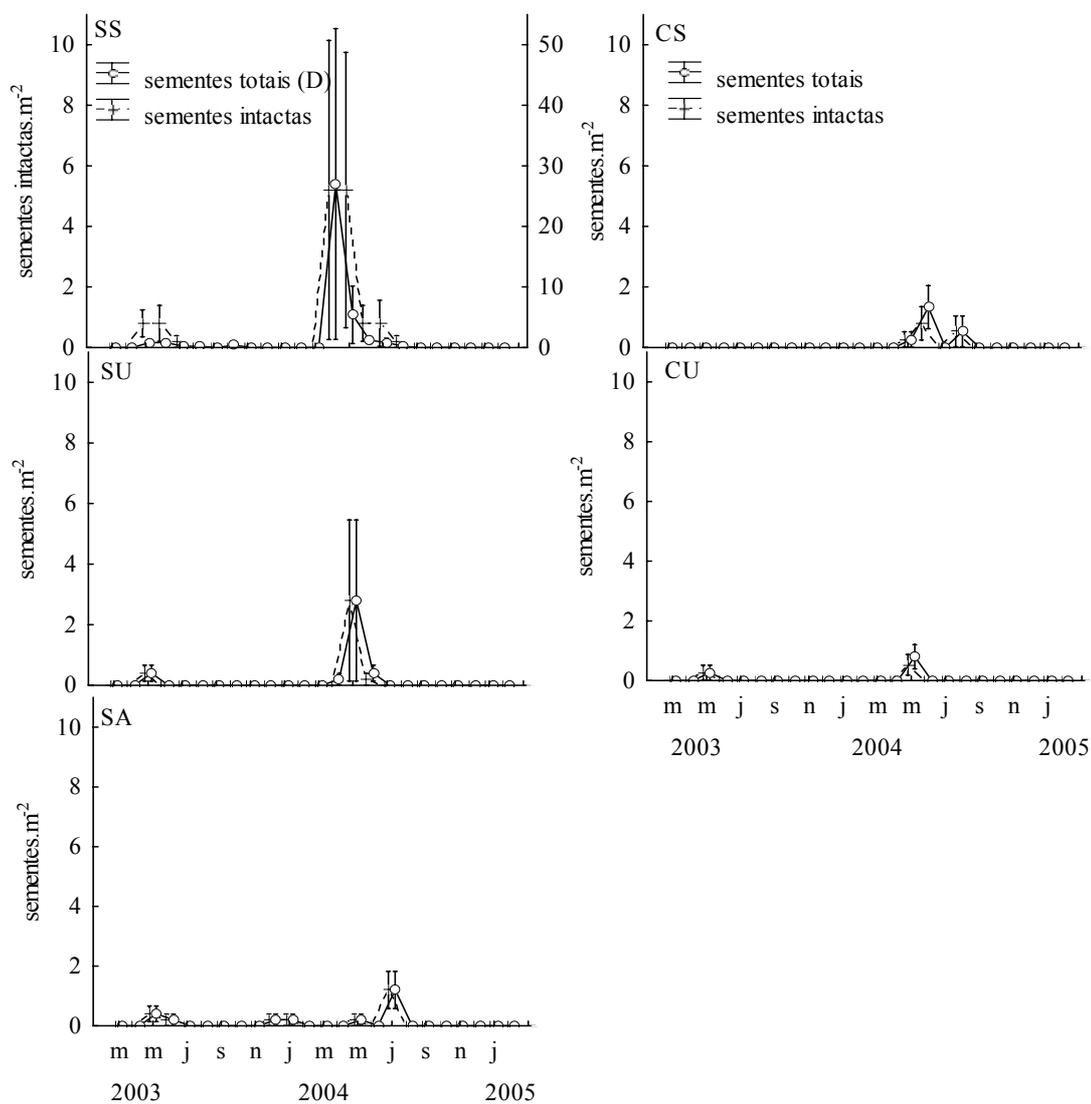


Figura 10 – Deposição mensal (média e erro-padrão) de sementes totais e intactas de *T. brasiliensis* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias entre meses diferem entre si ( $p < 0,05$ ; Kruskal-Wallis)

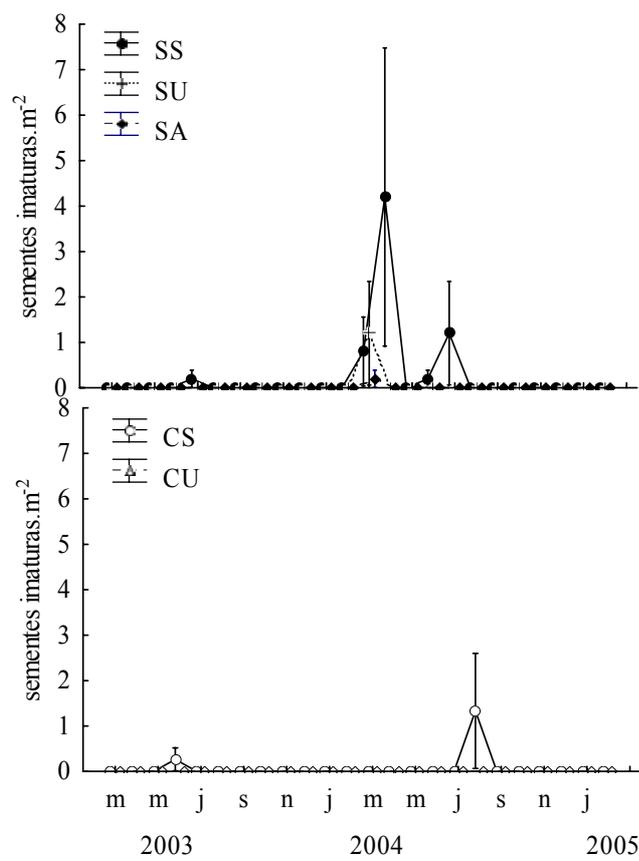


Figura 11 – Deposição mensal (média e erro-padrão) de sementes imaturas de *T. brasiliensis* em distintas condições ambientais de uma floresta de restinga. Médias entre meses não diferem entre si ( $p > 0,05$ ; Kruskal-Wallis).

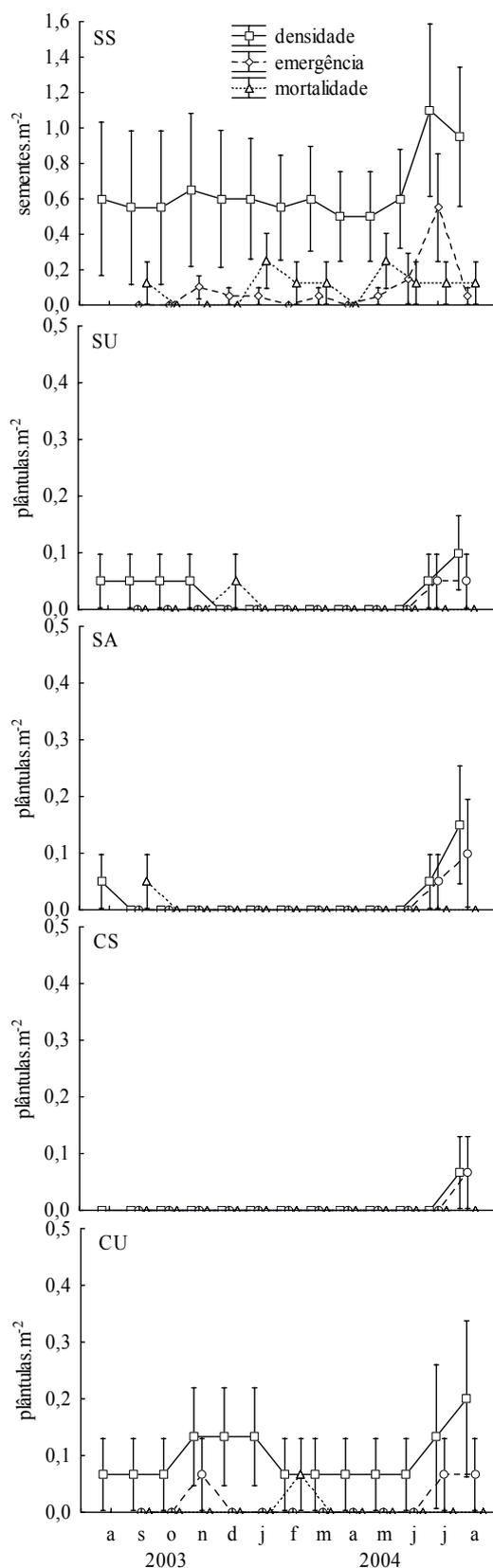


Figura 12 – Densidade, emergência e número de plântulas mortas (médias e erros-padrão) de *T. brasiliensis* em distintas condições ambientais ( $p>0,05$ , Kruskal-Wallis).

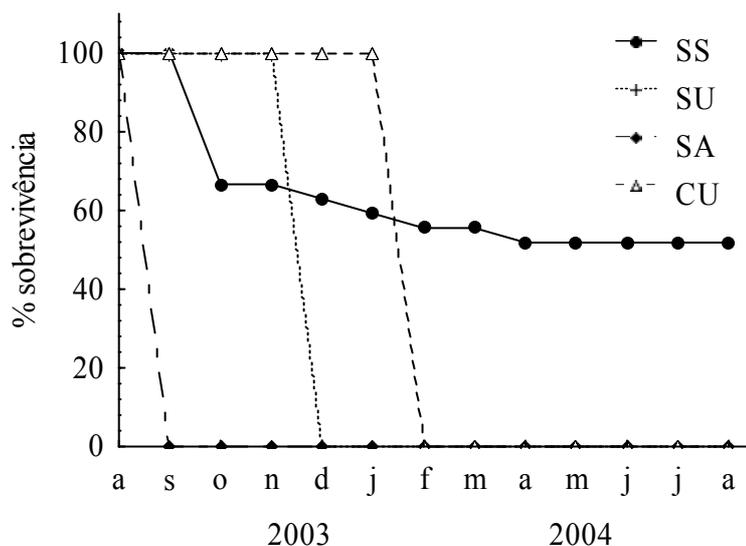


Figura 13 – Sobrevivência (%) dos indivíduos de *T. brasiliensis*, no decorrer de um ano, em distintas condições de uma floresta de restinga. Análise de variância entre os meses não foi significativa ( $p > 0,05$ , Kruskal-Wallis). Em CS não foi amostrada nenhuma plântula no início do estudo.

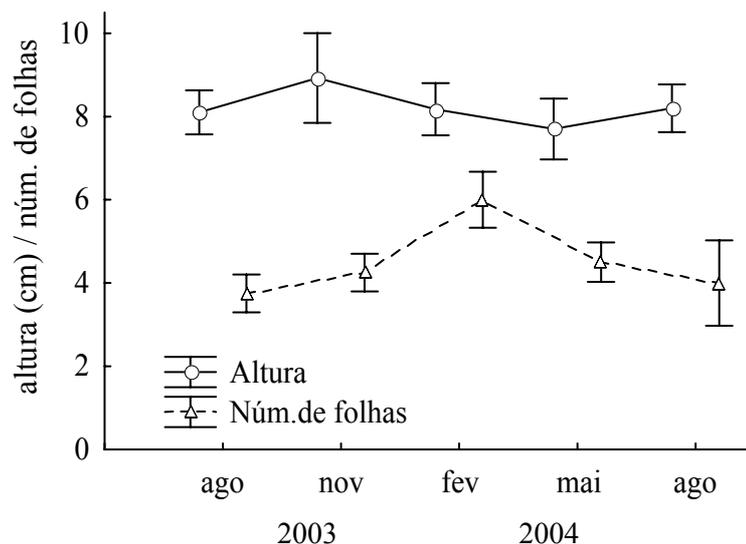


Figura 14 – Variação da altura e número de folhas (médias e erros-padrão) das plântulas de *T. brasiliensis* amostradas em agosto de 2003, no sub-bosque seco (SS) uma floresta de restinga. Não foi verificada diferença significativa entre os períodos ( $p > 0,05$ ).

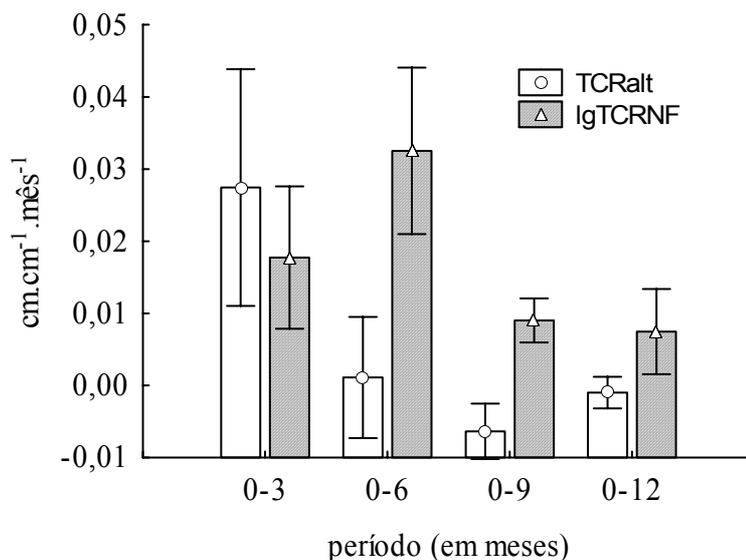


Figura 15 – Taxa de crescimento relativo (média e erro-padrão), em altura e número de folhas, de *T. brasiliensis* em sub-bosque seco de uma floresta de restinga.

#### 4. Discussão

##### *Ocotea pulchella*

A despeito de uma moderada sazonalidade climática, a queda foliar e a chuva de sementes de *O. pulchella* foram sincronizadas e sazonais, com maior intensidade durante o período de temperatura e precipitação mais elevadas. Este comportamento foi observado também em nível de comunidade, sendo a sazonalidade da deposição de folhas desta espécie fortemente correlacionada a da serapilheira foliar e total, produzida na floresta, bem como ao descrito para outras restingas e floresta atlântica de encosta (Mazurec & Vilela 1998; Moraes *et al.* 1999; Brites *et. al* 2005).

Este padrão sazonal de deposição de folhas é encontrado nas espécies de regiões, assim como a estudada, onde as diferenças na temperatura ao longo do ano são pequenas e sem ocorrência de um estresse hídrico severo. Segundo Jackson (1978), nestas condições, a estratégia mais vantajosa de renovação foliar em plantas perenes deve contar com a retenção e uso fotossintético de folhas velhas até a formação de novas folhas, possibilitando a transferência de nutrientes das primeiras antes de sua abscisão. Estes nutrientes podem ser utilizados além da produção de novas folhas, na produção de seus frutos.

A floração desta espécie no final da estação chuvosa, na seqüência do seu pico de queda foliar (em março – Rodrigo Castro com. pessoal), minimiza a co-ocorrência de floração com o crescimento vegetativo e os prejuízos que as chuvas intensas do verão podem provocar. Por contar com um longo período entre a produção de flores até o amadurecimento dos frutos, permite um pico de dispersão durante a estação úmida (Jackson 1978).

A chuva de sementes durante este período também descrita para florestas tropicais sazonais (Ratcke & Lacey 1985; Bianchini 1998) e outras formações de restinga (Marques 2002, Guedes-Silva 2004), pode possibilitar devido ao aumento de recursos (luz, água e nutrientes) maior sucesso na germinação de sementes e aumentar as chances de estabelecimento (Harper 1977; Bianchini 1998).

Em florestas de restinga, Marques (2002) sugeriu que o deslocamento da maior parte dos eventos fenológicos para a época super-úmida, sendo diretamente correlacionado ao comprimento do dia e temperatura, pode estar também associado ao período de maior queda de serapilheira, tal como constatado neste trabalho. O aumento da disponibilidade de nutrientes para as plantas, promovido pela decomposição do folheto bem como pela ascensão do lençol freático, deve ser um importante fator seletivo nessas florestas limitadas por solos pobres em nutrientes (Marques & Oliveira 2004; Britez *et al.* 2005).

A sazonalidade dos eventos de dispersão e emergência foi, com exceções, relacionada à temperatura e a precipitação, assim como citado freqüentemente na literatura, especialmente a primeira (Marques 2002). A importância da temperatura na germinação das sementes de *O. pulchella* foi verificada nos experimentos de laboratório, os quais indicaram uma temperatura ótima entre 26° a 35° C (Cap.1), faixa encontrada durante o período de dispersão desta espécie.

Embora os ritmos de chuva de sementes, emergência e mortalidade, tenham apresentado a mesma tendência em todos os ambientes, pode ser observado (inferido pelas correlações encontradas entre estes eventos e as variáveis ambientais) que a importância de cada fator varia conforme as peculiaridades de cada ambiente.

Apenas no SS a produção de frutos não foi correlacionada a temperatura, mas sim a precipitação. Nestes ambientes mais secos embora não ocorra uma seca rigorosa, devido à baixa retenção de água do solo, o período de menor pluviosidade pode gerar

situações de seca (Britez *et al.* 2005). Esse foi o único período em que no SS, a produção de frutos e a emergência de plântulas (que foi diretamente relacionada a umidade superficial do solo) foram inibidas.

Marques (2002) também observou um longo período de frutificação de *O. pulchella* em floresta de restinga não inundável (novembro a agosto) enquanto na floresta inundável, a frutificação foi restrita ao mês de outubro, embora o período de floração não tenha diferido muito entre as duas florestas, o que pode corroborar a influência das condições hídricas no solo para o desenvolvimento dos frutos. Todavia, deve ser ressaltado que os solos bem drenados, geralmente, estão associados a uma vegetação de menor porte e estratificação, e, conseqüentemente, maior incidência de luz, que pode também servir como estímulo para a produção de frutos (Mantovani & Morellato 2000).

O período mais prolongado da dispersão de sementes de *O. pulchella* neste ambiente (SS), pode também estar associado ao elevado número de indivíduos. Estes podem exibir uma baixa sincronia na frutificação, comportamento observado em 50% dos indivíduos de palmito em floresta de restinga, enquanto em floresta de encosta, apenas 18% não apresentaram sincronia na frutificação (Bencke & Morellato 2002). A frutificação irregular é considerada uma adaptação para reduzir a predação de sementes (Janzen 1975) e, nas plantas que apresentam curtos períodos entre os eventos de produção de frutos, pode decorrer da diminuição de recursos para o investimento (Santos 2003).

Este longo período de dispersão no SS, inclusive em períodos de menor produção de frutos da comunidade neste ambiente – inferido pela correlação negativa entre estas variáveis (sementes de *Ocotea* e total de frutos da serapilheira), pode sugerir que esta espécie deve ser uma importante fonte de recursos para os frugívoros. Segundo alguns autores, *Euterpe edulis*, que apresenta comportamento semelhante, pode ser considerada “chave” para muitas aves da Mata Atlântica, embora outros fatores também sejam levados em consideração (Sick 1997; Mikich 1996).

A influência da umidade superficial do solo, assim como a temperatura, também foi observada na emergência de plântulas em SS, inferida pela correlação direta entre estas variáveis. A mortalidade destas plantulas ocorreu, principalmente, durante o outono, período subsequente a maior germinação, sendo possível que seja relacionada,

em parte, a fatores bióticos – intrínsecos e externos (herbívoros/patógenos). Entretanto, a menor radiação no solo da floresta nesta época (Ver Figura 9 na “Introdução geral”), e a diminuição na umidade do solo também podem ter contribuído para este fato. A influência deste último pode ser inferido também pela mortalidade mais acentuada das plântulas mais velhas em Dezembro, quando a umidade superficial do solo foi relativamente baixa. Resultado semelhante do ritmo de mortalidade foi observado nas plântulas em CS.

A ausência de diferenças significativas na deposição mensal de sementes de *O. pulchella* em CS deve-se, provavelmente, ao baixo número de sementes amostradas nos coletores aliado a uma elevada variância dentro do tratamento. Entretanto, a emergência de plântulas neste ambiente (CS) foi diretamente relacionada à umidade do solo, sendo consistente com os resultados obtidos na germinação ‘*in situ*’ desta espécie. Ela foi desfavorecida neste ambiente, devido às elevadas temperaturas (41° C) que pode atingir este ambiente no verão – as quais inibem a germinação de *O. pulchella* (Ver Cap 1) – e, possivelmente, a baixa umidade do solo no momento da instalação do experimento (Dezembro). Estes fatores aliados (alta temperatura e menor potencial hídrico do solo) podem causar a dessecação da semente, que conta com um alto teor de umidade (Ver Cap. 1), e interferir no processo de embebição, necessário para iniciar a germinação.

A dispersão de *O. pulchella* em CS restrita aos meses de Janeiro a Março, quando a umidade do solo já é maior, pode representar um importante ajuste fenológico para a ocupação deste ambiente, pois possibilita a emergência das poucas sementes que chegam. Isto pode ajudar a explicar a alta correlação encontrada entre produção anual de sementes e emergência de plântulas desta espécie em CS (Ver Cap. 3). Este fato pode ser relevante se considerado que as plântulas têm seu crescimento favorecido neste ambiente.

Em clareiras úmidas, a influência da precipitação sobre a queda de sementes não intactas e imaturas (muitas em estágio inicial de desenvolvimento) - inferida pela forte correlação entre estas variáveis, pode ser devida às árvores de clareiras estarem menos protegidas e mais sujeitas à ação física de chuvas torrenciais como as que ocorrem no local. A alta taxa de aborto em flores e frutos foi associada por alguns autores à limitação de recursos (Crawley & Long 1995; Biachini 1998), sendo relatada a

ocorrência acentuada desse fenômeno em outro gênero de laurácea (*Persea americana*) (Purseglove, JW *apud* Stephenson 1981).

Os eventos climáticos, tais como uma redução na umidade do ar – assim como observado no final de Novembro/2003, quando foi registrado o menor percentual dentre as estações primavera/verão (Sentelhas 2004) – e na umidade superficial do solo, que foi relativamente baixa em Dezembro/2003 (ver Figura 8 na “Introdução geral”) podem ter contribuído para a queda elevada de frutos antes de seu desenvolvimento, considerando que são mais sensíveis a danos provocados por fatores abióticos do que frutos mais velhos (Stephenson 1981). A correlação inversa da deposição de frutos imaturos e com sinais de predação/deterioramento com a umidade do solo nos ambientes de CU e SA corrobora esta premissa.

Na CU se observou a maior sincronização entre o período de dispersão e emergência de *O. pulchella* durante o verão, possivelmente em decorrência da ação conjunta dos fatores ambientais (luz, temperatura e precipitação), considerando que a presença de luz com elevada razão V:VE aumentou a velocidade da germinação, e as temperaturas mais altas elevaram a sincronização deste processo (Cap 1). Este comportamento pode ser vantajoso para a ocupação rápida deste ambiente altamente competitivo e para o melhor aproveitamento dos recursos disponíveis durante esta estação.

A sincronização entre estes eventos (dispersão e emergência) poderia sugerir flutuações sazonais na densidade de plântulas relacionadas aos eventos reprodutivos. Entretanto, estas não ocorreram devido à mortalidade, que também tende a ser mais elevada neste período, o que pode ser decorrente, em parte, das características intrínsecas. Este evento (mortalidade) foi diretamente relacionada à produção de serapilheira, que pode afetar negativamente o estabelecimento das plântulas devido ao efeito mecânico exercido sobre elas (Ahlgren & Ahlgren, 1981; Hamrick 1987; Facelli & Pickett 1991; Scarpa 2002), alterar a quantidade e a qualidade da radiação que atinge o solo (Vazquez-Yanes *et al.* 1990) ou aumentar o risco de ataque por patógenos e herbívoros (Sydes & Grime 1981, Wilby & Brown 2001).

Ademais, embora a morte de plântulas em CU durante o verão também possa ser influenciada pela ação de alta umidade do solo, a redução significativa nas plântulas mais velhas no mês de Dezembro, pode sugerir que a baixa umidade do solo aliada as

elevadas temperaturas deste período, assim como em CS, pode ter contribuído para este resultado.

No SA se observou a maior sazonalidade na emergência e mortalidade de plântulas de *O. pulchella*, sendo consistente com o relatado por Marques (2002), que ressalta um ritmo mais definido na emergência de plântulas em floresta paludosa do que em floresta não inundável. As variações significativas entre os meses na emergência e mortalidade de *O. pulchella* encontradas apenas neste ambiente, devem estar relacionadas, provavelmente, a condição temporária de inundação. Esta parece confinar a emergência entre Dezembro e Fevereiro, com o subsequente aumento da mortalidade, que foi relacionada diretamente à umidade superficial do solo, possivelmente, devido aos efeitos do alagamento prolongado.

A inibição da germinação pelo substrato alagado pode ser corroborada pelos testes de germinação de *O. pulchella* em laboratório (Ver Cap.1). Entretanto, as plântulas mostraram-se resistentes a esta condição durante os experimentos semi-controlados (no JE), especialmente as mais jovens, o que pode sugerir a interação de outros fatores na mortalidade destas, tal como a ação de predadores/patógenos e da saturação hídrica do substrato sobre o desenvolvimento de plântulas. *Platymiscium floribundum*, uma árvore da floresta atlântica, apresentou elevadas taxas de mortalidade nas plântulas que germinaram em condições de alta umidade do substrato e temperatura (Figlioli 2005).

Entre outras possíveis causas da maior mortalidade durante o período de alagamento em plântulas de espécies tolerantes a inundações de curta duração, são citadas o soterramento das plântulas pela serapilheira e sedimentos, e o arraste pela água das plântulas ou de galhos e troncos que podem prejudicá-las fisicamente (Bianchini 1999; Streng *et al.* 1989; Kozlowski 1984).

O mesmo padrão sazonal da mortalidade foi observado quando avaliado apenas nas plantas mais velhas de *O. pulchella* no SA, entretanto, verificou-se uma alta mortalidade também entre Dezembro e Janeiro, que assim como descrito para CU, pode ser decorrente da menor disponibilidade hídrica do substrato neste mês, condicionado pelo período anterior mais seco, e de elevadas temperaturas.

No SU, onde se observa uma menor oscilação da saturação hídrica do solo que permanece alta durante o ano todo, os processos de dispersão e emergência foram determinados apenas pela temperatura e precipitação.

A influência da sazonalidade climática no crescimento em altura e número de folhas das plântulas de *O. pulchella*, não foi evidente, possivelmente, devido a baixa taxa de crescimento relativo.

Variações significativas entre os ambientes, só foram constatadas nos três primeiros meses de observação (início em Agosto), quando as plântulas no SS apresentaram maior TCR em altura do que as mantidas no SA, possivelmente, devido ao estresse sofrido por estas durante o período de alagamento – o qual reduz significativamente o crescimento desta espécie (Ver Cap. 2). Cabe ressaltar, que a menor radiação ao nível do solo estimada durante o período de inverno, pode contribuir para o reduzido crescimento das plantas, visto que associa, além da menor luminosidade, menor umidade do solo e disponibilidade de nutrientes.

Diante destes resultados pode ser sugerido que, embora *O. pulchella* apresente um padrão sazonal bem definido pelas condições climáticas regionais (especialmente temperatura), em locais onde as flutuações da umidade do solo são mais severas, este fator pode atuar mais fortemente – embora não imprima variações discordantes na sazonalidade - agindo, possivelmente, seletivamente nos ajustes fenológicos encontrados entre os ambientes da floresta.

#### *Ternstroemia brasiliensis*

A deposição de folhas de *T. brasiliensis* não apresentou um padrão sazonal nítido, assim como observado para esta espécie em outras florestas de restinga não inundáveis da Ilha do Mel, PR (Britez 1994; Pires *et al.* 2006), denotada também pela ausência de correlações significativas com as variáveis ambientais.

Entretanto, flutuações significativas entre os meses foram identificadas principalmente no segundo ano, que teve maior índice pluviométrico, em SA e CU. O valor mais elevado de queda foliar nestes ambientes em Fevereiro/2003 pode sugerir a influência da alta umidade do solo. Contudo, situações de seca, parecem também ser um estímulo para a ocorrência deste evento, inferido pelo aumento da queda foliar destas espécies em CU em Agosto/2004 – mês onde foi registrada a menor precipitação, e pelas correlações inversas desta fenofase com a umidade do solo em SS e CS.

Possivelmente, o estímulo da queda de folhas, bem como à floração desta espécie -que ocorre no período mais úmido (Marques 2002; Rodrigo Castro com. pessoal), seja relacionado ao estado hídrico da planta, assim como o descrito por Reich & Borchet (1982) para *Tabebuia neochrysantha* em florestas decíduas de terras baixas, que associaram sua queda foliar ao declínio da umidade do solo, e a floração, ao restabelecimento do suprimento hídrico. As diferenças encontradas no período e intensidade de floração, queda foliar e brotamento desta espécie, entre sítios de áreas secas e úmidas, foram atribuídas pelos autores, considerando a ausência de evidência de outros fatores ambientais, às taxas de dessecação e reidratação das arvores, aliado a variação, entre os anos, no ritmo e intensidade da precipitação.

Segundo Burguer (1974) a floração deslocada da época seca ocorre quando as vantagens descritas por Janzen (1967) de florescer nesta estação, são superadas pelas desvantagens, especialmente quando estas forem extremamente severas. Tendo em vista a ausência de um déficit hídrico acentuado na Ilha do Cardoso/SP, pode ser sugerida uma alta susceptibilidade de *T. brasiliensis* a este fator (condições de umidade do solo), que parece reger em grande parte seus padrões fenológicos.

A influência de variações na umidade do solo pode ser inferida também confrontando os resultados deste estudo com os de Marques (2002) em floresta de restinga não inundável na Ilha do Mel/PR (presença de menor saturação hídrica) onde se observou um período muito mais extenso de floração (de novembro a abril) e frutificação (Janeiro a Maio) de *T. brasiliensis*. Todavia, considerando que na floresta estudada pela autora, esta espécie ocupa predominantemente o dossel da floresta, e na parcela do presente trabalho, muitas arvores de *T. brasiliensis* estão no sub-bosque da floresta, não pode ser descartada a influência da luz sobre estes processos.

A descontinuidade observada, exceto em CS, entre a sazonalidade de queda foliar de *T. brasiliensis* e a serapiheira produzida, também deve estar associada à maior susceptibilidade em relação à disponibilidade de água, e a capacidade de suportar a deficiência hídrica, tal como ressaltado por Britez (1994), que observou, em floresta de restinga não inundável, comportamento da queda foliar desta espécie semelhante ao encontrado neste trabalho em CU (com ocorrência de picos no verão e no inverno).

Do mesmo modo que a queda foliar e floração, a dispersão de sementes de *T. brasiliensis* - que ocorreu no início do período mais seco e frio, também difere do

padrão predominante da comunidade, sendo este mais comumente observado nas espécies de florestas estacionais que apresentam frutos secos zoocóricos, assim como *T. brasiliensis*, ou anemóricos (Morellato & Leitão Filho 1990; Santos 2003).

Considerando a baixa resistência de suas sementes e plântulas a substrato muito úmido, e a faixa ótima de germinação sob temperaturas medianas (Cap. 1 e 2), este comportamento deve representar uma importante adaptação para o estabelecimento da espécie nestes locais, onde grande parte do terreno sofre algum nível de saturação hídrica no verão/outono, período em que as temperaturas também são elevadas.

Embora o padrão atual da comunidade, geralmente, represente aquele mais adaptativo, certas espécies podem desenvolver padrões completamente diferentes (Jackson 1978), como parece ser o caso de *T. brasiliensis*. Estas espécies, entretanto, podem constituir elementos importantes para a comunidade por propiciar a disponibilidade de alimentos, tanto para os polinizadores quanto para os dispersores, durante o período em que estes são mais escassos.

As chuvas intensas que ocorreram no mês de Abril (2004) (ver Figura 2 na “Introdução geral”), quando se inicia o período de dispersão dessa espécie, provavelmente atuaram na queda acentuada de frutos imaturos e de sementes deterioradas, sendo a grande maioria proveniente de árvores que estavam ao lado dos coletores.

A emergência de plântulas, embora não tenha apresentado oscilações significativas entre os meses, também tende a ser mais elevada durante o período de menor temperatura e precipitação, ao contrário do relatado para florestas estacionais, onde o déficit hídrico acentuado, geralmente desfavorece o estabelecimento de plântulas nesta época (Garwood 1983). Possivelmente, a alta e rápida embebição das sementes de *T. brasiliensis* (Cap. 1) deve aumentar a capacidade do aproveitamento da umidade proveniente de chuvas eventuais ou da umidade relativa do ar, que permanece elevada durante o ano todo, contribuindo para possibilitar a sua germinação durante este período.

Este padrão de emergência também pode ser considerado com uma adaptação seletiva da espécie, pois, tendo em vista uma menor quantidade de plântulas emergidas na comunidade de restinga (Marques 2002) e uma redução na atividade de microorganismos e herbívoros neste período mais seco, pode contribuir,

respectivamente, para uma menor pressão da competição interespecífica e de predação. Este fator, que foi algumas vezes identificado, pode ser favorecido pelos cotilédones expandidos e espessos de *T. brasiliensis*. Diferença na sazonalidade em relação às espécies dominantes pode agir como “escape temporal” para espécie de competitividade inferior, permitindo que sua população seja mantida na comunidade (Al-Mufti *et al.* 1977; Crawley 1986). A estacionalidade, bem como as variações espaciais, da herbivoria sobre as plântulas, que pode ser refletida na densidade de indivíduos, é considerado um importante fator seletivo, induzindo as plantas à evolução de defesas químicas, mecânicas e fenológicas (Coley & Barone 1996). Todavia, informações acerca deste processo relacionado a dinâmica de populações ainda são muito escassas (Pimenta 1998).

A ausência de uma relação direta da distribuição temporal da chuva de sementes com a emergência pode indicar uma perda de sementes antes da sua germinação, seja por predação ou por inviabilidade fisiológica, considerando que não foi constatada dormência em suas sementes. Marques (2002) também não encontrou correlação entre sementes e plântulas, e entre plântulas e indivíduos jovens de *T. brasiliensis* em floresta de restinga não inundável.

A mortalidade das plântulas não diferiu entre os meses, e visto ter ocorrido principalmente na fase pós-germinação, não foi evidente a influência da sazonalidade climática. Mesmo em SS, onde os percentuais de sobrevivência não diferiram significativamente durante o ano, pode ser observado uma redução acentuada nos dois primeiros meses de estudo (Setembro e Outubro/2003, período subsequente a sua dispersão), provavelmente associada às plântulas recém germinadas. O decréscimo da taxa de mortalidade a partir desse período descreve, principalmente, o recrutamento de indivíduos mais velhos e maiores, nos quais geralmente se observa uma maior sobrevivência (Strengt *et al.* 1989), presumivelmente porque as plântulas mais jovens são particularmente mais vulneráveis a patógenos, sombreamento, queda de árvores e atividade de herbívoros (Tilman 1986). A ausência de sobreviventes de *T. brasilienses* nos demais ambientes denota a influência dos ambientes na mortalidade das plântulas aliado a baixa densidade de indivíduos ..

Assim como para *O. pulchella*, o lento crescimento exibido por *T. brasiliensis*, avaliado apenas em SS, possivelmente interfere na identificação da eventual influência

da sazonalidade climática neste processo, embora um pequeno acréscimo no número de folhas tenha ocorrido durante o verão. A predação algumas vezes associada às formigas, pode ter contribuído para a redução desta variável (folhas) no período seguinte, entre Fevereiro e Maio. O mês de Abril/ 2004 foi atípico, com chuvas muito intensas, assim como em 2002, quando Carrasco (2003) observou um ataque de formigas em mudas, entre outras, de *T. brasiliensis* em área revegetada de restinga na vizinha Ilha Comprida-SP. Existe uma extensa literatura acerca da influencia de herbívoros sobre o crescimento de plantas (ver Crawley 1983 para uma revisão), sendo que estes eventos sazonais relacionados ao seu comportamento, ocorrendo mais intensamente em determinados anos, podem vir a influenciar os padrões da regeneração das espécies, pois seria uma forma de beneficiar as populações que gastam mais recursos em defesas químicas em detrimento do crescimento da planta (Crawley 1986).

Todavia, apenas avaliações ao longo de vários anos poderiam permitir inferências mais precisas acerca da importância da ação direta ou indireta da sazonalidade climática sobre o desenvolvimento das plântulas. A menor radiação ao nível do solo durante o período de inverno, e o alagamento do solo na estação de crescimento, devem contribuir para a baixa taxa de crescimento relativo anual destas espécies.

## 5. Considerações finais

A duas espécies apresentaram padrões fenológicos que se ajustam às suas características e requerimentos específicos às condições ambientais. Embora em *O. pulchella* isto esteja refletido no seu sucesso reprodutivo, para *T. brasiliensis*, possivelmente influenciada pela baixa densidade da chuva de sementes e restrições impostas pelos ambientes mais úmidos – que predomina na floresta, a regeneração por sementes parece precária, ao menos nos locais amostrados.

A sazonalidade, especialmente da dispersão de sementes e emergência de plântulas foi, de modo geral, antagônica entre as espécies, o que pode contribuir para a coexistência destas, pois propicia menor competição por recursos, tanto abióticos, quanto bióticos, como os dispersores.

Enquanto em *O. pulchella* os eventos parecem ser determinados em grande parte pelas condições climáticas regionais (temperatura e precipitação), atuando a umidade do

solo mais claramente nos ambientes mais extremos, em *T. brasiliensis*, este último parece responder pelos seus padrões fenológicos.

Embora a maioria dos estudos que descrevem a correspondência entre os eventos fenológicos e potencial hídrico do solo dizem respeito às florestas estacionais (com sazonalidade climática bem marcada), este fator parece atuar fortemente nos ambientes de restinga, devido às características do substrato – arenoso e pobre em nutrientes – e das grandes variações espaço-temporais na flutuação do lençol freático.

A pequena evidencia da influência do clima no crescimento de ambas as espécies, deve-se provavelmente ao lento crescimento e, pode sugerir que o investimento de recursos para a manutenção antecede o investimento em crescimento. A menor radiação ao nível do solo durante o período de inverno, que associa também a menor umidade do solo e disponibilidade de nutrientes, pode contribuir para a baixa taxa de crescimento relativo anual destas espécies.

## 6. Literatura citada

- Ahlgren, C.E. & Ahlgren, I. F. 1981. Some effects of different forest litters on seed germination and growth. **Canadian Journal of Forest Research**. **11**: 710 –14.
- Al-Mufti M. M. Sydes, C. L. Furness, S. B. Grime, J. P. & Band, S. R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. **Journal of Ecology** **65**: 759-791.
- Alvin, P. T. 1964. Periodicidade do crescimento das arvores em climas tropicais. In: **Anais ...XV Congresso Nacional de Botânica**, Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Botânica. pp: 479 – 495.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 237 – 248.
- Bianchini, E. 1998. Ecologia de população de *Crysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina/PR. **Tese** (Doutorado); Universidade Estadual de Campinas; Instituto de Biociências; Campinas/SP.

- Borchet, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F. Cook. **Ecology** **61**: 1065-1074.
- Britez, R.M. Pires, L.A. Reissmann, C.B. Pagano, S.N. Silva, S.M. Athayde, S.F. & Lima, R.X. 2005. Ciclagem de nutrientes na planície costeira. In: Marques, M. C. M. e Britez, R. M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: Editora UFPR.
- Burger, W. C. 1974. Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Ethiopia. **Biotropica** **6(1)**: 38-42.
- Carrasco, P. G. 2003. Produção de mudas de espécies florestais de restinga, com base em estudos florísticos e fitossociológicos, visando a recuperação de áreas degradadas, em Ilha Comprida/SP. **Tese (Doutorado)**. Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** **27**: 305-335.
- Corbet, S.A. 1990. Pollination and the weather. **Isr. J. Bot.** **39**: 13-30.
- Crawley, M. J. 1983. **Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M. J. 1986. The structure of plant communities. In: Crawley, M. J. **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford London Edinburgh, Boston Palo Alto Melbourne.
- Crawley, M. J. & Long, C. R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. **Journal of Ecology** **83**: 683-696.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. **The Botanical Review** **57**: 1-32.
- Figliolia, M. B. 2005. Ecologia da germinação e desenvolvimento de mudas de *Platymiscium floribundum* Vog. (sacambu) – Fabaceae em viveiro e sob dossel no Parque Estadual da Cantareira, São Paulo/SP **Tese (Doutorado)**. Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: Leight JR, E.G., Rand, A.S. & Windsor, D.M. (eds). **The ecology of a tropical forest**.

- Seasonal rhythms and long-term changes.** Smithsonian Institution. Washington. 151-172.
- Frankie, G.W. Haber, H.G. & Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal Ecology** **62**: 881-913.
- Garwood, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecological Monographs** **53(2)**: 159-181.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Review** **52**:107-145.
- Guedes-Silva, D. C. 2004. Florística, estrutura e informações sobre a regeneração natural de fragmentos de floresta de restinga no município de Bertioga/SP. **Tese** (Doutorado). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Hamrick, J. L., D. A. Murawski, and J. D. Nason. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. **Vegetatio n.** **107/108**. 281-297.
- Harper, J. L. 1977. **Population Biology of Plants**. Academic Press, London.
- Jackson, J. F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. **Biotropica Washington**. **v.10 n.1**: 38-42.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central América. **Evolution. Lancaster. Pa.** **21**: 620-637.
- Janzen, D. 1975. Behaviour of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. **Science** **189**:145-147.
- Janzen, D. H. **Ecologia vegetal nos trópicos**. 1980. São Paulo: EPU, ed. da Universidade de São Paulo, 79p. (Temas de biologia, vol. 7).
- Kolowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. In: Kolowski, T.T. (ed) **Flooding and plant growth**. Academic Press, London. pp.129-163.
- Mantovani, A. & Morellato, L. P.C. 2000. Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmitreiro. In: Reis, M.S & Reis, A. **Euterpe edulis Martius (palmitreiro): Biologia, Conservação e Manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues. Itajaí. 23-38.

- Marques, M.C.M. 2002. Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 145p.
- Marques, M.C.M. & Oliveira, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **27(4)**: 713-723.
- Matthes, L. A. F. 1980. Composição florística, estrutura e fenologia de uma florsta residual do planalto paulista: bosque dos jequitibás, Campinas, SP. **Dissertação** (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Mazurec, A. P. & Villela, D. M. 1998. Produção e camada de serapilheira em uma Mata Atlântica na Serra do Imbé, norte fluminense, em diferentes altitudes. In: **Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros**, Águas de Lindóia, ACIESP, v.3. São Paulo. 36-42.
- Mikich, S. B. 1996. A importância dos estudos de frugivoria e dispersão de sementes para a conservação de pequenos remanescentes florestais. Congresso Brasileiro de Ornitologia 5. **Anais...** Campinas:Editora. 139-141.
- Moraes, R. M.; Delitti, W. B. C. & Struffaldi-De-Vuono, Y. 1999. Litterfall and litter nutrient content two Brazilian Tropical Forests. **Revista Brasileira de Botânica** **22(1)**: 9-16.
- Morellato-Fonzar, L.P.C. 1987. Estudo comparativo de fenologia e dinâmica de duas formações florestais na serra do Japi, Jundiá, SP. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Biológicas) , Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 232p
- Morellato, L. P. C & Leitão-Filho 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiá, SP. **Revista Brasileira de Botânica** **50**:163-173.
- Newstrom, L.E., Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica** **26**:141-159.
- Opler, P.A. Frankie, G.W. & Baker, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis bu tropical trees and shrubs. **Journal of Biogeography** **3**: 321-326.

- Pimenta, J.A. 1998. Estudo populacional de *Campomanesia xanthocarpa* O.Berg (Myrtaceae) no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina/PR. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biociências. Campinas/SP.
- Pires, L.A., Brites, R. M., Martel, G., & Pagano, S.N. 2006. Produção, acúmulo e decomposição da serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá-PR. **Acta Botanica Brasilica** 20(1): 1-12.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics** 16: 179-214.
- Reich, P. B. & Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). **Ecology** 63: 294-299.
- Ribbens, E. Silander, J.A. & Pacala, S. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. **Ecology**. 75(6): 1794-1806.
- Richards, P.W. 1952. **The tropical rain forest. An ecological study**. Cambridge, Cambridge University. 450p.
- Salimon, C.I. & Negrelle, R.B. 2001. Natural regeneration in a Quarternary Coastal Plain in the Southern Brazilian Atlantic Rain Forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology** 44 (2): 155-163.
- Santos, D. L. 2003. Aspectos fisiológicos de cedro rosa (*Cedrella fissilis* Velozzo – Meliaceae). **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. Rio Claro/SP.
- Sarmiento, G. & Monastério. 1983. life forms and phenology. In: Boulière, F. (ed.) **Ecosystems of the world**.v.13. Tropical savannas. Amsterdam: Elsevier Scientific.
- Scarano, F.R. Ribeiro, K.T. Moraes, L.F.D. & Lima, H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 14: 793-803.
- Scarpa, F. M. 2002. Crescimento inicial de espécies pioneiras e não pioneiras das florestas semidecíduas do Estado de São Paulo. **Dissertação** (Mestrado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biociências. 72 p.

- Sick, H. 1997. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira. 912 p.
- Silva, S. M. & Britez, R.M. 2005. A vegetação da planície costeira. In: Marques, M. C. M. e Britez, R. M.(org.) **História natural e conservação da Ilha do Mel**. Curitiba: Editora UFPR.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Annual Review of Ecology and Systematics** **12**: 253-279.
- Streng, D. R.; Glitzenstein, J. S. & Harcombe, P. A. 1989. Woody seedling dynamics in na East Texas floodplain forest. **Ecological Monographs** **59**: 177-204.
- Sugyama, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica** **11**: 119-159.
- Swaine, M.D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. **Journal of Ecology** **84**:419-428.
- Sydes, C. & Grime, J. P. 1981. Effect of tree leaf litter on herbaceous vegetation in the decíduos woodland. I. Field investigations. **Journal of Ecology** **69**: 237-248.
- Tilman, D. 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource: light gradient. In: Diamond, J. & Case, T. (Eds). **Community Ecology**. Harper and Row, New York. Pp. 359-380.
- Vasques-Yanes, C.; Orozco-Segovia, A.; Rincón, M.; Sánchez-Coronado, E.; Huante, P. & Barrasas, V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical Forest:effect on seede germination. **Ecology** **71**: 1952-1958.

## CONCLUSÕES FINAIS

As condições de luz e umidade da floresta interagem para determinar o comportamento de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, sendo que ambas apresentam uma distribuição espacial das plântulas próxima a dos adultos, que são mais abundantes e agregados em solos mais drenados.

### *Ocotea pulchella*

As características morfo-fisiológicas das sementes desta espécie- tais como ausência de dormência, alta germinabilidade em níveis variados de temperatura e luz, e resistência por período prolongado em substrato alagado-, e das plântulas - que conta com um cotilédone armazenador que permite reduzir a exigência de recursos para sua manutenção, apresentando alta sobrevivência em todos os ambientes avaliados-, permite uma ampla distribuição.

O período de dispersão de sementes, mais intenso durante o verão, é adequado á sua germinação, visto a faixa de temperatura ótima (26 a 35° C) e o caráter recalcitrante das sementes. No entanto, em temperatura muito elevada (>40°C) a germinabilidade é inibida, o que pode provocar uma redução neste processo em clareiras, especialmente as secas, embora estes ambientes favoreçam seu crescimento e sobrevivência.

Em CS, juntamente ao SU, foi observada a menor densidade de sementes, provavelmente, relacionado a baixa densidade de indivíduos adultos, e plântulas. O recrutamento no primeiro (CS) parece contar com a entrada de sementes por dispersão – sendo identificado indícios de dispersão secundária , e de um ajuste fenológico da chuva de sementes, que foi deslocado do período de temperatura mais elevada e condições mais secas do solo, observado no início do verão.

Em SS e CU seu recrutamento é favorecido pela presença abundante de adultos, no primeiro, e elevada produção de frutos, no segundo, formando um banco de plântulas, que crescem lentamente.

Embora o substrato alagado reduza sua germinação e crescimento, o recrutamento no SA, embora com densidade muito baixa e menos agregada que observado em SS e CU, parece ser promovido por uma maior dispersão de sementes, e da ocorrência de locais “livres” do alagamento mais intenso - tais como pequenos morrotes de areia, raízes superficiais e bromélias- e de maior intensidade luminosa,

permitida pela descontinuidade do dossel e pela vegetação mais baixa (mangue) no seu limite. Nestes ambientes se observou a maior sazonalidade da emergência e mortalidade, relacionada, possivelmente, à oscilação do lençol freático, sendo a primeira confinada aos meses que antecede a condição prolongada de alagamento, quando se verifica uma alta mortalidade de plântulas. Todavia, assim como nos demais ambientes, situações de seca, gerada pela união de pluviosidade relativamente baixa e temperatura elevada, parece responder, pelo menos em parte, pela mortalidade das plântulas.

No SU, além da limitação de sementes, seu recrutamento é desfavorecido devido à associação, mais uniforme do que em SA, de alta saturação hídrica do solo durante o ano, níveis baixos de fertilidade do solo e sombreamento.

A fenologia dos eventos vegetativos (queda foliar) e reprodutivos (produção de frutos e emergência), sincrônicos e correspondentes ao padrão predominante da comunidade, podem indicar a dependência da maior disponibilidade de luz/temperatura, umidade e nutrientes.

#### *Ternstroemia brasiliensis*

As características morfofisiológicas das sementes e plântulas desta espécie – que possuem, uma alta e rápida embebição, baixa resistência a períodos prolongados de alagamento, e cotilédones foliáceos fotossintetizantes, podem explicar a menor abundância nos ambientes mais úmidos e sombreados, especialmente no SA.

O período de dispersão e emergência durante a época menos chuvosa, de temperaturas mais amenas, e menor atividade de fauna/microorganismos do solo, parece ajustado a estas características.

Todavia, e a despeito da alta densidade de indivíduos arbóreos, a chuva de sementes e a densidade de plântulas foram muito baixas. Os maiores valores foram observados no SS, referente a maior densidade de adultos - e conseqüentemente, deposição mais intensa de sementes-, e das condições mais adequadas de umidade do solo e de luz. Embora a sobrevivência, bem como o crescimento e a dispersão, também parecem ser beneficiados em clareiras, a ocupação destas deve ser limitada, principalmente, pela fonte de sementes.

A queda foliar de *T. brasiliensis* apresentou baixa sazonalidade, e parece ser regida especialmente pela umidade do solo, que possivelmente reflete no estado hídrico da plântula.

A sazonalidade dos eventos reprodutivos contrastante ao padrão predominante da comunidade, pode ser vantajoso para espécie por propiciar menor competição de recursos e ação de herbívoros/patógenos, e por ser deslocado do período de maior produção de serapilheira, pode ser inferido uma menor dependência da disponibilidade de nutrientes; este fato, aliado a fraca deciduidade foliar, e o lento crescimento, podem denotar uma alta adaptação a solos oligotróficos.

## APÊNDICE

### **Anexo 1 - O Projeto “Parcelas Permanentes”**

O projeto "Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40ha de parcelas permanentes", vinculado ao Biota/Fapesp, está sendo desenvolvido por pesquisadores de diversas instituições de pesquisa, com coordenação geral de Ricardo Ribeiro Rodrigues, do departamento de Ciências Biológicas, da USP/Esalq, em quatro Unidades de Conservação (P. E. da Ilha do Cardoso, E.E. de Carlos Botelho, E. E. de Caitetus, E.E. de Assis), que representam as quatro principais formações florestais do Estado de São Paulo (Floresta de Restinga, Floresta Atlântica de Encosta, Floresta Estacional Semidecidual e Cerradão). Em cada área foram alocadas 256 sub-parcelas permanentes de 400m<sup>2</sup> cada, numa parcela maior de 320x320m, totalizando 10,24ha de área amostrada em cada área e 40,96ha nas quatro áreas. Pesquisadores de varias linhas de pesquisa estão envolvidos, sendo que em cada área amostrada, foram realizadas (ou em andamento) a caracterização detalhada do solo e da topografia, caracterização continuada (4 anos) do clima, do lençol freático e da luz, caracterização da fauna microbiana do solo. Para vegetação está sendo realizada a caracterização das espécies ocorrentes em cada área (nas várias formas de vida), e a elaboração de guias práticos ilustrados de reconhecimento de campo de todas as espécies florestais amostradas, estando já disponível o de espécies arbóreas da floresta de restinga. A estrutura será caracterizada com levantamentos fitossociológicos, fisionômicos e silvigênico. Os modelos da literatura de geração e manutenção de biodiversidade e de dinâmica florestal serão testados para a comunidade e para espécies e comparados entre áreas, sendo os dados também ainda confrontados com aqueles gerados em parcelas permanentes para as formações tipicamente tropicais. Os dados vegetacionais serão correlacionados com os dados físicos de cada área, entre áreas, na perspectiva de compreender as diferenças entre esses tipos vegetacionais e promover uma adequação das práticas de manejo e conservação, no que o presente trabalho pode contribuir.

Anexo 2 – Análise química de substrato orgânico utilizado nos experimentos de sobrevivência e crescimento plântulas de *O. pulchella* e *T. brasiliensis*, e de juvenis da primeira, realizados no Jardim Experimental

<b>Substrato</b>	pH	C	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	CaO	MgO	SO <sub>4</sub>
plântulas	5,1	36	0,4	0,17	0,17	0,63	0,7	0,63
juvenis	4,7	57,5	0,4	0,16	0,34	0,91	0,83	0,51

Anexo 3 - Correlação de Pearson (r) das variáveis ambientais (luz e umidade e nutrientes do solo), avaliadas nos locais onde foram realizados os experimentos de sobrevivência e crescimento plantas de *O. pulchella* e *T. brasiliensis* na floresta de Restinga, com os dois primeiros eixos da PCA.

Variáveis	Eixo 1	Eixo 2
Luz (Fevereiro)	0,485	-0,213
Luz (Agosto)	0,459	-0,517
Umidade do solo	-0,846	-0,374
P	-0,789	-0,372
M.O.	-0,776	-0,461
pH	0,775	-0,554
K	-0,753	0,229
Ca	0,166	-0,903
Mg	-0,632	-0,567
H+Al	-0,96	-0,01
Al	-0,327	0,253
SB	0,051	-0,917
CTC	-0,949	-0,207
v	0,797	-0,516