

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



**DINÂMICA DA DISPERSÃO DE SEMENTES E
REGENERAÇÃO DE PLANTAS DA PLANÍCIE LITORÂNEA
DA ILHA DO MEL, PR**

Márcia Cristina Mendes Marques

Orientador: Prof. Dr. Paulo Eugênio A. M. de Oliveira

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a)		
		e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do
título de Doutor em Ciências
Biológicas, área de Biologia
Vegetal

Campinas

2002

UNIDADE	BC
Nº CHAMADA	7/UNICAMP
	M348d
✓	
COMBO BC/	4 8680
ROC.	16-837102
C	☐
REÇO	R\$ 11,00
ATA	30/04/02
CPD	

CM00166926-B

IB ID 239032

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

M348d **Marques, Márcia Cristina Mendes**
Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas
da planície litorânea da Ilha do Mel-PR/Márcia Cristina
Mendes Marques. --
Campinas, S.P.: [s.n.], 2002.

Orientador: Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

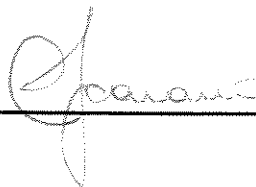
1. Dispersão de sementes. 2. Regeneração. 3. Restinga.
4. Ilha do Mel-PR. 5. Floresta Atlântica. I. Oliveira, Paulo
Eugênio Alves Macedo de. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

BANCA EXAMINADORA**ORIENTADOR**

Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves Macedo de Oliveira _____

MEMBROS

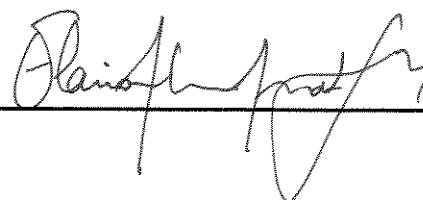
Prof. Dr. Fabio Rubio Scarano _____



Prof. Dr. Ivan Schiavini _____

Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues _____

Prof. Dr. Flavio Antônio Mães dos Santos _____



Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly _____

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio _____

91878001

À Julia,
por dar sentido a tudo.

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	viii
ABSTRACT	xi
INTRODUÇÃO GERAL	1
A Ilha do Mel	4
Referências bibliográficas	9
 CAPÍTULO 1. Relações entre características reprodutivas das espécies vegetais e tipos vegetacionais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, sul do Brasil	 13
Resumo	15
Abstract	16
Introdução	17
Área de estudo	19
Métodos	20
Análise dos dados	21
Resultados	22
Discussão	27
Referências bibliográficas	32
Anexo 1	38
 CAPÍTULO 2. Fenologia de espécies do dossel e do subosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil	 45
Resumo	47
Abstract	47
Introdução	48
Área de estudo	50
Métodos	51
Resultados	52
Discussão	56
Referências bibliográficas	63
Anexo 1	69
 CAPÍTULO 3. Ritmos da chuva de sementes e da emergência de plântulas em duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil	 73
Resumo	75
Abstract	76
Introdução	77
Área de estudo	80
Métodos	81
Análise dos dados	83
Resultados	84
Discussão	93
Referências bibliográficas	102
 CAPÍTULO 4. Chuva de sementes, recrutamento de plantas e a dinâmica da regeneração de Florestas de Restinga no sul do Brasil	 109
Resumo	111
Abstract	112
Introdução	113
Área de estudo	116
Métodos	117
Análise dos dados	119
Resultados	120
Discussão	129
Referências bibliográficas	134
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	 141
Referências bibliográficas	144

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas as pessoas que contribuíram para este trabalho, especialmente a:

- Paulo Eugênio A. M. Oliveira, orientador, pela tranquilidade e liberdade que sempre transmitiu;
- Fabio Scarano, Marcelo Tabarelli, Ivany Válio e José Eugênio Côrtes Figueira, membros da pré-banca, pelas sugestões e críticas;
- Sandro M. Silva e Ricardo M. Britez (Mestre), parceiros de trabalho na Ilha do Mel, por me apresentarem à Ilha, incentivarem, auxiliarem e discutirem o trabalho e pela importante base de dados por eles levantada, tão citada nesta tese;
- James Roper, professor visitante da UFPR e amigo, pelos valiosos ensinamentos estatísticos, revisões de *abstracts* e discussões;
- Marília Borgo, Ingo Isernhagen, Rodrigo Kersten (Piruca), (ex) pós-graduandos do Departamento de Botânica da UFPR, pelos serviços de campo, laboratório, informática e *baby-sitter* dispensados, mas principalmente pela amizade;
- Larissa L. Mellinger, Yasmin Gundaff, Luciana Romanó, estagiárias do Laboratório de Ecologia, pela ajuda em campo;
- Renato Goldenberg, Isabela Galarda, Luís Fernando Fávero e Ives Sbalqueiro, amigos, pelo apoio em fases difíceis;
- Narciso Sockow, secretário do Departamento de Botânica e amigo, pelo que ajudou na reconstrução do Laboratório de Ecologia após o incêndio, pelo estímulo e pelas risadas proporcionadas;
- José Augusto Cunha, biólogo do Departamento de Botânica da UFPR, pela grande ajuda nas triagens de material e recuperação dos rescaldos;
- Sandro M. Silva, Marília Borgo, Carina Kozera, Miriam Kaeler e Renato Goldenberg, pelas determinações de parte do material botânico;
- Luciana Ribas, Sionara Eliasaro, Sandro M. Silva, Renato Goldenberg, Cleusa Bona, Gregório Ceccantini, Yedo Alquini, Thelma Ludwig, Gedir O. Santos, Katia Z. Ribas e demais colegas professores do Departamento de Botânica da UFPR, pela licença concedida e apoio;

- Renato Marques e demais colegas do Projeto Palmito, pelo incentivo no último ano;
- Flavio A. M. Santos, João Semir, Jorge Tamashiro, Eliana Forni-Martins, Fernando Martins, Carlos Joly, Hermógenes F. Leitão-Filho (*in memorian*), Marlies Sazima, professores do Departamento de Botânica da UNICAMP, aos quais devo grande parte de minha formação acadêmica;
- Patrícia C. Lobo, Erich Fischer, Andrea Araújo, Luciana Alves, Luís Bernacci, Alexandre Salino, Julio Lombardi, João e Renata Meira, Carmen Zickel, Fábio Vita, Leandro Freitas, Giselda Durigan e todos os demais companheiros de pós-graduação da UNICAMP, pelo convívio ao longo destes anos;
- Oldemir C. Mangili, diretor do Setor de Ciências Biológicas da UFPR, pelo apoio na recuperação do Laboratório de Ecologia;
- CAPES, pela bolsa PICDT;
- Instituto Ambiental do Paraná (IAP), na pessoa de Mauro Brito, pela autorização para o trabalho na Estação Ecológica da Ilha do Mel;
- Programa de Apoio à Pesquisa da UFPR e Curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal da UNICAMP, por financiar parte das despesas;
- Francisco M. Marques (*in memorian*), Leonilda M. Marques, Mozar M. Marques (*in memorian*), F. Eduardo M. Marques e Julia M. Silva, meus familiares, pelo conforto e incentivo, mas especialmente por fazerem ou terem feito parte da minha vida.

RESUMO GERAL

A Ilha do Mel está localizada em Paranaguá, região central do litoral do Estado do Paraná ($25^{\circ}29'25^{\circ}34'32''\text{S}$ e $48^{\circ}17'15''/48^{\circ}23'16''\text{W}$) e compreende uma área aproximada de 2760ha, na qual estende-se uma planície litorânea costeira. Sobre esta desenvolve-se uma vegetação bastante heterogênea, onde são reconhecidos três principais tipos vegetacionais: Vegetação de Praia (P), Restinga Arbustiva (R) e Floresta de Restinga (F). Neste gradiente foi desenvolvido um trabalho abordando, de forma comparativa, os processos de dispersão e regeneração das plantas dos três tipos vegetacionais e de dois tipos de Floresta de Restinga: a Floresta não inundável (FNI) e a Floresta inundável (FI). Com base nas características morfológicas de frutos, sementes e plântulas de 238 espécies, foram descritos os modos de dispersão e tipos morfofuncionais de plântulas e avaliadas as variações em suas frequências no gradiente P a F. Do total de espécies analisadas, zoocoria foi o modo de dispersão mais frequente (56% das espécies), seguido por anemocoria (26%) e autocoria (18%). As distribuições dos modos de dispersão foram influenciadas pelo ambiente, havendo um predomínio dos processos abióticos (anemocoria e autocoria) nos locais abertos e sujeitos a estresse (P e R), e biótico (zoocoria) nos tipos vegetacionais mais fechados e complexos (F). Acompanhando esta variação, espécies da P e R apresentaram sementes, em média, menores que em F, o que sugere que o ambiente deva restringir a ocorrência de espécies em função da forma do fruto e da semente. Plântulas do tipo fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo ocorreram na maior parte das espécies (57%), seguido por criptocotiledonar-hipogeal-de reserva (39%), criptocotiledonar-epigeal-de reserva, fanerocotiledonar-epigeal-de reserva e fanerocotiledonar-hipogeal-de reserva (juntos 4%). Espécies de cotilédones foliáceos e armazenadores distribuíram-se nas mesmas proporções na P, R e F, indicando que morfologia da plântula não está necessariamente associada a mudanças microambientais. No estudo fenológico da FNI e FI, plantas do dossel e do sub-bosque (total 55 espécies) foram acompanhadas por dois anos na Ilha do Mel, região com pouca diferença climática entre o período superúmido (Setembro

a Maio) e úmido (Junho a Agosto). As duas florestas apresentaram padrões semelhantes, com pico de queda de folhas, brotação, floração e frutificação ocorrendo sucessivamente ao longo da estação superúmida. Quase todas fenofases mostraram correlações mais fortes com o comprimento do dia e a temperatura média. Plantas do dossel foram mais previsíveis com relação à ocorrência das fenofases que as do sub-bosque. Para avaliar se florestas localizadas em local de clima pouco sazonal podem apresentar ritmos, a chuva de sementes e a emergência de plântulas foram estudadas, ao longo de dois anos, na FNI e na FI. As duas florestas apresentaram os mesmos padrões de dispersão e germinação das sementes, apesar das diferenças existentes na umidade do solo e na disponibilidade de luz no subosque. A chuva de sementes foi sazonal e bimodal, com um pico maior no final da estação mais úmida (Abril-Maio) e outro menor na estação menos úmida (Agosto), refletindo os padrões fenológicos das espécies zoocóricas e anemocóricas, respectivamente. Com exceção do modo de dispersão, nenhum dos demais atributos das espécies (forma de vida, tamanho da semente, tipo morfológico de plântula) parece definir os ritmos das florestas. A emergência das plântulas foi unimodal, com pico no meio do período mais úmido (Janeiro), embora as demais épocas do ano não tenham limitado completamente a germinação. Mesmo havendo umidade durante todo o ano, 57% das espécies apresentaram pelo menos 4 meses de atraso na emergência das plântulas. Ritmo da chuva de sementes e dormência determinaram o ritmo da emergência das plântulas que é concentrada na época mais úmida, quando a disponibilidade de nutrientes no solo é maior e quando todas as demais atividades fenológicas das florestas ocorrem. Para avaliar a dinâmica da regeneração existente entre as Florestas de Restina, os compartimentos formados pelas comunidades de sementes, plântulas e jovens dos dois tipos florestais (FNI e FI) foram avaliados. A incorporação de indivíduos em ambas dependeu, principalmente, da entrada de propágulos (via chuva de sementes) de espécies autóctones (FNI=75%, FI=84% das espécies). Nas duas florestas houve dramática redução na densidade de indivíduos (>98%) na passagem das plantas do estágio de semente a adulto, acompanhada por

diminuição na similaridade entre compartimentos (índice de similaridade de Sørensen variando de ca. 80% para ca. 58%) e aumento da diversidade (índice de diversidade de Shannon variando na FNI de 0,39 a 1,19 e na FI de 0,91 a 1,31). Isto deveu-se basicamente à redução mais drástica nas densidades das espécies comuns e manutenção das raras entre os compartimentos. Plantas de diferentes estádios, em geral, não se relacionaram em termos de densidade e distribuição espacial (na maioria dos casos correlações não significativas) sugerindo a independência das fases no processo de regeneração. As semelhanças entre as florestas em relação à densidade média e ao índice de diversidade de Shannon são mantidas até o estágio de jovem, quando a FNI torna-se mais densa e menos diversa que a FI e a similaridade florística entre elas diminui. Isto é explicado pelas diferenças apresentadas pelas espécies quanto à limitação à dispersão, à emergência e ao estabelecimento, conduzindo a processos distintos de recrutamento nas duas florestas. Os resultados mostraram que: 1) diferenças ambientais e na frequência de formas de vida existentes no gradiente da planície litorânea refletem nos padrões de distribuição de atributos reprodutivos das espécies, o que deve estabelecer diferenças nos modelos de regeneração em cada local; 2) sazonalidade fenológica e nos ritmos de dispersão de sementes e emergência de plântulas nem sempre estão associados à alta sazonalidade climática e no caso destas Florestas de Restinga o deslocamento destes eventos para a época superúmida, parece se ajustar às condições necessárias para a eficiente ciclagem dos nutrientes; 3) Florestas de Restinga são sistemas com modelos de regeneração relacionados, porém particularmente direcionados, em função das diferenças que as espécies vegetais apresentam em relação ao sucesso no estabelecimento dos indivíduos.

ABSTRACT

(Seed dispersal and plant regeneration dynamics in a Sandy Coastal Plain on Ilha do Mel, southern Brazil): The island *Ilha do Mel* is located in the municipality of Paranaguá (25°29'25°34'32"S e 48°17'15"/48°23'16"W) in the central coastal region of Paraná State, Brazil and comprises 2760ha. The higher areas above the Sandy Coastal Plain contains very heterogeneous vegetation in which it is possible to recognize three major vegetation types: beach/dune vegetation (P), scrub or "restinga" (R), and sandy coastal forest (F). Here, dispersal and regeneration mechanisms were studied along this P to F gradient and in two types of sandy coastal forests: Unflooded (FNI) and Flooded (FI). The morphologies of fruit, seeds, and seedlings of 238 plant species were analyzed, and the frequency of dispersal and seedling syndromes were compared in the P to F gradient. Zoochory was the most frequent dispersal syndrome (56% of total species), followed by anemochory (26%) and autochory (18%). Distribution of dispersal syndromes was associated with vegetation type. Abiotic processes (anemochory and autochory) were more important in open and stressed sites (P and R) while biotic processes (zoochory) were important in closed and more complex sites (F). Dispersal syndromes in vegetation types were related to seed sizes, *i.e.* seed size in P and R species were smaller than F species. This suggests that environmental features limit species occurrence due to fruit and seed shapes. Seedling types were phanerocotylar-epigeal-foliaceous (57%), cryptocotylar-hipogeal-reserve (39%), and the last 4% were either cryptocotylar-epigeal-reserve, phanerocotylar-epigeal-reserve or phanerocotylar-hipogeal-reserve. Photosynthetic and reserve cotyledonous seedlings were equally distributed along P, R and F, suggesting that seedling morphology is not related to environmental factors. The phenology of 55 canopy and understory plant species in the FNI and FI were studied over two years. In these sites, climate (mainly rainfall) in the wetter season (September to May) is similar to that of the less wet season (June to August). FI and FNI showed very similar phenological patterns in which leaf fall, flushing, flowering, and fruiting occurred during the wetter season. Most phenological phases were correlated with

daylength and average temperature. Phenology of canopy species was more predictable than that of understory species. To test whether putatively aseasonal forests show rhythms, the seed rain and seedling emergence in the FNI and FI was studied for two years on *Ilha do Mel* island. Despite soil moisture and light differences between the two forests, FNI and FI had similar dispersal and germination patterns. Seed rain was seasonal and bimodal. The first peak occurred at the end of the wetter season (April to May) and the second one in the less wet season (August). These peaks reflect, respectively, the peaks of zoochorous and anemochorous species. Other plant characteristics (life form, seed size and seedling morphology) apparently do not show clear patterns. Seedling emergence was seasonal and unimodal but also occurred along the entire year. Even in this apparently aseasonal forest approximately 57% of species had seedling emergence four or more months after dispersal. Therefore both seed dormancy and the timing of seed dispersal drive the rhythm of seedling emergence in these forests. The peak in germination occurs in the wetter season (January) when soil fertility is higher and other phenological events also occur. Dynamics of FNI and FI were studied on *Ilha do Mel* Island, specifically comparing community composition of seeds, seedlings and saplings in each forest. New individual plants are incorporated in forests mainly from seed rain of autochthonous species (FNI =75% and FI =84% of species). During the growth of the plants (from seed to adult stages) in both of these forests, declines in plant density (>98%) and floristic similarity (Sorensen's Similarity Index from ~80% to ~58%) occur, associated with an increase in diversity (Shannon's diversity index from 0,39 to 1,19 in the FNI, and 0,91 to 1,31 in the FI). This was due to a strong reduction in density of the common species. Plants are uncoupled in their density and spatial distribution (uncorrelated) among stages, suggesting independence of the stages during the regeneration process. Through the sapling stages, the FNI and FI forests are very similar (density and Shannon's diversity index), after which the FNI was more densely populated and less diverse than the FI, with consequent reduction in their floristic similarity. Dispersal limitation, emergence limitation, and establishment limitation are very different in the FNI and FI, which probably is

associated with particular recruitment patterns. It is suggested that: 1) Both environmental and life form differences along the Sandy Coastal Plain gradient reflect differences in plant reproductive, and plant growth, patterns. 2) Phenological, seed dispersal and seedling emergence rhythms are not only or always related to large climatic seasonality. In these sandy coastal forests the occurrence of phenological patterns associated with the wetter season fits the hypothesis of efficient nutrient cycling in plant communities in relatively infertile soils. 3) Sandy Coastal Forests are systems with a connected but singular regeneration pattern due to differences in establishment success of plant species. Probably the relationship between these forests and other vegetation types is due to a successional patterns along the Coastal Plain.

Key words: seed dispersal, dispersal syndromes, seed size, seedling morphology, seedling types, seed germination, seed dormancy, flowering, fruiting, flushing, leaf fall, daylength, regeneration, recruitment limitation, seed limitation, Atlantic Rain Forest, Restinga, Tropical forest

INTRODUÇÃO GERAL

A natureza dinâmica dos ecossistemas tropicais é em grande parte determinada pelas constantes mudanças às quais a vegetação está sujeita, em função das alterações provocadas por eventos naturais (p.ex. a queda de uma árvore) ou mesmo após a intervenção antrópica (Gómez-Pompa *et al.* 1991). O processo de manutenção ou restauração destes locais envolve tanto a reposição de indivíduos nas populações pré-existentes quanto à incorporação de espécies provenientes de outros locais. Portanto, a regeneração ocorre nas escalas espacial e temporal do ciclo de crescimento de uma comunidade e está relacionada às variações microambientais, à habilidade reprodutiva das espécies e às possíveis interações com animais dispersores, polinizadores e herbívoros além de patógenos e decompositores (Bawa & Hadley 1990, Whitmore 1991, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993).

Populações vegetais diferem em relação aos modelos de regeneração. Nelas, as variações na forma de vida, fenologia, produção e dispersão de sementes viáveis, germinação, morfologia e estabelecimento das plântulas definem estratégias distintas para ocupação de microsítios. Esta diversificação dos nichos de regeneração é vista como elemento importante para a coexistência de espécies vegetais, o que contribuiria para a manutenção da diversidade nas florestas tropicais (Grubb 1977, Hubbel & Foster 1987, Garwood 1996, Watkinson 1997).

As formações vegetacionais incluídas no domínio da Floresta Atlântica no Brasil são bastante diversas floristicamente (Oliveira-Filho & Fontes 2000) e

constituem um dos ecossistemas mais ameaçados do planeta (Myers *et al.* 2000). Na região costeira são representadas pela Floresta Ombrófila Densa Atlântica e pelo Sistema edáfico de primeira ocupação, na classificação de Veloso *et al.* (1991). Este último encontra-se ao longo da planície litorânea e, em grande parte do litoral brasileiro, é representado pela vegetação genericamente denominada por Restinga.

As Restingas distribuem-se sobre a planície costeira quaternária, em solo arenoso de origem marinha e constituem ecossistemas bastante heterogêneos (Suguio & Tessler 1984, Lima & Capobianco 1997). Nos litorais sul e sudeste do Brasil o mosaico vegetacional compreendido pelas Restingas é representado por formações herbáceas, arbustivas e florestais que diferem basicamente em função da proximidade do mar (definindo condições distintas de salinidade) e das características físicas e hidrológicas do substrato (Araujo 1992, Menezes-Silva 1998), os quais definem um gradiente ao longo da planície. A maior parte do conhecimento que se tem hoje sobre as Restingas é de caráter florístico ou geomorfológico (ver relação com mais de 1500 trabalhos constantes em www.restinga.net, de autoria de D.S.D. Araujo *et al.*), sendo a abordagem dos processos dinâmicos que ocorrem neste tipo de vegetação, envolvendo populações ou comunidades vegetais, ainda incipiente em termos de publicações.

No presente trabalho foram estudados, ao longo de dois anos, aspectos da dinâmica da vegetação da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paraná, abordando formações herbáceas, arbustivas e florestais. Neste último caso, duas Florestas de Restinga (Floresta não inundável e Floresta inundável), distintas com relação ao regime hídrico do solo, foram comparadas. Objetivou-se entender os processos

ecológicos existentes entre as diferentes formações no que se refere à reprodução e regeneração de plantas. Especificamente procurou-se:

1. Descrever modos de dispersão e morfologia de plântulas da planície litorânea e avaliar as possíveis implicações das variações destas características na regeneração de diferentes tipos vegetacionais;

2. Acompanhar a fenologia de espécies do dossel e sub-bosque de duas Florestas de Restinga, relacionar as fenofases com os fatores climáticos e comparar os padrões destas florestas com os de outros ambientes tropicais;

3. Avaliar a existência de variações temporais na chuva de sementes e emergência de plântulas em duas Florestas de Restinga e analisar as implicações destes ritmos na regeneração destes locais;

4. Comparar a regeneração natural das comunidades vegetais das duas Florestas de Restinga, em aspectos referentes à dinâmica de sementes, plântulas e jovens.

O trabalho foi organizado em quatro capítulos. No primeiro são apresentados resultados do estudo comparativo entre os tipos vegetacionais de toda Planície Litorânea da Ilha do Mel. Nos demais capítulos as Florestas não inundável e inundável são abordadas. Por estarem localizadas próximas entre si mas apresentarem características edáficas, florísticas e estruturais distintas, estas florestas compreendem locais ideais para testar hipóteses relacionadas às influências macro e microambientais na vegetação. No Capítulo 2 é abordada a fenologia de plantas do dossel e sub-bosque e no Capítulo 3 os ritmos da chuva de sementes e da emergência de plântulas nas duas florestas. Estes estudos trazem contribuições importantes no contexto das florestas tropicais em geral, uma

vez que investigam a existência de comportamento sazonal nas plantas de um local de baixa sazonalidade climática. O Capítulo 4 trata da dinâmica da regeneração entre as florestas e nas populações mais abundantes, procurando entender de que forma as diferentes comunidades podem estar relacionadas no gradiente existente na planície litorânea.

A Ilha do Mel

Caracterização

A Ilha do Mel está localizada na entrada da Baía de Paranaguá, região central do litoral paranaense, no município de Paranaguá (Figura 1), entre as coordenadas 25°29'/25°34'32"S e 48°17'15"/48°23'16"W e possui uma área aproximada de 2760ha (Figueiredo 1954). Na porção norte da Ilha, que representa cerca de 85% da área total, foi criada em 1982 a Estação Ecológica da Ilha do Mel, que se encontra atualmente sob a administração do Instituto Ambiental do Paraná (Sema/lap 1996). Nas regiões central e sul da Ilha estão distribuídos quatro povoados principais, que junto com outros menores, contam com uma população aproximada de 570 habitantes (Sema/lap 1996).

O clima da região é do tipo Af de Köppen, ou seja, tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas (lapar 1978). Nos últimos 46 anos, a temperatura média para a região foi 21° C e a precipitação anual 2218mm (Britez 1994).

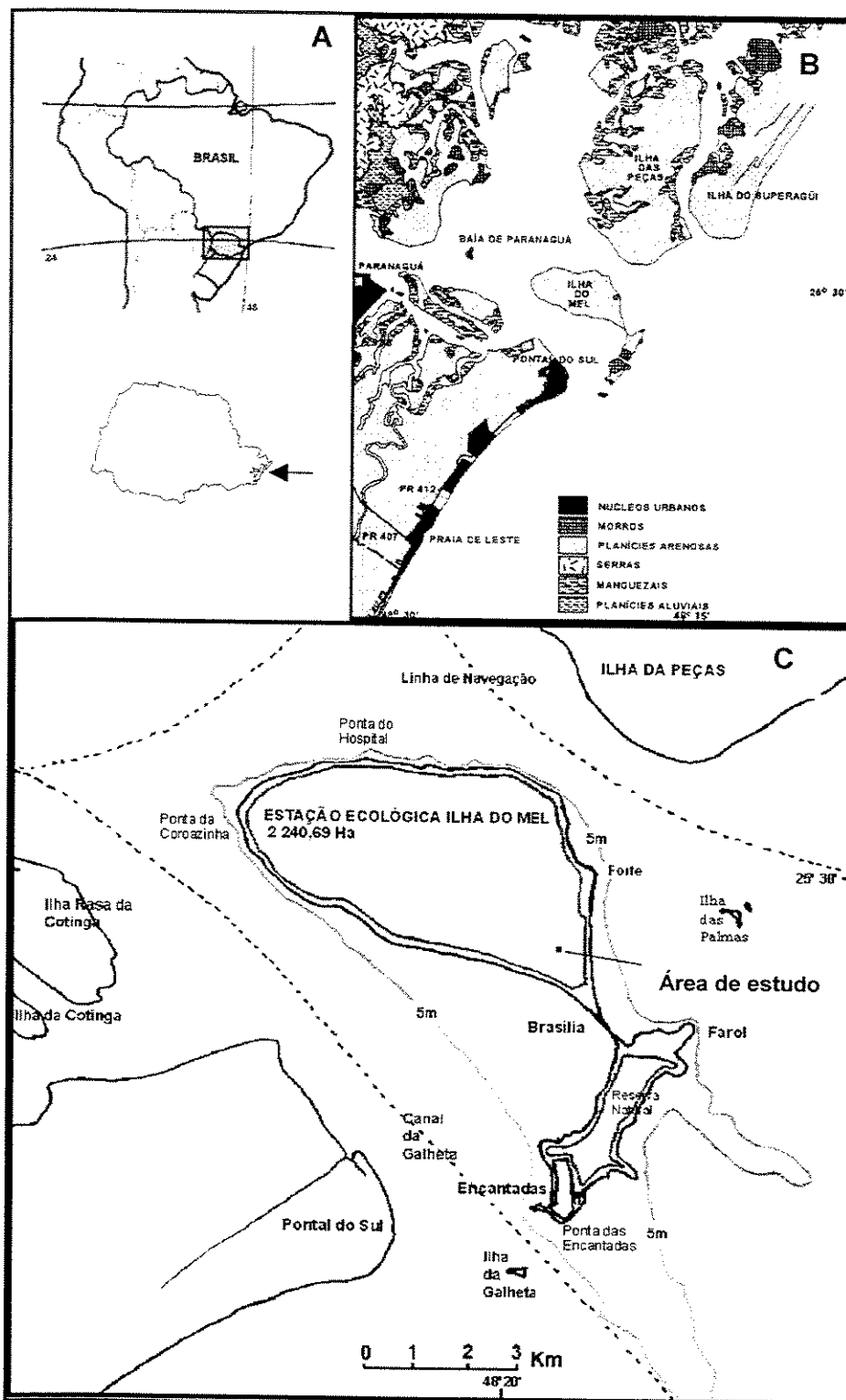


Figura 1. Localização das áreas de estudo na América do Sul e no Estado do Paraná (A), na Baía de Paranaguá (B) e da Floresta não inundável e Floresta inundável na Ilha do Mel (C). Fonte: Kersten (2001).

Segundo Angulo (1992) a maior parte da Ilha formou-se durante as transgressões e regressões marinhas ocorridas no Holoceno, o que resultou em uma extensa planície formada por sedimentos continentais e costeiros, entremeada por alguns morros de origem pré-cambriana. Os solos da planície litorânea são dominados por uma associação de Podzol fase hidrófila de restinga e Podzol fase floresta de restinga, ambos A turfoso ou fraco, textura arenosa e relevo plano, além de areia quartzosa marinha, solo de mangue, entre outros (Sema/lap 1996, Britez *et al.* 1997).

Vegetação

A vegetação da Ilha do Mel apresenta-se bastante heterogênea podendo ser reconhecidas diferentes formações vegetacionais (Sema/lap 1996). Na planície litorânea é encontrada a vegetação genericamente denominada de “Restinga”, onde Menezes-Silva (1998) realizou um estudo sistematizado sobre a florística e estrutura. Foram levantadas 623 espécies de plantas (68 Pteridophyta e 555 Angiospermae) e diferenciadas as formações vegetacionais de acordo com a forma biológica dominante, o grau de cobertura, a altura da sinúsia e as características do substrato. Estas formações, reconhecidas por Menezes-Silva (1998) como Campos, Fruticetos e Florestas, serão denominadas no presente trabalho, respectivamente, por Vegetação de Praia, Restinga Arbustiva e Floresta de Restinga. As formações podem ser descritas da seguinte forma (Menezes-Silva 1998):

a. Vegetação de Praia: predominam fisionomicamente espécies de hábito herbáceo, embora arbustos e pequenas árvores possam ocorrer de forma isolada.

Compreende a vegetação que ocorre nas áreas de praia, antedunas, nas depressões entre os cordões litorâneos, em regiões ao longo de pequenos corpos d'água ou sujeitas às variações diárias das marés.

b. Restinga Arbustiva: dominância fisionômica de espécies de hábito arbustivo, às vezes com elementos arbóreos baixos isolados. De acordo com a distância do mar e saturação hídrica do solo, a vegetação pode variar em altura (de 0,5 até 7m), na proporção de espécies herbáceas, na densidade das copas, na presença ou não de estratificação e na dominância das espécies.

c. Floresta de Restinga: formação vegetacional onde há um predomínio de plantas arbóreas que apresentam-se organizadas em estratos mais ou menos definidos e com plantas de outros hábitos associadas (arbustos, ervas, lianas e epífitas). De acordo com a posição relativa das florestas nos antigos cordões arenosos, podem variar em relação à altura (dossel entre 6 e 25m) e à saturação hídrica do solo.

A Floresta não inundável e a Floresta inundável

Estes dois tipos florestais, bastante representativos da Planície Litorânea da Ilha do Mel, têm sido objeto de vários estudos nos últimos anos abordando a florística e estrutura dos componentes arbustivo-arbóreo e herbáceo (Menezes-Silva 1998) e epifítico vascular (Kersten 2001, Kersten & Silva 2001), além de aspectos dos ciclos biogeoquímicos (Britez 1994, Britez *et al.* 1997).

As Florestas não inundáveis ocorrem mais extensivamente nas partes altas dos cordões litorâneos, em locais melhor drenados e têm alturas em torno de 8-10m. São intercaladas pelas Florestas inundáveis que acompanham as

depressões entre os cordões litorâneos, onde há afloramento periódico do lençol freático, tendo altura média de 15m (Menezes-Silva 1998).

Na amostragem de árvores, arbustos e ervas feita na Floresta não inundável foram levantadas 69 espécies sendo *Ocotea pulchella*, *Ternstroemia brasiliensis*, *Ilex pseudobuxus*, *Clusia criuva*, *Calophyllum brasiliense*, *Erythroxylum amplifolium*, *Psidium cattleianum*, *Myrcia multiflora*, *Guapira opposita* e *Tapirira guianensis* as que apresentaram maiores valores de importância (IVI) no dossel. No estrato médio, *O. pulchella*, *I. pseudobuxus*, *E. amplifolium*, *Rapanea venosa*, *T. brasiliensis*, *C. brasiliense*, *M. mutiflora*, *G. opposita*, *P. cattleianum* e *C. criuva*. No estrato inferior, espécies de pteridófitas destacaram-se tanto pela frequência quanto pela cobertura, mas também foram importantes *Coccocypselum guianense*, *Anthurium* sp., uma Poaceae, *Vriesea atra*, *Scleria latifolia*, *Psychotria barbiflora*, *Gonianthella axillaris*, *Codonanthe gracilis*, *Vriesea vagans*, *Malanea forsteroniodes*.

Na Floresta inundável, com 89 espécies amostradas, *T. guianensis*, *C. brasiliense*, *Famea marginata*, *Myrcia racemosa*, *O. pulchella*, *Alchornea triplinervia*, *Didymopanax angustissimum*, *Myrcia insularis*, *Pera glabrata* e *Eugenia sulcata*, foram as espécies mais importantes do dossel. No estrato médio, *F. marginata*, *Rudgea villiflora*, *Geonoma schottiana*, *M. racemosa*, *Guarea macrophylla*, *Marlierea reitzii*, *Marlierea tomentosa*, *Alibertia concolor*, *Guatteria australis* e *Garcinia gardneriana*. No estrato inferior, *Doliodarpus schottianus*, uma Poaceae, uma Araceae, *Nidularium innocentii*, *Mikania* sp, além de algumas espécies de pteridófitas (Menezes-Silva 1998). Assim como o componente

arbustivo-arbóreo, as epífitas dessa floresta apresentam-se com maior riqueza de espécies que na Floresta não inundável (Kersten 2001).

Diferenças entre as duas florestas foram também observadas por Britez (1994) que verificou que na Floresta inundável a produtividade primária líquida é maior, devido aos valores mais elevados da deposição de serapilheira e do acúmulo de nutrientes no solo e na biomassa vegetal. Por outro lado, o processo de ciclagem é semelhante entre as duas áreas, principalmente com relação à deposição sazonal da serapilheira (com picos em novembro-dezembro) e aos teores de elementos químicos. Os solos são pobres quimicamente e a manutenção das duas florestas é feita pela ciclagem a partir da serapilheira, principal fonte de nutrientes.

Referências bibliográficas

- ANGULO, R. J. 1992. Geologia da planície costeira do Estado do Paraná. **Tese de doutorado**. (Geologia Sedimentar). USP. 334p.
- ARAUJO, D. S. D. 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: SEELIGER, U. (org.). **Coastal plant communities of Latin America**. Academic Press. New York. pp:337-381.
- BAWA, K. S. & HADLEY, M. 1990. Reproductive ecology of tropical forest plants. UNESCO – Parthenon Publishing. Paris. 421p.
- BRITEZ, R. M. 1994. Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação de Mestrado**. (Ciências do Solo). UFPR. Curitiba. 240p.

- BRITEZ, R. M.; SANTOS-FILHO, A.; REISSMANN, C. B.; SILVA, S. M. ATHAYDE, S. F.; LIMA, R. X. & QUADROS, R. M. B. 1997. Nutrientes do solo de duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**. **21**:625-634.
- FIGUEIREDO, J. C. 1954. Contribuição à geografia da Ilha do Mel (Litoral do Paraná). **Tese de doutorado**. (Geografia). UFPR. Curitiba. 181p.
- 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.
- GÓMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T. C. & HADLEY, M. 1991. **Rain forest regeneration and management**. UNESCO - Parthenon Publishing. Paris. 457p.
- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. **Biological Review**. **52**: 107-145.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1987. The spatial context of regeneration in a Neotropical forest. In: CRAWLEY, M.; GRAY, A. & EDWARDS, P. J. (eds.). **Colonization, succession, and stability**. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp:395-412.
- IAPAR 1978. **Cartas climáticas básicas do Paraná**. Instituto Agrônômico do Paraná. 41p.
- KERSTEN, R. A. 2001. Epífitas vasculares de uma floresta da Ilha do Mel, Paraná. **Dissertação de Mestrado** (Botânica). UFPR. Curitiba. 120p.

- KERSTEN, R. A. & SILVA, S. M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paraná, Brasil. **Revista brasileira de Botânica**. **24**(2):213-226.
- LIMA, A. R. & CAPOBIANCO, J. P. 1997. Mata Atlântica: avanços legais e institucionais para sua conservação. **Documentos do ISA nº 4**. São Paulo.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. **Vegetatio**. **107/108**:299-318.
- MENEZES-SILVA, S. 1998. As formações vegetais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá-PR, principais características florísticas e estruturais. **Tese de doutorado**. Biologia Vegetal. UNICAMP. Campinas. 262p.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**. **403**:853-858.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T. & FONTES, M. A. L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**. **32**(4b):793-810.
- SEMA/IAP. 1996. **Plano de manejo. Estação Ecológica da Ilha do Mel - PR**. Secretaria de Estado do Meio Ambiente. Instituto Ambiental do Paraná. 207p.
- SUGUIO, K. & TESSLER, M. G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: LACERDA, L. D.; ARAUJO, D. S. D.; CERQUEIRA, R. & TURCQ, B. (orgs.). **Restingas: origem, estrutura e processos**. CEUFF. Niterói. pp:15-25.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. & LIMA, J. C. 1991. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. IBGE/

Departamento de recursos naturais e estudos ambientais do Rio de Janeiro.
123p.

WATKINSON, A. R. 1997. Plant populations dynamics. In: CRAWLEY, M. J. (ed.).

Plant Ecology. Blackwell Science. Oxford. pp:359-400.

WHITMORE, T. C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for
management. In: GÓMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T. C. & HADLEY, M.

(eds.). **Rain forest regeneration and management**. UNESCO - Parthenon
Publishing. Paris. pp:67-90.

CAPÍTULO 1

**Relações entre características reprodutivas das espécies vegetais
e tipos vegetacionais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, sul do
Brasil**

Resumo: Com base nas características morfológicas de frutos, sementes e plântulas de 238 espécies, foram descritos os modos de dispersão e tipos morfofuncionais de plântulas e avaliadas as variações em suas frequências em um gradiente existente ao longo de três formações vegetacionais da Planície Litorânea da Ilha do Mel: Vegetação de Praia (P), Restinga Arbustiva (R) e Floresta de Restinga (F). Do total de espécies analisadas, zoocoria foi o modo de dispersão mais freqüente (56% das espécies), seguido por anemocoria (26%) e autocoria (18%). As distribuições dos modos de dispersão foram influenciadas pelo ambiente, havendo um predomínio dos processos abióticos (anemocoria e autocoria) nos locais abertos e sujeitos a estresse (P e R), e biótico (zoocoria) nos tipos vegetacionais mais fechados e complexos (F). Acompanhando esta variação, espécies da P e R apresentaram sementes, em média, menores que em F, o que sugere que o ambiente deva restringir a ocorrência de espécies em função da forma do fruto e da semente. Plântulas do tipo fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo ocorreram na maior parte das espécies (57%), seguido por criptocotiledonar-hipogeal-de reserva (39%), criptocotiledonar-epigeal-de reserva, fanerocotiledonar-epigeal-de reserva e fanerocotiledonar-hipogeal-de reserva (juntos 4%). Espécies de cotilédones foliáceos e armazenadores distribuíram-se nas mesmas proporções na P, R e F, indicando que morfologia da plântula não está necessariamente associada a mudanças microambientais. Os resultados mostram que diferenças ambientais e na freqüência de formas de vida existentes no gradiente da planície litorânea refletem nos padrões de distribuição de atributos reprodutivos das espécies, o que deve estabelecer diferenças nos modelos de regeneração em cada local.

Abstract (Relationships between plant reproductive characteristics and vegetation type in Sandy Coastal Plain of Ilha do Mel, southern Brazil): Morphology of fruit, seeds, and seedlings of 238 plant species was analyzed, and frequency of dispersal and seedling syndromes were compared in a gradient among three different vegetation types in Sandy Coastal Plain of Ilha do Mel: Beach-to-dune vegetation (P), scrub or “Restinga” (R), and Sandy coastal forest (F). Zoochory was the most frequent dispersal syndrome (56% of total species), followed by anemochory (26%) and autochory (18%). Distribution of dispersal syndromes was defined by vegetation type. Abiotic processes (anemochory and autochory) were more important in open and stressed sites (P and R) and biotic processes (zoochory) were important in closed and more complex sites (F). Dispersal syndromes by vegetation types were related to seed sizes, *i.e.* seed size in P and R species were smaller than F species. This suggests that environmental features limit species occurrence due fruit and seed shapes. Seedling types were phanerocotylar-epigeal-foliaceous (57%), cryptocotylar-hipogeal-reserve (39%), and the last 4% were either cryptocotylar-epigeal-reserve, phanerocotylar-epigeal-reserve or phanerocotylar-hipogeal-reserve. Photosynthetic and reserve cotyledonous seedlings were equally distributed along P, R and F, suggesting that seedling morphology is not related to environmental features. It is suggested that both environmental and life forms differences along the sandy coastal plain gradient reflect differences in plant reproductive attributes. Probably this fit differences in the plant regeneration pattern too.

Key words: seed dispersal, dispersal syndromes, seed size, seedling morphology, seedling types, germination, Atlantic Rain Forest, Restinga

Introdução

As planícies litorâneas encontradas em grande parte da costa sul-sudeste do Brasil, formadas principalmente em decorrência das variações do nível do mar durante o Quaternário, são ocupadas por uma variedade de tipos vegetacionais, normalmente contíguos entre si, onde os limites nem sempre são bem definidos (Suguio & Martin 1990, Araujo 1992). O gradiente ambiental estabelecido pelas diferenças na saturação hídrica do solo (devido ao grau e duração da inundação, promovidos pela elevação do lençol freático) e na salinidade (de acordo com a distância do mar) determina a ocorrência das espécies e imprime diferenças fisionômicas, florísticas e estruturais na vegetação, principalmente em função da predominância de plantas herbáceas, arbustivas e arbóreas (Menezes-Silva 1998). Como estas formações estão intimamente relacionadas, porém condicionadas por fatores físicos atuando em níveis distintos, espera-se que assim como a forma de vida, o processo reprodutivo das plantas deva ser diferenciado, influenciando o processo de regeneração e a ocorrência das espécies.

A diferenciação na composição florística e diversidade da vegetação, bem como as variações nas formas de crescimento, reprodução e estabelecimento das plantas são determinadas, principalmente, por diferenças hídricas do solo (Bullock 1995, Medina 1995). Nesse contexto, o conjunto de características morfológicas dos propágulos tem sido interpretado como um reflexo das adaptações entre a planta e os vetores de dispersão (Van der Pijl 1972, Janson 1983). Quanto mais eficiente for a adequação entre diásporo e agente dispersor, mais otimizada será a dispersão e, conseqüentemente, as condições para a germinação da semente e o estabelecimento da planta serão melhores (Janzen 1970, Howe & Smallwood

1982, Wenny & Levey 1998). Como as particularidades bióticas e abióticas variam entre os ambientes, espera-se que os modos de dispersão também variem nas comunidades vegetais (Frankie *et al.* 1974, Wikander 1984, Knight 1986) e tais ajustes poderiam explicar os processos de colonização e regeneração das espécies vegetais.

O sucesso reprodutivo de uma espécie pode também ser resultado da adequação morfológica da plântula às condições ambientais (Garwood 1996). A morfologia da plântula tem sido classicamente considerada em função das variações dos cotilédones em suas posições (epigeal e hipogeal), exposições (fanerocotiledonar e criptocotiledonar) e funções (fotossíntese e reserva), as quais definem diferentes condições na absorção de luz, proteção de tecidos nutritivos e funcionalidade, influenciando o crescimento e estabelecimento da planta (Duke 1965, Ng 1978, Garwood 1983, Kitajima 1992, 1996). As abundâncias dos tipos morfológicos de plântulas diferem em comunidades tropicais (Miquel 1987, Hladik & Miquel 1990, Garwood 1996, Moreira & Moreira 1996, Ressel 2000) e medir estas variações pode ser instrumento importante para entender a regeneração da comunidade.

Neste trabalho foram descritos os modos de dispersão, tamanho das sementes e morfologia de plântulas das espécies vegetais encontradas no gradiente ecológico formado por três tipos vegetacionais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, PR, procurando entender a forma com que estas formações estão relacionadas com respeito aos modelos de reprodução e regeneração. Especificamente procurou-se responder às seguintes questões: 1) Existe diferença nas proporções de zoocoria, anemocoria e autocoria no gradiente? 2) Os

tamanhos médios das sementes variam entre as formações vegetacionais? 3) A distribuição dos tipos morfológicos das plântulas difere entre os locais?

Área de estudo

O estudo foi realizado na Ilha do Mel ($25^{\circ}29'/25^{\circ}34'32''S$ e $48^{\circ}17'15''/48^{\circ}23'16''W$), localizada em Paranaguá, região central do litoral do Paraná (Figueiredo 1954), onde o clima é do tipo Af de Köppen, ou seja, tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas (Iapar 1978).

A superfície da Ilha é constituída principalmente por uma planície litorânea, onde podem ser reconhecidas três principais formações (adaptado de Menezes-Silva 1998):

- a) Vegetação de Praia: compreende as formações predominantemente herbáceas na região de praia, pós-praia e nas porções próximas à desembocadura dos rios, de substrato arenoso, inundado por água doce, salobra ou pelo regime das marés.
- b) Restinga Arbustiva: dominância fisionômica de espécies arbustivas, localizadas nas regiões de antedunas e nas partes altas ou depressões dos primeiros cordões litorâneos. Copas dos arbustos geralmente afastadas, com bastante incidência de luz. Solo arenoso, com pouca matéria orgânica e inundações variáveis.
- c) Floresta de Restinga: formações vegetais com predomínio de plantas arbóreas, associadas a plantas de outras formas de vida, organizadas em três estratos mais ou menos definidos, sobre solo arenoso e camada orgânica espessa. De acordo com a localização, as florestas apresentam regimes hídricos distintos, influenciando na florística e estrutura das mesmas.

Métodos

Foram analisadas 238 espécies de Angiospermas listadas por Menezes-Silva (1998) em estudo fitossociológico realizado nas diferentes formações vegetacionais da Planície Litorânea da Ilha do Mel.

Modos de dispersão e tamanho da semente: Avaliaram-se as características morfológicas dos frutos e sementes e tomaram-se as medidas das sementes (comprimento do eixo maior) de material coletado nos locais ou depositado no herbário da Universidade Federal do Paraná (UPCB). Quando necessário, houve a confirmação por informações da literatura (Reitz 1965-1997, Barroso *et al.* 1999). As espécies foram classificadas de acordo com o modo de dispersão, baseando-se nos critérios citados por Van der Pijl (1972), em zoocóricas, anemocóricas ou autocóricas (incluindo barocoria). Espécies listadas no estudo fitossociológico que não apresentaram um conjunto de características que pudesse indicar a provável forma de dispersão (8 espécies) e as que não puderam ter medidas as sementes (7 espécies) foram excluídas das análises.

Morfologia das plântulas: Em duas Florestas de Restinga da planície (Florestas não inundável e inundável), foram realizadas coletas mensais de plântulas (plantas com a primeira folha verdadeira atingindo 3/4 do tamanho final), durante 2 anos. As plântulas foram identificadas, comparando-se com material vegetativo proveniente de indivíduos adultos presentes na área, com plantas cultivadas em placas gerbox a partir de sementes ou com dados de literatura. Posteriormente foram classificadas nos tipos morfofuncionais, baseando-se nos critérios propostos inicialmente por Miquel (1987) e as abreviações utilizadas por Garwood (1996): PEF (fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo), PER (fanerocotiledonar-epigeal-de

reserva), CHR (criptocotiledonar-hipogeal-de reserva), CER (criptocotiledonar-epigeal-de reserva) ou PHR (fanerocotiledonar-hipogeal-de reserva). As espécies que não foram observadas no levantamento em campo, mas que ocorrem nas áreas de acordo com o levantamento de Menezes-Silva (1998), foram classificadas nas síndromes de germinação baseando-se em dados disponíveis na literatura (Duke 1965, 1969, Ng 1978, Kuniyoshi 1983, Miquel 1987, Hladik & Miquel 1990, Moreira & Moreira 1996, Ressel 2000). Quando não havia informações para a espécie ou gênero, utilizaram-se dados disponíveis para família, se a variação dentro da mesma não era reconhecidamente grande. Consideraram-se neste estudo apenas as espécies terrestres (árvores, arbustos, lianas e ervas) e excluíram-se (total de 30 espécies) as que apresentavam forma de reprodução preferencialmente vegetativa, método peculiar de alocação de reserva na plântula (Orchidaceae) ou que não puderam ser classificadas.

Análise dos dados

Foram avaliadas as distribuições dos mecanismos de dispersão, tamanho da semente e morfologia das plântulas de acordo com o local de ocorrência. Como espécies de uma mesma Família podem apresentar características morfológicas semelhantes devido às suas relações filogenéticas, compararam-se também as distribuições das síndromes de dispersão e germinação entre Famílias, evitando-se, assim, pseudo-replicação. Em todos os casos as diferenças nas proporções foram analisadas por teste qui-quadrado (Zar 1999). A comparação das médias do tamanho das sementes nas diferentes situações foi

feita por análise de variância (ANOVA) e a existência de diferença entre os pares de médias comprovada por teste Tukey-Kramer (Zar 1999).

Resultados

Modos de dispersão: Das 232 espécies avaliadas (Anexo 1), 56% eram zoocóricas, 26% anemocóricas e 18% autocóricas (Tabela 1). A distribuição das formas de dispersão diferiu entre as formas de vida ($\chi^2=92,49$; $p<0,001$, $GL=4$), com predomínio de zoocoria em árvores e arbustos (>80%) e anemocoria e autocoria em epífitas, ervas e lianas (28 a 75%, Tabela 1).

A distribuição das síndromes de dispersão também variou de acordo com o tipo de vegetação ($\chi^2=58,6$; $p<0,0001$, $GL=4$; Figura 1). Enquanto na Vegetação de Praia as espécies eram principalmente autocóricas (50%) e anemocóricas (25%), a zoocoria passou a ser mais importante que os demais modos de dispersão na Restinga Arbustiva (58%) e na Floresta de Restinga (71%). Esta mesma diferença nas proporções foi observada quando avaliaram-se as Famílias ($\chi^2=8,95$; $p=0,01$, $GL=2$).

Tamanho das sementes: A maior parte das espécies (70%) da Ilha do Mel apresentou sementes variando entre 0,40 e 6mm (classes 1 e 2). As demais (classes 3, 4 e 5) mediam entre 6,01 e 30mm (Anexo 1). O tamanho das sementes é distinto de acordo com o modo de dispersão ($F=21,36$; $p=0,0001$), sendo as espécies zoocóricas maiores (média $\pm$ erro padrão = $5,97\pm0,37$) que anemocóricas ($3,52\pm0,54$) e autocóricas ($3,18\pm0,67$), as quais não se

diferenciaram entre si. Já entre os tipos morfológicos de plântula o tamanho médio da semente foi o mesmo ($F=1,19$; $p=0,31$).

Existiu diferença no tamanho médio das sementes de espécies dos locais estudados na Ilha do Mel ($F=10,65$, $p<0,001$). Nas Florestas de Restinga as sementes eram maiores (média $\pm$ erro padrão= $6,03\pm0,36$) que nos demais locais (Restinga Arbustiva= $4,03\pm0,38$; Vegetação de Praia= $2,93\pm0,87$) as quais não diferiram entre si.

Morfologia das plântulas: Nas 195 espécies de plântulas estudadas (Anexo 1), o tipo mais freqüente foi o fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo (PEF, 57% das espécies), seguido por criptocotiledonar-hipogeal-de reserva (CHR, 39%), fanerocotiledonar-epigeal-de reserva (PER, 3%), criptocotiledonar-epigeal-de reserva (CER, 0,5%) e fanerocotiledonar-hipogeal-de reserva (PHR, 0,5%) (Tabela 1). Considerando somente a função dos cotilédones, o fotossintetizante (PEF=57%) ainda sobrepôs os de reserva (CHR+CER+PER+PHR = 43%). Entre as espécies mais representativas de cada tipo de plântula, pela freqüência com que são encontradas principalmente nas florestas, destacaram-se *Ilex pseudobuxus*, *Gomidesia schaueriana* e *Myrcia multiflora* no tipo PEF, *Ocotea pulchella*, *Geonoma schottiana* e *Calophyllum brasiliense* no tipo CHR, *Tapirira guianensis*, no tipo PER e *Faramea marginata* no CER (exemplos na Figura 2).

Tabela 1. Variação na frequência dos modos de dispersão e dos tipos de plântulas das espécies analisadas na Ilha do Mel, de acordo com a forma de vida. ZO=zoocoria, AN=anemocoria, AU=autocoria, PEF=fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo, PER=fanerocotiledonar-epigeal-de reserva, CHR=criptocotiledonar-hipogeal-de reserva, CER=criptocotiledonar-epigeal-de reserva, PHR=fanerocotiledonar-hipogeal-de reserva.

	Árvore	Arbusto	Erva	Epífita	Liana	Total
Modo de dispersão						
ZO	83 (88%)	14 (82%)	23 (28%)	3 (25%)	7 (28%)	130 (56%)
AN	7 (8%)	2 (12%)	32 (38%)	9 (75%)	11 (44%)	61(26%)
AU	4 (4%)	1 (6%)	29 (34%)	0	7 (28%)	41 (18%)
Total						232
Tipo de plântula						
PEF	60 (69%)	15 (88%)	21 (30%)	--	15 (75%)	112 (57%)
CHR	20 (23%)	2 (12%)	49 (70%)	--	5 (25%)	76 (39%)
PER	5 (6%)	0	0	--	0	5 (3%)
CER	1 (1%)	0	0	--	0	1 (0,5%)
PHR	1 (1%)	0	0	--	0	1 (0,5%)
Total						195

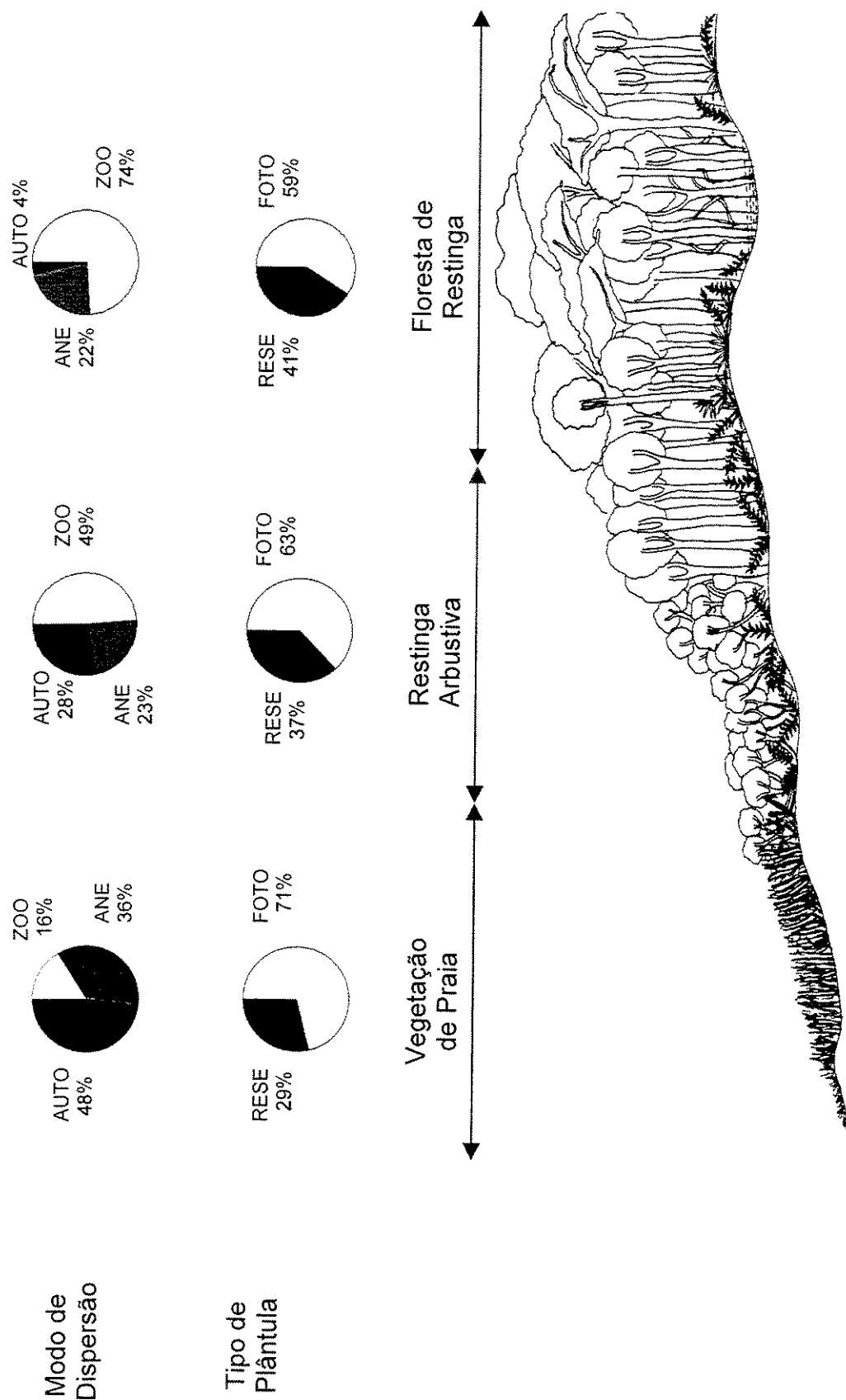


Figura 1. Perfil esquemático e distribuição dos modos de dispersão e tipos de plântula nas diferentes formações vegetacionais da Planície Litorânea da Ilha do Mel. Modos de Dispersão: ZOO=zoocoria, ANE=anemocoria, AUTO=autocoria (Vegetação de Praia n=25, Restinga Arbustiva n=136, Floresta de Restinga n=147). Tipo de plântula: FOTO=cotilédone fotossintetizante, RESE=cotilédone de reserva. (Vegetação de Praia n=21, Restinga Arbustiva n=117, Floresta de Restinga n=123).

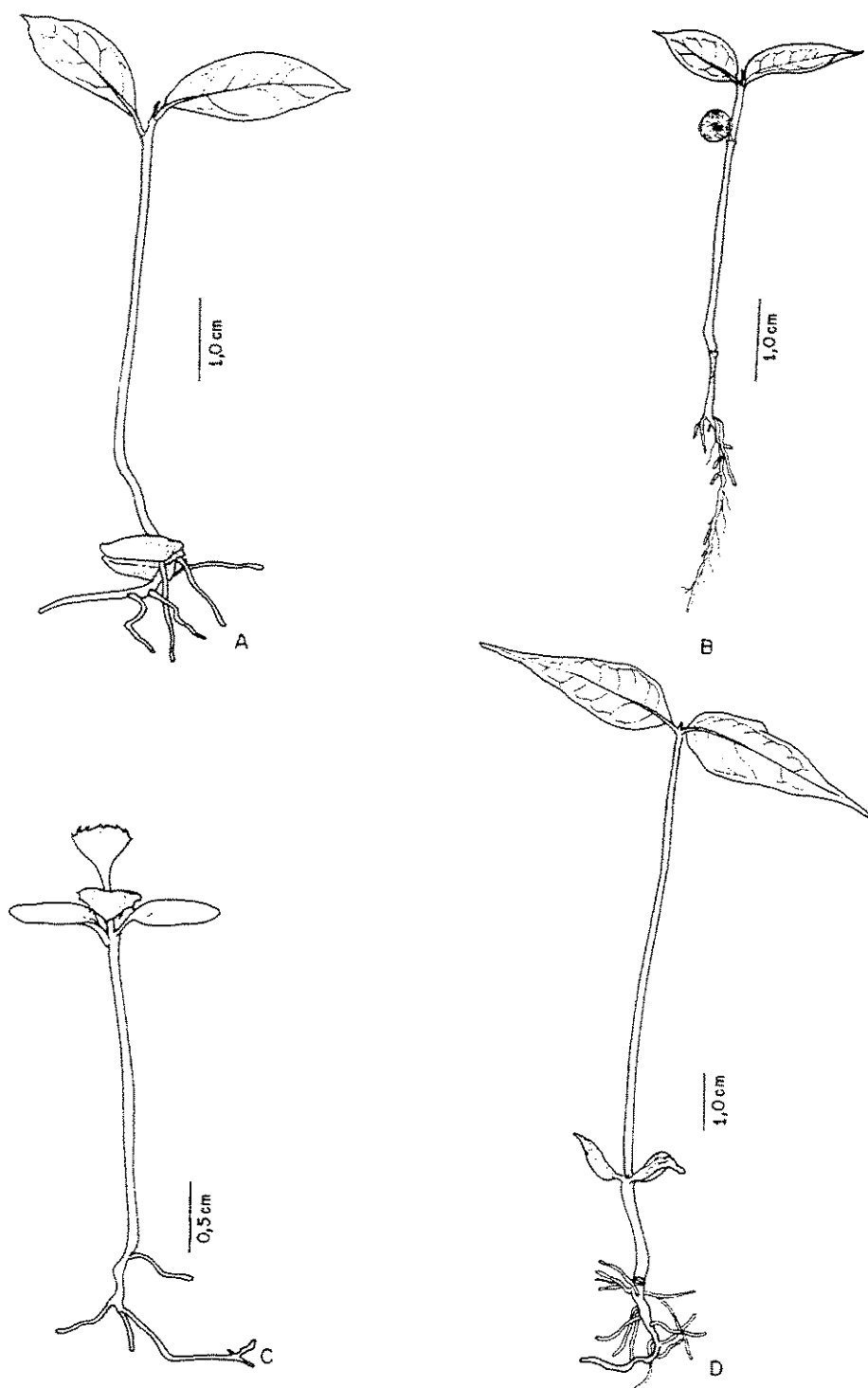


Figura 2. Exemplos dos tipos morfofuncionais de plântulas mais comuns na Ilha do Mel. A: CHR (*Ocotea pulchella*), B: CER (*Faramea marginata*), C: PEF (*Ilex pseudobuxus*), D: PER: (*Tapirira guianensis*).

As proporções dos tipos morfológicos de plântula variaram de acordo com a forma de vida ($\chi^2=36,9$; $p<0,001$, $GL=3$), com predomínio do tipo PEF nas árvores (69%), arbustos (88%) e lianas (75%) e o tipo CHR (70%) nas ervas (Tabela 1). As frequências de plântulas de cotilédones fotossintetizante e de reserva não diferiram entre espécies de distintos modos de dispersão ($\chi^2=5,1$; $p=0,07$, $GL=2$). Plântulas de cotilédones de reserva e fotossintetizantes mantiveram as mesmas proporções em todas as formações da planície litorânea (Figura 1), quando a análise foi feita por Famílias ($\chi^2=0,47$; $p=0,78$, $GL=2$).

Discussão

O predomínio de determinado mecanismo de dispersão em um hábitat é uma forte indicação de que as pressões proporcionadas pelos agentes dispersores e pelas condições físicas do ambiente, tenham afetado na ocorrência das espécies (Howe & Smallwood 1982). Na Ilha do Mel é possível observar um aumento na proporção de espécies dispersas por animais a partir da Vegetação de Praia até as Florestas, ou seja, à medida em que o ambiente torna-se mais fechado e complexo. O predomínio de zoocoria é um fato comum nas regiões tropicais (Frankie *et al.* 1974, Willson *et al.* 1987, Morellato & Leitão-Filho 1992). Como as Florestas de Restinga distribuem-se mais internamente na Ilha do Mel, é provável que a atividade de forrageamento de aves e morcegos, principais grupos de animais dispersores (observação pessoal), seja mais intensa nestes locais.

De maneira oposta, a anemocoria é proporcionalmente mais importante em tipos vegetacionais abertos, ou seja, na Vegetação de Praia e na Restinga

Arbustiva onde ventos são constantes e o transporte pode ser facilitado. Este modo de dispersão, freqüente em locais em estádios iniciais da sucessão, sazonais ou secos (Keay 1957, Wikander 1984, Oliveira & Moreira 1992) diminui em importância na Floresta de Restinga onde, mesmo com a presença de espécies de hábito lianescente e epifítico (na maioria anemocóricas), a síndrome é ainda pouco representada.

A autocoria é a forma de dispersão mais freqüente na Vegetação de Praia e a segunda na Restinga Arbustiva, locais onde as plantas estão sujeitas à insolação direta e aos borrifos e ventos fortes vindos do mar. É freqüente esta forma de dispersão em regiões áridas e com limitações ambientais (Van der Pijl 1972). No caso da Vegetação de Praia, onde a capacidade de sobrevivência está restrita a poucas espécies, parece vantajoso investir em um mecanismo de dispersão próprio da planta, sem depender de outro vetor. Espécies autocóricas normalmente apresentam dispersabilidade baixa quando se avalia a distância a que os diásporos são lançados. Mas, para as espécies da Vegetação de Praia, o sombreamento promovido pela planta-mãe pode ser fator positivo para o estabelecimento da plântula, pois atenua o efeito do dessecação (Maun 1994). Nas regiões próximas ao mar e aos pequenos corpos de água da Ilha do Mel a dispersão secundária pela água ocorre em muitas espécies (observação pessoal) autocóricas (*Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, *Avicennia schaueriana*) ou mesmo em espécies primariamente zoocóricas (*Calophyllum brasiliense*, *Annona glabra*) e anemocóricas (*Dalbergia ecastophylla*). Este tipo de dispersão secundária pode ter papel importante na regeneração de outras áreas costeiras (Huiskes *et al.* 1995).

Associado aos modos de dispersão, o tamanho das semente diferencia-se nas formações vegetacionais da Ilha do Mel, sendo que nas Florestas de Restinga (onde há mais zoocoria) as sementes são maiores que nos demais locais (onde anemocoria e autocoria são importantes). Esta relação deve influenciar na eficiência da dispersão, pois espera-se que os mecanismos anemocóricos e autocóricos devam ser beneficiados por sementes pequenas e leves.

Sementes grandes normalmente estão associadas a plântulas mais vigorosas ou com mais tecidos fotossintetizantes que permitiriam a sobrevivência em ambientes de baixa luminosidade (Harper *et al.* 1970, Fenner 1985, Foster 1986, Primack 1987), o que explica as diferenças encontradas entre as espécies das Florestas de Restinga e as demais formações da Ilha do Mel. Na Vegetação de Praia, apesar das sementes serem preferencialmente pequenas, deve haver um tamanho mínimo limite para as mesmas já que ainda estão sujeitas ao soterramento pela areia, o que dificulta a germinação e estabelecimento posteriores (Cordazzo 1998, Fáveri & Castellani 1998).

A frequência relativa dos diferentes tipos de plântulas da Ilha do Mel, com predomínio de PEF sobre os demais tipos, segue a mesma ordem de grandeza de outras florestas tropicais (Ng 1978, Rousteau 1986, Miquel 1987, Ressel 2000) o que sugere que uma pressão de seleção similar deve ter agido na morfologia de plântulas (Garwood 1996). A alta proporção de plântulas do tipo PEF pode se relacionar com a eficiência dos cotilédones em assimilar rapidamente luz, antecipando o estabelecimento da plântula (Marshall & Kozlowski 1976). Já as espécies CHR, segundo tipo mais frequente na Ilha do Mel, embora utilizem lentamente as reservas acumuladas nos cotilédones ou endosperma (Miquel

1987) podem produzir folhas verdadeiras com superfícies de assimilação fotossinteticamente mais eficientes que os cotilédones foliáceos (Rousteau 1986). Outros tipos morfofuncionais de plântulas, escassos na Ilha do Mel assim como em outros locais de clima tropical, podem ainda apresentar alguma vantagem em situações específicas. A dupla função de reserva e fotossíntese dos cotilédones de plântula PER, associada a sua posição epigeal, permite à plântula rebrotar no caso do epicótilo sofrer lesão (Lovell & Moore 1971, Miquel 1987). Este fato é comumente verificado na Ilha do Mel, onde plântulas de *Tapirira guianensis* (Figura 2), freqüentemente atacadas por fungos, são capazes de produzir um novo caule e retomar o crescimento rapidamente (observação pessoal). Plântulas tipo CER, que na Ilha do Mel somente ocorrem em *Fareamea marginata*, uma espécie importante das Florestas de Restinga, evitam a dessecação do tecido nutritivo ao encerrá-lo no tegumento (Ng 1978).

Apesar de aparentemente os tipos morfofuncionais de plântulas implicarem em estratégias distintas na regeneração, tais diferenças não foram confirmadas na Ilha do Mel. As variações ambientais no gradiente da planície não foram suficientes para proporcionar diferenças nos tipos de plântulas. Há apenas uma tendência ao tipo de cotilédones fotossintetizantes (PEF) na Vegetação de Praia, com diminuição na Restinga Arbustiva e Floresta de Restinga em detrimento de um aumento dos tipos com cotilédones de reserva (CHR+CER+PHR+PER). Ambientes como as praias e de certa forma também a Restinga Arbustiva, onde os estresses hídrico e salino, a deficiência de nutrientes e o soterramento limitam a sobrevivência de muitas espécies, os cotilédones foliáceos poderiam promover um eficiente mecanismo fotossintetizante, permitindo um rápido crescimento da

plântula. Se as folhas cotiledonares forem espessas, terão a vantagem adicional de evitar o dessecamento (Maun 1994). No outro extremo, nas Florestas de Restinga, onde grande parte das espécies tolera o sombreamento e a competição interespecífica é alta, o investimento em cotilédones de reserva poderia assegurar a sobrevivência da plântula até o surgimento de uma clareira, dando condições de estabelecimento. Nas florestas, a diferença na duração da dormência entre alguns tipos de plântulas (Capítulo 3), pode temporalmente representar vantagem para algumas espécies. Como a diversidade de mecanismos fisiológicos é grande nestes tipos vegetacionais (Scarano *et al.* 2001) é provável que, mais do que a morfologia, as diferenças ecofisiológicas das plântulas sejam importantes para selecionar espécies.

As diferenças ambientais e na frequência de formas de vida existentes no gradiente da Planície Litorânea da Ilha do Mel refletem nos padrões de distribuição de atributos reprodutivos das espécies, o que deve estabelecer diferenças nos modelos de regeneração em cada local. Isto implica que, mesmo estando intrinsecamente relacionados num mesmo ecossistema, os tipos vegetacionais devem apresentar discrepâncias com relação às interações ecológicas das plantas entre si (intra e interespecíficas), com animais dispersores, predadores e com decompositores, levando a diferenças em alguns dos processos dinâmicos das comunidades.

Referências bibliográficas

- ARAUJO, D. S. D. 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: U. SEELINGER (ed.). **Coastal plant communities of Latin America**. Academic Press. New York. pp:337-381.
- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C. L. F. 1999. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Editora UFV. Viçosa. 443p.
- BULLOCK, S. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. In: BULLOCK, S. H; MOONEY, H. A. & MEDINA, E. (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press. Cambridge. pp:277-303.
- CORDAZZO, C. V. 1998. The effects of temperature and light on germination in *Blutaparon portulacoides*, a pioneer species in Southern Brazilian Coastal Dunes. In: ACIESP (org.). **IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. Anais**. Vol 3. pp:97-103.
- DUKE, J. A. 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. 1965. **Annals of Missouri Botanical Garden**. **52**(3):314-350.
- DUKE, J. A. 1969. On tropical tree seedlings I. Seeds, seedlings, systems, and systematics. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. **56**(2):125-161.
- FÁVERI, S. B. & CASTELLANI, T. T. 1998. Efeitos do soterramento no desenvolvimento e estabelecimento de plântulas de *Canavalia rosea*. In: ACIESP (org.). **IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. Anais**. Vol 3. pp:104-115.
- FENNER, M. 1985. **Seed ecology**. Chapman and Hall. London. 151p.

- FIGUEIREDO, J. C. 1954. Contribuição à geografia da Ilha do Mel (Litoral do Paraná). **Tese de doutorado** (Geografia). UFPR. Curitiba. 180p.
- FOSTER, S. A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. **The Botanical Review**. **52**(3):260-295.
- FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. & OPLER, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**. **62**:881-913.
- GARWOOD, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecological Monographs**. **53**(2):159-181.
- 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.
- HARPER, J. L.; LOVELL, P. H. & MOORE, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. **Annual Review of Ecology and Systematics**. **1**:327-356.
- HLADIK, A. & MIQUEL, S. 1990. Seedlings types and plant establishment in an African Rain Forest. In: BAWA, K. S. & HADLEY, MM. (eds.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. UNESCO/Parthenon Publishing. Paris. pp:261-282.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**. **13**:201-228.
- HUISKES, A. H. L.; KOUTSTAAL, B. P.; HERMAN, P. M. J.; BEEFTINK, W. G.; MARKUSSE, M. M. & DE MUNCK, W. 1995. Seed dispersal of halophytes in tidal salt marshes. **Journal of Ecology**. **83**:559-567.

- IAPAR 1978. **Cartas climáticas básicas do Paraná**. Instituto Agrônômico do Paraná. Curitiba. 41p.
- JANSON, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical Rain Forest. **Science**. **219**:187-189.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**. **940** (104):501-528.
- KEAY, R. W. 1957. Wind-dispersed species in a Nigerian Forest. **Journal of Ecology**. **45**:471-478.
- KITAJIMA, K. 1992. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. **Functional Ecology**. **6**:582-589.
- KITAJIMA, K. 1996. Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. In: SWAINE, M. D. (ed.). **The ecology of tropical forest tree seedlings**. UNESCO / Parthenon Publishing. Paris. pp:193-210.
- KNIGHT, R. S. 1986. Interrelationships between fruit types in southern African trees and environmental variables. **Journal of Biogeography**. **13**:99-108.
- KUNIYOSHI, Y. S. 1983. Morfologia da semente e da germinação de 25 espécies arbóreas de uma Floresta com *Araucaria*. **Dissertação de Mestrado** (Engenharia Florestal). UFPR. Curitiba. 233p.
- LOVELL, P. & MOORE, K. 1971. A comparative study of the role of the cotyledon in seedling development. **Journal of Experimental Botany**. **22**(70): 153-162.
- MARSHALL, P. E. & KOZLOWSKI, T. T. 1976. Importance of photosynthetic cotyledons for early growth of woody angiosperms. **Physiology Plantarum**. **37**:336-340.

- MAUN, M. A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. **Vegetatio**. **111**(1):59-70.
- MEDINA, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. In: BULLOCK, S. H; MOONEY, H. A. & MEDINA, E. (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press. Cambridge. pp:221-242.
- MENEZES-SILVA, S. 1998. As formações vegetais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paraná, Brasil: composição florística e principais características estruturais. **Tese de Doutorado** (Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 262p.
- MIQUEL, S. 1987. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, 4^a série, section B, **Adansonia**. 1: 101-121.
- MOREIRA, F. M. S. & MOREIRA, F. W. 1996. Características da germinação de sementes de 64 espécies de Leguminosas florestais nativas da Amazônia, em condições de viveiro. **Acta Amazonica**. **26**(1/2):3-16.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. C. (ed.). **Historia Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Ed. da UNICAMP/FAPESP. Campinas. pp:112-140.
- 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.

- OLIVEIRA, P. E. A. M. & MOREIRA, A. G. 1992. Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. **Revista brasileira de Botânica**. **15**(2):163-174.
- PRIMACK, R. B. 1987. Relationship among flowers, fruits, and seeds. **Annual Review of Ecology and Systematics**. **18**:409-430.
- REITZ, R. 1965-1997. **Flora Ilustrada Catarinense**. I Parte: As plantas. 167 vols. Itajaí.
- RESSEL, K. 2000. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga. **Dissertação de Mestrado** (Engenharia Florestal). UFLA. Lavras. 52 p.
- ROUSTEAU, A. 1986. Les plantules d'arbres forestiers de Guadeloupe: adaptations structurales et dimensionnelles. **Mémoires d'Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A Zoologie**. **132**:185-192.
- SCARANO, F. R.; DUARTE, H. M.; RIBEIRO, K. T.; RODRIGUES, P. J. F. P.; BARCELOS, M. B.; FRANCO, A. C.; BRULFERT, J.; DELÉENS, E. & LÜTTGE, U. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographic distribution to ecophysiological parameters. **Botanical Journal of the Linnean Society**. **136**:345-364.
- SUGUIO, K. & MARTIN, L. 1990. Geomorfologia das restingas. In: ACIESP (org.). **2º Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira. Anais**. Vol 3. pp:1-28.
- VAN DER PIJL, L. 1972. **Principles of dispersal in higher plants**. Springer-Verlag. Berlin. 162p.

- WENNY, D. G. & LEVEY, D. J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. **Proceedings of Natural Academy of Science**. **95**:6204-6207.
- WIKANDER, T. 1984. Mecanismos de dispersión de diasporas de una Selva Decidua en Venezuela. **Biotropica**. **16**(4):276-283.
- WILLSON, M. F.; IRVINE, A. K. & WALSH, N. G. 1987. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. **Biotropica**. **21**(2):133-147.
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall. New Jersey. 663p.

ANEXO 1. Relação das espécies da Planície Litorânea da Ilha do Mel examinadas neste estudo, com as respectivas caracterizações. **Modo de dispersão:** ZO=zoocoria, AN=anemocoria, AU=autocoria; **SEMENTE** = tamanho da semente e classe de tamanho (1 = 0,01-3mm, 2 = 3,01-6mm, 3 = 6,01-9mm, 4 = 9,01-12mm, 5 = >12,01mm); **PLÂNTULA** = tipo de plântula (PEF = fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo, PER = fanerocotiledonar-epigeal-de reserva, CHR = criptocotiledonar-hipogeal-de reserva, CER = criptocotiledonar-epigeal-de reserva, PHR = fanerocotiledonar-hipogeal-de reserva); **Forma de vida:** H=erva; B=arbusto; A=árvore; E=epífita; L=liana; **LOCAL:** P = Vegetação de Praia; R = Restinga Arbustiva; F = Floresta de Restinga. s.i. = característica sem informação para a espécie.

FAMÍLIA Espécie	MODO DE DISPERSÃO	SEMENTE (classe)	PLÂNTULA	FORMA DE VIDA	LOCAL
ANACARDIACEAE					
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	ZO	2,90 (1)	PEF	A	R
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl. ¹	ZO	8,09 (3)	PER	A	R,F
ANNONACEAE					
<i>Annona glabra</i> L.	ZO	12,00 (5)	PEF	A	P,R
<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil. ¹	ZO	6,00 (2)	PEF	A	F
<i>Xylopia langsdorffiana</i> A. St.-Hil. & Tul.	ZO	1,65 (1)	PEF	A	F
APIACEAE					
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urb.	AU	2,30 (1)	--	H	R
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	AU	2,10 (1)	--	H	P,R
APOCYNACEAE					
<i>Forsteronia rufa</i> Müll. Arg.	AN	10,00 (1)	PEF ²	L	R
AQUIFOLIACEAE					
<i>Ilex dumosa</i> Reissek	ZO	3,00 (1)	PEF	A	R, F
<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek ¹	ZO	2,85 (1)	PEF	A	F
<i>Ilex theezans</i> Mart.	ZO	3,77 (1)	PEF	A	R, F
ARACEAE					
<i>Anthurium pentaphyllum</i> Kunth	ZO	3,40 (1)	--	H	F
ARALIACEAE					
<i>Dendropanax monogynum</i> Decne. & Planch. ¹	ZO	4,68 (2)	PEF	A	F
<i>Didymopanax angustissimum</i> March. ¹	ZO	4,92 (2)	PEF	A	F
ARECACEAE					
<i>Euterpe edulis</i> Mart. ¹	ZO	9,19 (2)	CHR	A	F
<i>Geonoma schottiana</i> Mart. ¹	ZO	6,82 (2)	CHR	B	F
ARISTOLOCHIACEAE					
<i>Aristolochia macroura</i> Gomez	AU	s.i.	--	L	R
ASCLEPIADACEAE					
<i>Gonioanthes axillaris</i> (Vell.) Fontella & Schw. ¹	AN	8,23 (3)	PEF	L	R,F
<i>Oxypetalum banksii</i> Roem. & Schult.	AN	3,10 (2)	PEF ²	L	R,F
ASTERACEAE					
<i>Achyrocline satureioides</i> DC.	AN	0,76 (1)	PEF	H	R
<i>Baccharis myriocephala</i> DC.	AN	0,82 (1)	PEF	B	R
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	AN	1,45 (1)	PEF	H	P,R
<i>Emilia sonchifolia</i> DC.	AN	3,60 (2)	PEF	H	R
<i>Erechtites hieracifolia</i> (L.) Raf. ex DC.	AN	2,09 (1)	PEF	H	R
<i>Eupatorium casarettoi</i> (B. L. Rob.) Steyerf.	AN	3,40 (2)	PEF	B	R
<i>Mikania diversifolia</i> DC.	AN	3,13 (2)	PEF	L	F
<i>Mikania glomerata</i> Spreng. ¹	AN	2,79 (1)	PEF	L	F
<i>Mikania involucreta</i> Hook. & Arn.	AN	2,08 (1)	PEF	L	R
<i>Piptocarpha oblonga</i> (Gardner) Baker ¹	AN	4,20 (2)	PEF	L	F
<i>Porophyllum ruderale</i> Cass.	AN	7,61 (3)	PEF	H	P
<i>Pterocaulon lorentzii</i> Malme	AN	1,37 (1)	PEF	H	P,R
<i>Vernonia scorpioides</i> (L.) Pers.	AN	0,92 (1)	PEF	H	R
<i>Wedelia paludosa</i> DC.	AN	3,09 (2)	PEF	H	P,R
BEGONIACEAE					
<i>Begonia radicans</i> Mart.	AN	9,80 (4)	--	H	F
BIGNONIACEAE					
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	AN	12,00 (4)	PEF	A	F
<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC. ¹	AN	12,27 (5)	PER	A	F
<i>Tabebuia umbellata</i> (Sond.) Sandwith	AN	7,00 (3)	PER	A	F

Anexo 1. Continuação.

FAMÍLIA Espécie	MODO DE DISPERSÃO	SEMENTE (classe)	PLÂNTULA	FORMA DE VIDA	LOCAL
BOMBACACEAE					
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robins	AN	6,10 (3)	PEF	A	F
BORAGINACEAE					
<i>Cordia verbenacea</i> DC.	ZO	4,88 (2)	PEF	B	R
BROMELIACEAE					
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	ZO	s.i.	CHR	H	R
<i>Aechmea ornata</i> Baker	ZO	s.i.	CHR	H	R
<i>Aechmea pectinata</i> Baker	ZO	2,50 (1)	--	E	R
<i>Bilbergia zebrina</i> (Herb.) Lindl.	AN	4,50 (2)	--	E	F
<i>Bromelia antiacantha</i> Bertol.	ZO	5,60 (2)	CHR	H	R
<i>Dickya encholirioides</i> (Gaudich.) Mez.	ZO	4,10 (2)	CHR	H	R
<i>Nidularium innocentii</i> (Mez) Sm.	ZO	s.i.	CHR	H	R,F
<i>Tillandsia gemniflora</i> Brongn.	AN	3,00 (1)	--	E	F
<i>Vriesea atra</i> Mez	AN	3,50 (2)	CHR	H	F
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	AN	s.i.	--	E	F
<i>Vriesea philippocoburgii</i> Wawra	AN	4,00 (2)	CHR	H	F
<i>Vriesea procera</i> (Mart. Ex Schult.) Witt.	AN	7,90 (3)	--	E	F
<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	AN	4,00 (2)	CHR	H	F
BURSERACEAE					
<i>Protium kleinii</i> Cuatrec ¹	ZO	20,00 (5)	CHR	A	F
CAESALPINIACEAE					
<i>Chamecrista flexuosa</i> (L.) Greene	AU	2,96 (1)	PEF	H	R
<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vog.	AU	11,20 (4)	--	A	R
CALYCERACEAE					
<i>Acycarpha spathulata</i> R. Br.	ZO	2,80 (1)	--	H	P,R
CECROPIACEAE					
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	ZO	2,30 (1)	PEF	A	F
CELASTRACEAE					
<i>Maytenus robusta</i> Reissek ¹	ZO	7,80 (3)	CHR	A	R, F
CHLORANTHACEAE					
<i>Hediosmum brasiliense</i> Mart.	ZO	4,00 (2)	PEF	A	R,F
CLUSIACEAE					
<i>Calophyllum brasiliense</i> Camb. ¹	ZO	18,09 (5)	CHR	A	R, F
<i>Clusia criuva</i> Camb. ¹	ZO	3,46 (2)	PEF	A	R,F
<i>Garcinia gardneriana</i> (Triana & Planch.) Zappi ¹	ZO	24,83 (5)	CHR	A	F
COMBRETACEAE					
<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) Gardner	AU	4,01 (2)	PEF	A	R
CONVOLVULACEAE					
<i>Ipomoea littoralis</i> Boiss.	AU	6,10 (3)	PEF	L	P,R
<i>Ipomoea pescaprae</i> Sweet	AU	7,20 (3)	PEF	L	P,R
CUNONIACEAE					
<i>Weinmannia paulliniaefolia</i> Pohl	AN	3,30 (2)	--	A	F
CYPERACEAE					
<i>Becquerelia muricata</i> Nees	AU	2,10 (1)	CHR	H	F
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.	AU	1,40 (1)	CHR	H	R
<i>Cyperus laetus</i> ssp.oostachyus (Nees) Kük.	AU	0,80 (1)	CHR	H	R
<i>Cyperus ligularis</i> L.	AU	1,70 (1)	CHR	H	P,R
<i>Cyperus obtusatus</i> (C.Presl) Mattf. & Kük	AU	3,30 (2)	CHR	H	P,R
<i>Cyperus polystachyos</i> Rottb.	AU	1,20 (1)	CHR	H	P,R
<i>Cyperus sesquiflorus</i> (Torr.) Mattf. & Kük	AU	1,65 (1)	CHR	H	R
<i>Cyperus</i> cf. <i>tenuis</i> Rottb.	AU	0,85 (1)	CHR	H	R
<i>Eleocharis maculosa</i> (Vahl) Roem. & Schult.	AU	1,42 (1)	CHR	H	P,R
<i>Eleocharis nana</i> Kunth	AU	0,50 (1)	CHR	H	R
<i>Fimbristylis diphylla</i> (Reitz) Vahl	AU	1,10 (1)	CHR	H	R
<i>Fimbristylis spadicea</i> (L.) Vahl	AU	1,60 (1)	CHR	H	R
<i>Fimbristylis spathacea</i> Rottb.	AU	0,80 (1)	CHR	H	P,R
<i>Rynchospora holoschoenoides</i> (Rich.) Herter	AU	1,69 (1)	CHR	H	R
<i>Rynchospora marisculus</i> Lindl. & Nees	AU	1,70 (1)	CHR	H	R
<i>Scleria latifolia</i> Sw. ¹	ZO	3,04 (2)	CHR	H	R,F
<i>Scleria secans</i> (L.) Urb.	ZO	3,70 (2)	CHR	H	F

Anexo 1. Continuação.

FAMÍLIA Espécie	MODO DE DISPERSÃO	SEMENTE (classe)	PLÂNTULA	FORMA DE VIDA	LOCAL
DILLENIACEAE					
<i>Davilla rugosa</i> Poir.	ZO	4,11 (2)	PEF ²	L	R, F
<i>Doliocarpus schottianus</i> Eichler ¹	ZO	7,56 (3)	PEF	L	R, F
DIOSCOREACEAE					
<i>Dioscorea</i> sp. ¹	AN	6,28 (3)	CHR	L	R, F
ELAEOCARPACEAE					
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth. ¹	ZO	10,00 (4)	PEF	A	F
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	ZO	9,00 (3)	PEF	A	F
ERICACEAE					
<i>Gaylussacia brasiliensis</i> Meisn. ¹	ZO	2,33 (1)	PEF	B	R, F
ERYTHROXYLACEAE					
<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) Schult.	ZO	6,77 (3)	PER	A	R, F
EUPHORBIACEAE					
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg. ¹	ZO	4,38 (2)	PEF	A	F
<i>Hyeronima alchorneoides</i> M. Allemão	ZO	3,76 (2)	PEF ²	A	F
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	ZO	4,60 (2)	PEF ²	A	R, F
<i>Sebastiania corniculata</i> (Vahl) Müll.Arg.	AU	2,89 (1)	PEF ²	H	P, R, F
FABACEAE					
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth. ¹	ZO	9,75 (4)	CHR	A	R, F
<i>Centrosema virginianum</i> (L.) Benth.	AU	4,90 (2)	--	L	R
<i>Dalbergia ecastophylla</i> (L.) Burk.	AN	9,42 (4)	--	A	P, R
<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	ZO	4,20 (2)	--	H	R
<i>Machaerium uncinatum</i> Benth. ¹	AN	11,75 (4)	CHR	L	FI
<i>Mucuna urens</i> (L.) DC.	AU	30,00 (5)	--	L	R
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harm.	ZO	11,20 (4)	--	A	R, F
<i>Stylosanthes viscosa</i> Sw.	AN	2,70 (1)	--	H	R
<i>Vigna longifolia</i> (Benth.) Verdc.	AU	3,15 (2)	--	L	P
<i>Vigna luteola</i> A. Gray	AU	3,80 (2)	--	L	P, R
<i>Zornia latifolia</i> Sm.	ZO	6,10 (3)	--	H	R
GENTIANACEAE					
<i>Voyria aphylla</i> (Jack.) Pers.	AN	0,40 (1)	--	H	F
GESNERIACEAE					
<i>Codonanthe devosiana</i> Lem.	ZO	1,50 (1)	--	E	F
<i>Codonanthe gracilis</i> (Mart.) Hanst.	ZO	1,50 (1)	--	E	R, F
IRIDACEAE					
<i>Neomarica candida</i> (Hassl.) Sprague	AU	s.i.	CHR	H	R
LAURACEAE					
<i>Aniba firmula</i> (Nees) Mez	ZO	8,80 (3)	CHR	A	F
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	ZO	19,44 (5)	CHR	A	F
<i>Nectandra mollis</i> ssp. <i>oppositifolia</i> (Meisn.) Rowher	ZO	14,17 (5)	CHR	A	F
<i>Ocotea pulchella</i> Mart. ¹	ZO	7,94 (3)	CHR	A	R, F
<i>Ocotea tristis</i> Mart. Ex Nees	ZO	11,82 (4)	CHR	A	F
LOGANIACEAE					
<i>Spigelia dusenii</i> L.B.Sm.	AU	1,82 (1)	PEF	H	F
MALPIGHIACEAE					
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.	ZO	5,03 (2)	PEF	A	R, F
<i>Heteropteris aenea</i> Griseb.	AN	6,70 (3)	PEF	L	R
<i>Heteropteris nitida</i> (Lam.) Kunth ¹	AN	6,82 (3)	PEF	L	F
MALVACEAE					
<i>Hibiscus tiliaceus</i> L.	AU	3,10 (2)	PEF	B	R
MARCGRAVIACEAE					
<i>Marcgravia polyantha</i> Delpino	ZO	6,18 (3)	PEF ²	L	F
MELASTOMATACEAE					
<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	ZO	2,93 (1)	PEF	A	F
<i>Miconia rigidiuscula</i> Cogn. ¹	ZO	2,03 (1)	PEF	B	F
<i>Tibouchina clavata</i> (Pers.) Wurdack	AU	0,50 (1)	PEF ²	A	R
<i>Tibouchina trichopoda</i> (DC) Baill.	AU	2,10 (1)	PEF ²	A	R, F
MELIACEAE					
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	ZO	5,52 (2)	PHR	A	F

Anexo 1. Continuação.

FAMÍLIA Espécie	MODO DE DISPERSÃO	SEMENTE (classe)	PLÂNTULA	FORMA DE VIDA	LOCAL
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl ¹	ZO	8,89 (3)	CHR	A	F
MIMOSACEAE					
<i>Abarema brachystachya</i> (DC.) Barneby & J.M. Grimes ¹	ZO	6,95 (3)	PER	A	R, F
<i>Inga luschnatiana</i> Benth.	ZO	6,10 (3)	CHR	A	F
MORACEAE					
<i>Ficus gomelleira</i> Kunth & Bouché	ZO	1,31 (1)	PEF	A	F
<i>Ficus organensis</i> (Miq.) Miq.	ZO	1,80 (1)	PEF	A	R
MYRSINACEAE					
<i>Conomorpha peruviana</i> A. DC.	ZO	4,40 (2)	PEF ²	A	F
<i>Rapanea intermedia</i> Mez ¹	ZO	5,39 (2)	PEF	A	R, F
<i>Rapanea parvifolia</i> (DC) Mez	ZO	3,10 (2)	PEF	A	R
<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez	ZO	3,10 (2)	PEF	A	R, F
<i>Rapanea venosa</i> (DC.) Mez ¹	ZO	3,75 (2)	PEF	A	R, F
MYRTACEAE					
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) Berg ¹	ZO	3,56 (2)	PEF	A	F
<i>Calyptantes lucida</i> var. <i>polyantha</i> (Berg) Legrand	ZO	5,04 (2)	PEF	A	F
<i>Calyptanthus rubella</i> (Berg) Legrand ¹	ZO	3,00 (1)	PEF	A	R, F
<i>Eugenia stigmatica</i> DC. ¹	ZO	14,25 (5)	CHR	A	R, F
<i>Eugenia sulcata</i> Spring ex Mart. ¹	ZO	6,48 (3)	CHR	A	R, F
<i>Eugenia umbelliflora</i> Berg	ZO	8,76 (3)	CHR	A	R, F
<i>Gomidesia fenzliana</i> Berg ¹	ZO	2,74 (1)	PEF	A	R, F
<i>Gomidesia palustris</i> (DC.)	ZO	3,00 (1)	PEF	A	R, F
<i>Gomidesia schaueriana</i> Berg ¹	ZO	5,62 (2)	PEF	A	F
<i>Marlierea eugeniopsoides</i> (Legrand & Kaus) Legrand	ZO	7,78 (3)	PEF	A	F
<i>Marlierea reitzii</i> Legrand ¹	ZO	7,11 (3)	PEF	A	F
<i>Marlierea tomentosa</i> Camb.	ZO	10,8 (4)	PEF	A	F
<i>Myrcia bicarinata</i> (Berg) Legrand ¹	ZO	3,60 (2)	PEF	A	F
<i>Myrcia dichrophylla</i> Legrand ¹	ZO	5,11 (2)	PEF	A	F
<i>Myrcia glabra</i> (Berg) Legrand	ZO	4,29 (2)	PEF	A	F
<i>Myrcia grandiflora</i> Krug & Urb.	ZO	8,89 (3)	PEF	A	F
<i>Myrcia insularis</i> Gardn. ¹	ZO	s.i.	PEF	A	F
<i>Myrcia multiflora</i> var. <i>glaucescens</i> (Berg) Legrand ¹	ZO	3,73 (2)	PEF	A	R, F
<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	ZO	8,19 (3)	PEF	A	F
<i>Myrcia racemosa</i> var. <i>gaudichaudiana</i> (Berg) Legrand ¹	ZO	6,19 (3)	PEF	A	F
<i>Neomitranthes glomerata</i> (Legrand) Legrand	ZO	8,40 (3)	—	A	F
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	ZO	2,88 (1)	PEF	A	R, F
<i>Siphoneugena guylfoyleiana</i> C. Proença	ZO	s.i.	—	A	F
NYCTAGINACEAE					
<i>Guapira asperula</i> (Standl.) Lundell	ZO	5,18 (2)	PEF	A	F
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz ¹	ZO	5,26 (2)	PEF	A	R, F
OCHNACEAE					
<i>Sauvagesia erecta</i> L.	AU	0,54 (1)	PEF ²	H	R
OLACACEAE					
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke ¹	ZO	12,26 (5)	PEF	A	F
OLEACEAE					
<i>Linociera mandioccana</i> Eichler	ZO	12,48 (5)	PEF	A	F
ORCHIDACEAE					
<i>Cattleya forbesii</i> Lindl.	AN	0,40 (1)	—	H	R
<i>Cleistes cf. paranaensis</i> Schltr.	AN	0,40 (1)	—	H	R
<i>Cyclopogon multiflorus</i> Schltr.	AN	0,40 (1)	—	H	F
<i>Cyrtopodium polyphyllum</i> (Vell.) Pabst ex F. Barros	AN	0,40 (1)	—	H	P, R
<i>Dichaea pendula</i> (Aubl.) Cogn.	AN	0,40 (1)	—	E	F
<i>Epidendrum fulgens</i> Brongn.	AN	0,40 (1)	—	H	P, R
<i>Epidendrum latilabre</i> Lindl.	AN	0,40 (1)	—	E	F
<i>Erythrodia arietina</i> (Rchb.f. & Warm.) Ames	AN	0,40 (1)	—	E	F

Anexo 1. Continuação.

FAMÍLIA Espécie	MODO DE DISPERSÃO	SEMENTE (classe)	PLÂNTULA	FORMA DE VIDA	LOCAL
<i>Liparis nervosa</i> (Thunb.) Lindl.	AN	0,40 (1)	—	E	F
<i>Mesadenella esmeralda</i> (Lindl. & Rchb.f.) Pabst & Garay	AN	0,40 (1)	—	H	R
<i>Paradisianthus micranthus</i> (Barb. Rodr.) Schltr.	AN	0,40 (1)	—	H	F
<i>Psilochilus modestus</i> Barb. Rodr.	AN	0,40 (1)	—	H	F
<i>Vanilla chamissonis</i> Klotzsch	AN	0,40 (1)	—	E	R,F
PIPERACEAE					
<i>Peperomia</i> cf. <i>elongata</i> Kunth	ZO	0,50 (1)	PEF	H	R
<i>Peperomia glabella</i> (Sw.) DC.	ZO	0,45 (1)	PEF	H	R,F
<i>Peperomia urocarpa</i> Fisch. & Mey.	ZO	0,87 (1)	PEF	H	F
<i>Piper arboreum</i> Aubl.	ZO	0,28 (1)	PEF	A	F
<i>Piper solmsianum</i> DC.	ZO	0,27 (1)	PEF	A	F
PLANTAGINACEAE					
<i>Plantago catharinae</i> Decne.	AU	1,90 (1)	—	H	R
POACEAE					
<i>Andropogon arenarius</i> Hack.	AN	1,40 (1)	CHR	H	P,R
<i>Andropogon bicornis</i> L.	AN	1,35 (1)	CHR	H	R
<i>Andropogon leucostachyus</i> Kunth.	AN	1,55 (1)	CHR	H	R
<i>Cenchrus echinatus</i> L.	ZO	2,40 (1)	CHR	H	P,R
<i>Chusquea bambusoides</i> (Raddi) Hack. ¹	ZO	9,89 (4)	CHR	B	F
<i>Digitaria connivens</i> (Trin.) Henr.	AN	1,56 (1)	CHR	H	P
<i>Digitaria fuscescens</i> (Presl) Henrard	AN	0,83 (1)	CHR	H	R
<i>Digitaria insularis</i> (L.) Feddi	AN	1,65 (1)	CHR	H	R
<i>Eragrostis bahiensis</i> Roem. & Schult. var. <i>contracta</i>	—	1,30 (1)	CHR	H	R
<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R. Br.	—	1,01 (1)	CHR	H	P,R
<i>Hyparrhenia</i> cf. <i>rufa</i> (Ness) Stapf	AN	1,40 (1)	CHR	H	R
<i>Imperata brasiliensis</i> Trin.	AN	3,01 (1)	CHR	H	R
<i>Imperata</i> cf. <i>contracta</i> (Kunth) Hitch.	AN	1,40 (1)	CHR	H	R
<i>Ischaemum minus</i> C. Presl	—	2,80 (1)	CHR	H	R
<i>Oplismenus setarius</i> (Lam.) Roem. & Schult.	ZO	2,10 (1)	CHR	H	R,F
<i>Panicum sabulorum</i> Lam.	ZO	1,20 (1)	CHR	H	R
<i>Paspalum arenarium</i> Schrad.	ZO	0,91 (1)	CHR	H	R
<i>Paspalum distichum</i> L.	ZO	2,75 (1)	CHR	H	P,R
<i>Paspalum pumilum</i> Ness	ZO	3,00 (1)	CHR	H	R
<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv.exHam.) Roseng., B.R.Amil. & Izag.	AN	4,20 (2)	CHR	H	R
<i>Spartina ciliata</i> Brongn.	—	7,50 (3)	CHR	H	P,R
<i>Sporobolus virginicus</i> (L.) Kuntze	—	2,60 (1)	CHR	H	P
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	—	2,00 (1)	CHR	H	R
POLYGALACEAE					
<i>Polygala cyparissias</i> A. St.-Hil.	AU	1,50 (1)	CHR ²	H	R
ROSACEAE					
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	ZO	4,56 (2)	CHR	A	R,F
RUBIACEAE					
<i>Alibertia concolor</i> (Cham.) K.Schum. ¹	ZO	4,44 (2)	PEF	B	R, F
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl. ¹	ZO	4,17 (2)	PEF	A	F
<i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey.	AU	1,19 (1)	PEF ²	H	P,R
<i>Cephaelis hastiseipala</i> (Müll.Arg.) Standl.	ZO	7,09 (3)	PEF ²	B	F
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitch.	ZO	3,90 (2)	PEF ²	B	R
<i>Coccocypselum condalia</i> Pers. ¹	ZO	2,68 (1)	PEF	H	F
<i>Coccocypselum guianense</i> (Aubl.) K.Schum. ¹	ZO	1,51 (1)	PEF	H	R,F
<i>Diodia radula</i> Cham. & Schldl.	AU	2,80 (1)	PEF ²	H	R
<i>Diodia setigera</i> Spreng.	AU	1,90 (1)	PEF ²	H	R
<i>Faramea marginata</i> Cham. ¹	ZO	3,92 (2)	CER	A	F
<i>Geophila repens</i> (L.) I.M.Johnst.	ZO	5,20 (2)	PEF ²	H	R,F
<i>Malanea forsteronioides</i> Müll.Arg.	ZO	7,56 (3)	PEF ²	L	F
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult. ¹	ZO	11,07 (4)	PEF	A	F
<i>Psychotria barbiflora</i> DC. ¹	ZO	2,93 (1)	PEF	B	R, F
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schldl.) Wawra	ZO	2,90 (1)	PEF	B	F

Anexo 1. Continuação.

FAMÍLIA Espécie	MODO DE DISPERSÃO	SEMENTE (classe)	PLÂNTULA	FORMA DE VIDA	LOCAL
<i>Rudgea recurva</i> Müll.Arg.	ZO	5,00 (2)	PEF	B	F
<i>Rudgea villiflora</i> K.Schum. ex Stand. ¹	ZO	6,18 (3)	PEF	B	F
SAPINDACEAE					
<i>Allophylus petiolulatus</i> Radlk. ¹	ZO	7,62 (3)	CHR	A	F
<i>Matayba guianensis</i> Aubl. ¹	ZO	12,00 (4)	CHR	A	F
<i>Paullinia trigonia</i> Vell. ¹	ZO	9,00 (3)	CHR	L	R, F
SAPOTACEAE					
<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	ZO	15,84 (5)	PEF	A	R, F
<i>Pouteria beaurepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	ZO	16,40 (5)	CHR	A	R, F
SCROPHULARIACEAE					
<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Pennel	AU	2,70 (1)	—	H	R
SMILACACEAE					
<i>Smilax campestris</i> Griseb.	ZO	3,30 (2)	CHR	L	R, F
<i>Smilax elastica</i> Griseb. ¹	ZO	3,93 (2)	CHR	L	F
STYRACACEAE					
<i>Styrax glabratum</i> Schott	ZO	11,00 (4)	PEF	A	F
THEACEAE					
<i>Laplacea fruticosa</i> (Scharad.) Köb.	AN	7,30 (3)	PEF	A	F
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Camb. ¹	ZO	5,56 (2)	PEF	A	R, F
THYMELAEACEAE					
<i>Daphnopsis</i> sp.	ZO	3,10 (2)	PEF	B	R, F
VERBENACEAE					
<i>Lantana undulata</i> Schranke	ZO	3,30 (2)	PEF ²	B	R
XYRIDACEAE					
<i>Xyris jupicai</i> Rich. var. <i>jupicai</i>	AU	1,00 (1)	CHR	H	R

¹ espécie de plântula coletada nas Florestas inundável e não inundável

² dados disponíveis apenas para Família

CAPÍTULO 2

**Fenologia de espécies do dossel e do sub-bosque de duas
Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil**

Resumo: O estudo da ocorrência sazonal dos eventos do ciclo de vida das plantas pode fornecer informações importantes sobre o funcionamento dos ecossistemas e comunidades vegetais. Os ritmos fenológicos de plantas de locais com marcada sazonalidade climática são dirigidos principalmente pela época de escassez hídrica, mas em locais não sazonais a fenologia ainda é pouco conhecida. Plantas do dossel e do sub-bosque (total 55 espécies) de duas Florestas de Restinga (Floresta não inundável e Floresta inundável) foram acompanhadas por dois anos na Ilha do Mel, uma região com pouca diferença climática entre o período superúmido (Setembro a Maio) e úmido (Junho a Agosto). As duas florestas apresentaram padrões semelhantes, com pico de queda de folhas, brotação, floração e frutificação ocorrendo sucessivamente ao longo da estação superúmida. Quase todas fenofases mostraram correlações mais fortes com o comprimento do dia e a temperatura média. Plantas do dossel foram mais previsíveis com relação à ocorrência das fenofases que as do sub-bosque. Os resultados mostraram que sazonalidade fenológica nem sempre está associada à alta sazonalidade climática e no caso destas Florestas de Restinga o deslocamento dos eventos fenológicos para a época superúmida, parece se ajustar às condições necessárias para a eficiente ciclagem dos nutrientes a qual possibilita a manutenção das comunidades vegetais num solo de baixa fertilidade.

Abstract (Comparative phenology of canopy and understory species of two Sandy Coastal Forests in southern Brazil): The study of seasonality in plant life cycles can be important for understanding ecosystems and communities. Phenological rhythms of plants growing in seasonally changing climates are often driven mainly

by water stress in dry seasons. Where the climate is aseasonal or less seasonal plant phenological patterns are poorly known. During two years we studied the phenology of 55 canopy and understory plant species in two Sandy Coastal Forests (Flooded and Unflooded) in *Ilha do Mel* island. In these sites, climate (mainly rainfall) in the wetter season (September to May) is similar to that of the less wet season (June to August). Flooded and Unflooded Forests showed very similar phenological patterns in which leaf fall, flushing, flowering, and fruiting occurred during the wetter season. Almost all phenological phases was correlated with daylength and temperature average. Canopy species phenology was more predictable than that of understory species. These results suggest that phenological seasonality is not only or always related to high climatic seasonality. In these Sandy Coastal Forests the occurrence of phenological phases in the wetter season fits the hypothesis of efficient nutrient cycling in plant communities in relatively infertile soils.

Key words: flowering, fruiting, flushing, leaf fall, daylength, Atlantic Rain Forest, Restinga

Introdução

Os padrões fenológicos das espécies vegetais são condicionados primariamente por processos endógenos e secundariamente por adaptações às mudanças ambientais (Borchert 1980) ou interações com o meio biológico (Frankie *et al.* 1974, Van Schaik *et al.* 1993). Em locais onde a sazonalidade na precipitação é pronunciada, a época seca determina a fenologia (Reich & Borchert

1984). Nestes, a queda de folhas está normalmente relacionada ao período de menor precipitação (Daubenmire 1972, Frankie *et al.* 1974) e a brotação ao início da estação chuvosa (Fournier 1976). A produção de flores inicia-se junto com a brotação, na época das chuvas (Croat 1975), ou é deslocada para o período seco (Fournier & Salas 1966). A consistência do fruto e o modo de dispersão determinam a época de frutificação das espécies, geralmente na época seca, para os frutos anemocóricos, e na úmida ou ao longo de todo o ano para os zoocóricos (Foster 1982). Nas florestas localizadas em locais climaticamente pouco sazonais pouco se conhece sobre a fenologia (Hilty 1980), mas espera-se que haja baixa sazonalidade nos padrões fenológicos.

A despeito da diversidade de ecossistemas no Brasil e da grande variação nas condições ambientais de cada um, a fenologia das comunidades ainda não é totalmente compreendida. Nas últimas décadas, trabalhos sistematizados abordando comunidades florestais na Amazônia (Alencar *et al.* 1979, Pires-O'Brien 1993), em Florestas Estacionais (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Mikich & Silva 2001), Floresta Ciliar (Carmo & Morellato 2000), Floresta com Araucária (Marques *et al.* *subm.*) e Floresta Atlântica *latu sensu* (Costa *et al.* 1997, Talora & Morellato 2000, Morellato *et al.* 2000) mostraram padrões bem distintos. Mesmo tendo o propósito de analisar a fenologia da comunidade, poucos foram os trabalhos realizados na região tropical que abordaram diferentes formas de vida e habitats (Croat 1975, Morellato & Leitão Filho 1996, Marques *et al.* *subm.*).

O presente trabalho se propõe a estudar a fenologia de plantas de diferentes estratos de duas florestas (Floresta não inundável e Floresta inundável), sujeitas a condições hídricas do solo distintas, localizadas na Planície Litorânea da

Ilha do Mel e relacionar com fatores climáticos, procurando responder às seguintes questões: 1) As duas florestas apresentam o mesmo comportamento fenológico? 2) Há diferenças nos padrões fenológicos de plantas do dossel e do sub-bosque? 3) Os padrões fenológicos destas plantas mudam entre os anos? 4) A fenologia mostra relação com comprimento do dia, temperatura e precipitação? Os resultados da Ilha do Mel são comparados com os de outros ecossistemas da região da Floresta Atlântica, onde a sazonalidade climática é baixa e com outras florestas tropicais que ocorrem em regiões mais sazonais.

Área de estudo

A Ilha do Mel está localizada na região central do litoral paranaense, no município de Paranaguá, entre as coordenadas 25°29'/25°34'32"S e 48°17'15"/48°23'16"W e possui uma área aproximada de 2760ha (Figueiredo 1954). A maior parte da Ilha do Mel consta de uma planície litorânea sobre a qual desenvolve-se um mosaico vegetacional onde destacam-se as Florestas não inundável e inundável, dois tipos de Floresta de Restinga bastante representativos da região, que diferem basicamente pela posição relativa nos cordões litorâneos, o que influencia na disponibilidade de água no solo. Enquanto as primeiras ocorrem nas partes altas dos cordões, em locais melhor drenados, as últimas acompanham as depressões entre os mesmos, onde há afloramento periódico do lençol freático. Estas diferenças topográficas implicam em estrutura e composição florística distintas. A Floresta não inundável é mais baixa (altura do estrato superior em torno de 8-10m) que a Floresta inundável (altura média de 15m) e também possui menor diversidade florística (Menezes-Silva 1998). Ambas estão próximas entre si

(aproximadamente 700m) e situadas sobre solo Podzol distrófico A (Britez *et al.* 1997).

O clima da região de Paranaguá é do tipo Af de Köppen, tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas (Iapar 1978). Para os últimos 46 anos, a temperatura média para a região foi 21° C e a precipitação anual 2218mm, sendo o período de setembro a maio o mais quente e chuvoso e junho a agosto o mais frio e seco (Figura 1). Como as diferenças entre as duas épocas são pouco pronunciadas, estas são aqui consideradas, respectivamente, como período superúmido (precipitação sempre superior a 150mm e temperatura média ao redor de 22°C) e período úmido (precipitação nunca inferior a 70mm e temperatura de aproximadamente 17°C).

Métodos

Espécies amostradas por Menezes-Silva (1998) nas Florestas não inundável e inundável e que totalizam 80% do Valor de Importância (IVI total) do dossel (árvores) e do sub-bosque (arbustos e ervas) de cada área, foram escolhidas para o acompanhamento fenológico. Devido à representatividade da Família, no segundo ano de observações foram incorporadas todas as demais espécies de Myrtaceae presentes nas áreas. No total, 29 espécies (48% do total de espécies presentes na área) foram observadas na Floresta não inundável e 31 (39% do total de espécies) na Floresta inundável, sendo que 5 eram comuns às duas áreas (Anexo 1). Para a maioria das espécies, foram marcados 5 indivíduos para as observações (Fournier & Charpantier 1975), mas em alguns casos, devido ao fato das populações serem pequenas, este número foi inferior. As plantas

foram observadas de outubro de 1998 a setembro de 2000, a cada 30 dias, a olho nu ou com um binóculo, com relação à presença ou não de mudança foliar (brotação e queda de folhas) floração (botões e flores abertas) e frutificação (frutos imaturos e maduros).

Para comparar os padrões fenológicos entre as florestas, entre plantas de diferentes estratos e entre os anos de estudo foram realizadas correlações de Spearman (Zar 1999) utilizando-se número de espécies em uma determinada fenofase, por mês. A relação entre fenologia e as variáveis climáticas (temperaturas, precipitação e comprimento do dia médios mensais de 46 anos) também foi avaliada através de correlações de Spearman (r_s). As temperaturas médias, máximas e mínimas mostraram uma mesma tendência nas correlações e, portanto, são apresentados apenas os dados relativos à temperatura média. Como as plantas podem apresentar uma resposta fenológica atrasada a um estímulo ambiental, também verificou-se a correlação entre fenologia e o clima anterior às observações, deslocando-se os valores das variáveis climáticas de 1 a 4 meses. Em todos os casos $N=24$, exceto na correlação entre os anos ($N=12$).

Resultados

As fenofases mudança foliar, floração e frutificação se distribuíram sucessivamente ao longo do ano (Figura 2) e não transcorreram da mesma maneira para todas as espécies (Anexo 1).

Sincronia entre as florestas: As árvores do dossel da Floresta não inundável (FNI) e da Floresta inundável (FI) apresentaram o mesmo padrão de brotação ($r_s=0,83$, $p<0,01$) e queda de folhas ($r_s=0,53$, $p=0,01$). A produção de folhas novas ocorreu

principalmente no período entre os meses de outubro e março, fora do qual brotaram poucas espécies. A queda de folhas foi, para 30% das espécies, um evento contínuo, mas observou-se um incremento no número de árvores perdendo folhas a partir de maio-junho, com um máximo em outubro-dezembro. Nenhuma das espécies observadas é decídua. No sub-bosque, os padrões de mudança foliar foram distintos entre as duas florestas ($r_s < 0,36$, $p > 0,05$), mas houve uma tendência da brotação ocorrer na mesma época, a partir de outubro-novembro (Figura 2 **a** e **b**).

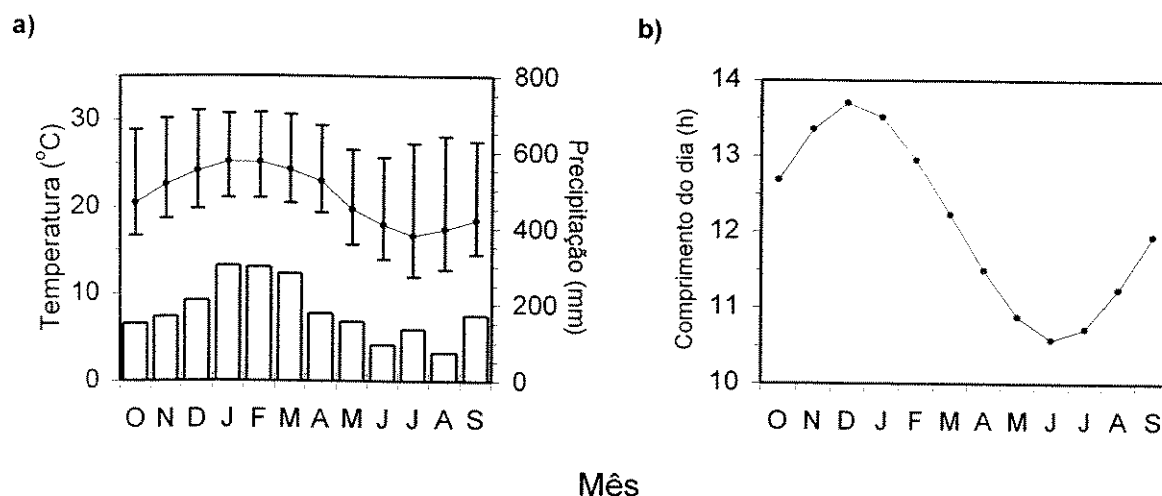


Figura 1. Valores médios de precipitação e temperatura (média, máxima e mínima), para o período de 1948 - 1993 (**a**) e comprimento do dia (**b**), para a região de Paranaguá - PR. Fonte: a) Britez 1994; b) medida astronômica padrão para a latitude (www.saunalahti.fi/~jjlammi/sun.php3/).

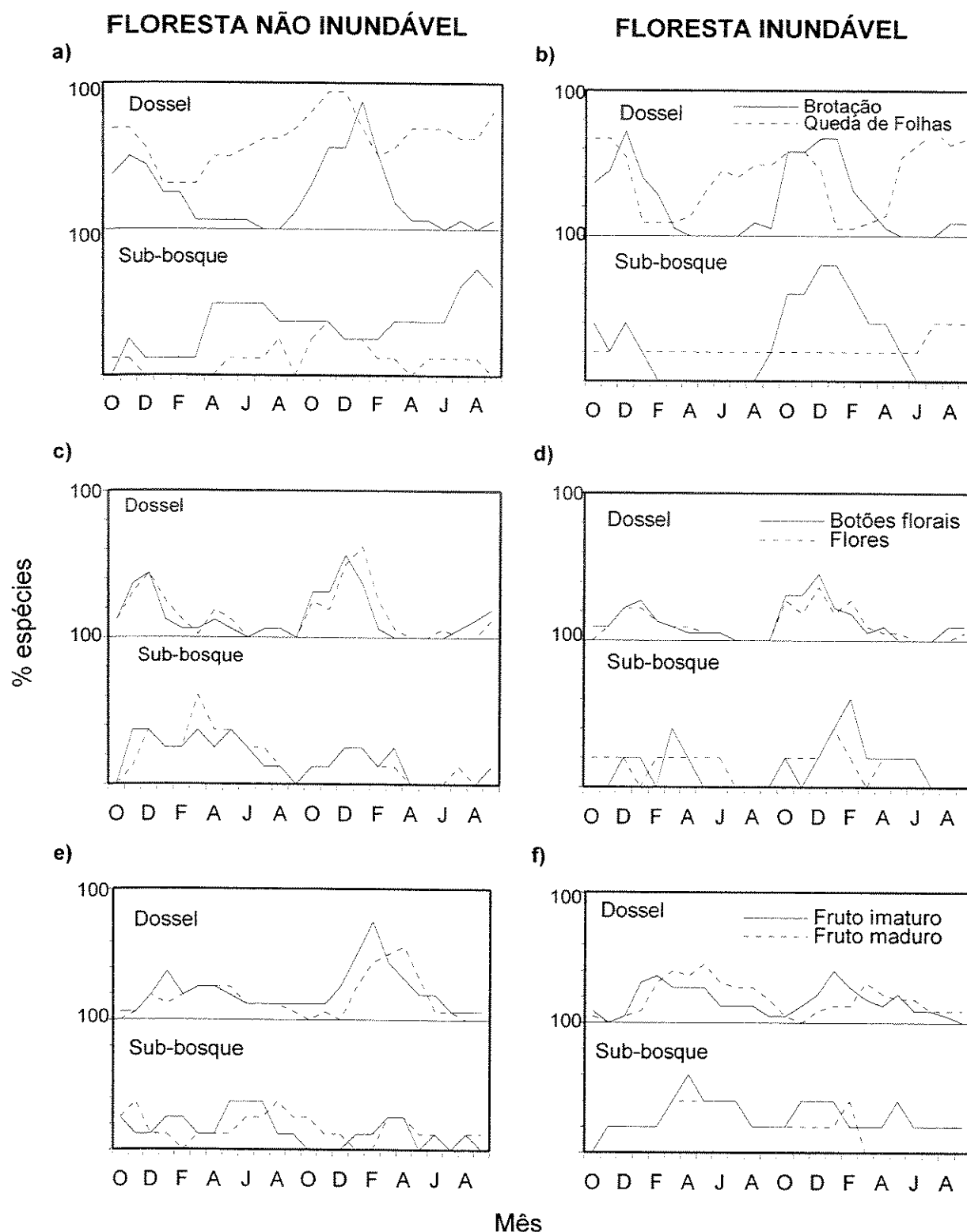


Figura 2. Mudança foliar (a e b), floração (c e d) e frutificação (e e f) das 24 espécies da Floresta não inundável e 27 da Floresta inundável, da Ilha do Mel, PR.

A presença de botões florais ($r_s=0,72$, $p<0,01$) e flores ($r_s=0,78$, $p<0,01$) foi bastante sincrônica no dossel das duas florestas (Figura 2 **c** e **d**). Estas fenofases ocorreram simultaneamente na maior parte das espécies e sucederam o início da brotação, principalmente nos meses de novembro e dezembro. Algumas árvores floresceram totalmente fora do período de pico, como é o caso de *Erythroxylum amplifolium* e *Rapanea venosa* na FNI e *Eugenia stigmatica* e *Marlierea tomentosa* na FI (Anexo 1). No sub-bosque não houve um pico aparente e nem sincronia na floração das duas florestas ($r_s<0,30$, $p>0,1$).

Assim como nas fenofases anteriores, somente na frutificação do dossel houve sincronia entre as duas florestas (frutos imaturos $r_s=0,80$; frutos maduros $r_s=0,62$, $p<0,01$). Frutos imaturos apareceram logo após a floração, na maioria das espécies, com um pico em janeiro e amadureceram nos meses subseqüentes (tempo médio de maturação dos frutos = 2 meses, mínimo 1 e máximo 12 meses), com pico entre março e maio (Figura 2 **e** e **f**). No sub-bosque não houve sincronia ($r_s=-0,03$, $p>0,1$).

Sincronia entre os estratos das florestas: Os padrões fenológicos não se repetiram entre plantas de diferentes estratos (Figura 2). Os padrões do dossel e do sub-bosque foram semelhantes com relação à brotação (FI: $r_s=0,76$, $p<0,01$), queda de folhas (FI: $r_s=0,52$, $p=0,01$), floração (FNI: $r_s=0,47$, $p=0,02$; FI: $r_s=0,50$, $p=0,01$) e frutos imaturos (FI: $r_s=0,47$, $p=0,02$), mas diferiram nas demais situações.

Similaridade entre anos: Entre os dois anos de estudo, os padrões fenológicos não se repetiram para todas as plantas (Figura 2). Na FNI e FI, árvores apresentaram semelhança entre anos nas fases brotação (respectivamente $r_s=0,81$ e $r_s=0,95$, $p<0,05$), botões florais ($r_s=0,59$ e $r_s=0,74$, $p<0,05$), frutos imaturos ($r_s=0,77$ e

$r_s=0,81$, $p<0,05$) e frutos maduros ($r_s=0,72$ e $r_s=0,87$, $p<0,05$). A queda de folhas repetiu o mesmo padrão nos dois anos somente na FNI ($r_s=0,6$, $p<0,05$) e flores abertas na FI ($r_s=0,62$, $p<0,05$). Arbustos e ervas do sub-bosque foram similares apenas na brotação da FI ($r_s=0,58$, $p<0,05$).

Relações com o clima: De uma forma geral, as fenofases relacionaram-se com o clima de uma mesma maneira nas duas florestas (Tabela 2). A fenologia das plantas apresentou correlações mais fortes com o comprimento do dia e temperatura e mais fracas com a precipitação. Na maioria dos casos as fenofases correlacionaram-se com o clima de meses anteriores (médias variando de 1,6 a 2 meses) às observações (Tabela 2). Plantas do dossel apresentaram correlações mais fortes com as variáveis climáticas que as do sub-bosque. De maneira geral, brotação, botões florais e flores apresentaram relação positiva com o comprimento do dia do período de observação e negativa com temperatura de 4 meses antes. Queda de folhas foi inversamente correlacionada com todas as variáveis, com 0 a 3 meses de deslocamento (Tabela 2). No dossel, frutos imaturos e maduros apresentaram correlações positivas com todas as variáveis, com um atraso de 1 a 4 meses; no sub-bosque as correlações destas fenofases foram fracas ou não significativas (Tabela 2).

Discussão

Os padrões fenológicos observados nas florestas da Ilha do Mel mostram que, a despeito da baixa sazonalidade climática na região, as plantas apresentam periodicidade na ocorrência das fenofases, concentrando no período superúmido a maioria dos processos envolvidos no crescimento.

Tabela 2. Correlações de Spearman (r_s) entre as fenofases e as variáveis climáticas (C = comprimento do dia, T = temperatura média, P = precipitação), nas duas Florestas de Restinga da Ilha do Mel, PR. $p < 0,05$. NS = não significativo. Valores entre parênteses referem-se ao número de meses (0 – 4) anteriores à observação, em que a fenofase apresentou a maior correlação com a variável climática.

Fenofase	Estrato	Floresta não inundável			Floresta inundável		
		C	T	P	C	T	P
Brotação	Dossel	0,87 (0)	-0,81 (4)	-0,74 (4)	0,92 (0)	-0,91 (4)	-0,84 (4)
	Sub-bosque	NS	NS	NS	0,71 (0)	-0,66 (4)	-0,61 (4)
Queda de folhas	Dossel	-0,61 (3)	-0,56 (2)	-0,51 (1)	-0,79 (2)	-0,78 (1)	-0,74 (1)
	Sub-bosque	-0,76 (1)	-0,72 (0)	-0,60 (0)	-0,52 (2)	-0,55 (1)	-0,52 (1)
Botões florais	Dossel	-0,63 (4)	-0,77 (4)	-0,65 (4)	0,84 (0)	-0,76 (4)	-0,72 (4)
	Sub-bosque	0,50 (1)	0,47 (0)	0,41 (0)	0,68 (2)	0,66 (1)	0,67 (1)
Flores	Dossel	0,81 (1)	-0,72 (4)	-0,65 (4)	0,84 (1)	0,80 (0)	0,71 (0)
	Sub-bosque	0,46 (2)	0,42 (1)	0,41 (0)	0,52 (1)	0,48 (0)	0,47 (1)
Frutos imaturos	Dossel	0,84 (2)	0,83 (1)	0,79 (1)	0,80 (2)	0,78 (1)	0,75 (1)
	Sub-bosque	NS	NS	NS	0,43 (4)	0,45 (3)	0,44 (2)
Frutos maduros	Dossel	0,85 (3)	0,84 (2)	0,80 (2)	0,81 (4)	0,78 (3)	0,71 (3)
	Sub-bosque	-0,43 (2)	NS	-0,43 (0)	NS	NS	NS
meses de atraso (média±s.d)		1,9±1,2	2,0±1,6	1,6±1,7	1,6±1,4	2,0±1,6	1,6±1,4

Os resultados mostram também que árvores do dossel são muito mais previsíveis em suas respostas fenológicas, tanto temporalmente (entre anos) como espacialmente (entre florestas) e parecem ser mais sensíveis às variações climáticas quando comparadas às plantas do sub-bosque.

Mudança foliar: A renovação de folhas nas florestas da Ilha do Mel é um evento sazonal, com queda concentrada entre os meses de outubro e dezembro e brotação imediatamente após, entre novembro e janeiro, ambas no início do período superúmido. Embora estas fenofases sejam relacionadas, respectivamente, à época seca e à chuvosa em locais de alta sazonalidade climática (Daubenmire 1972, Frankie *et al.* 1974, Fournier 1976), a disponibilidade de água não parece ser fator preponderante na ocorrência das mesmas. Evidências têm mostrado que fatores climáticos atuam diferentemente no desencadeamento da queda de folhas e na brotação de espécies tropicais (Wright & Cornejo 1990), mas o fotoperíodo (Alvim 1967, Wright & Van Schaik 1994) e o estado hídrico da planta (Borchert 1980, Reich & Borchert 1984) são citados como os elementos mais importantes para essas fenofases.

A marcada sazonalidade na queda de folhas nas árvores do dossel no final do período úmido e início do superúmido, além da diminuição do comprimento do dia e da temperatura 1 a 3 meses antes, pode também ter relação com outros fatores. Britez (1994) observou maior deposição de serapilheira, nestas mesmas áreas da Ilha do Mel, entre novembro e dezembro, período imediatamente anterior ao máximo de precipitação. Este período é o ideal para uma rápida decomposição e disponibilização de nutrientes ao solo que é extremamente pobre, pois a atividade de organismos decompositores e a umidade são maiores. Em ambientes

de baixa fertilidade do solo a perda de nutrientes é minimizada por um aumento do tempo de retenção da folha, possibilitando a transferência de nutrientes diretamente para as folhas novas (Jordan 1985). Portanto, o pico da queda de folhas na época superúmida na Ilha do Mel, padrão este que se repete em outras áreas do domínio Atlântico (Jackson 1978, Delitti 1987, Costa *et al.* 1997, Morellato *et al.* 2000), parece ser adequado ao ciclo biogeoquímico destes locais.

O fato de nenhuma árvore estudada ser decídua, muito embora indivíduos de algumas espécies (*Erythroxylum amplifolium*, *Guapira opposita*, *Psidium cattleyanum*) permaneçam, no período de queda, quase completamente sem folhas, reforça o caráter perenifólio das florestas da região Atlântica. Nestas, a proporção de espécies decíduas é geralmente inferior a 10% (Costa *et al.* 1997, Talora & Morellato 2000), aumentando para 12% na Floresta com Araucária (Marques *et al.* subm.) e para mais de 40% nas Florestas Estacionais Semidecíduais (Morellato & Leitão Filho 1992), o que sugere uma relação entre o grau de deciduidade nas florestas tropicais e a amplitude do período seco.

No dossel, a brotação foi a fenofase com maior previsibilidade e maior sincronia entre as florestas. A produção de folhas no período mais chuvoso parece ser primariamente associada ao aumento do comprimento do dia nesta época e de forma secundária à temperatura e disponibilidade de água de 4 meses antes. Este padrão também foi observado por Talora & Morellato (2000) em Floresta da Planície Litorânea no Estado de São Paulo. Como não há limitação de água em escala regional, a brotação coincidindo com o período em que os dias são mais longos deve também otimizar a fotossíntese (Van Schaik *et al.* 1993).

Ao contrário do dossel, os padrões de mudança foliar no sub-bosque foram menos previsíveis e sincrônicos. Isto é resultado de grandes diferenças entre espécies ou grupos de espécies (Anexo 1). A mudança foliar nas plantas deste estrato, no entanto, mostrou-se relacionada com as condições hídricas dos microambientes onde ocorrem, fato este demonstrado pelas diferenças entre a FNI e FI. Ao passo que na FNI, no período de menor precipitação, espécies do sub-bosque freqüentemente apresentam-se com folhas amareladas, na FI o sintoma mais visível é a murcha de folhas, principalmente nas ervas. Como na FNI o nível do lençol freático é mais profundo (Britez 1994), é possível que o solo apresente algum nível de deficiência hídrica superficial que é sentida principalmente pelas ervas e arbustos desta floresta, levando-as à queda foliar.

A brotação neste estrato da floresta é mais sazonal na FNI que na FI. Numa situação de extrema diferença hídrica entre duas florestas, Opler *et al.* (1980) verificaram que arbustos e arvoretas da floresta seca eram decíduos e produziam folhas na época úmida enquanto na floresta úmida as espécies, todas perenifólias, renovavam suas folhas ao longo do ano. Então, para plantas deste estrato, até mesmo pequenas variações na umidade do solo podem ser importantes para a ocorrência de determinadas fenofases.

Floração: As plantas da Ilha do Mel mostraram sazonalidade também na produção de botões e flores, com pico junto com a brotação, entre novembro e dezembro, no início do período superúmido. Este padrão é semelhante ao encontrado em outras Florestas do Domínio Atlântico (Costa *et al.* 1997, Tarola & Morellato 2000), em Floresta com Araucária (Marques *et al.* subm.) e em Florestas Estacionais (Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991).

A sincronia na floração das árvores da FNI e FI e entre os dois anos de estudo, pode estar relacionada com o aumento do comprimento do dia a partir de setembro, pois apresentou valores de r_s elevados para esta fenofase, da mesma forma que para a brotação. Estudos mostraram que a concentração de espécies em flor no período de setembro a novembro nos neotrópicos está relacionada com o pico do comprimento do dia (Steege & Persuad 1991, Rivera & Borchert 2001). A proximidade temporal entre a floração e a brotação sugere que seja energeticamente mais eficiente transferir assimilados diretamente para um órgão em crescimento, que estocá-los para uma translocação posterior. Então, é previsível que o pico de floração coincida com o período de maior insolação e, conseqüentemente, com a emergência de folhas novas em locais onde não há limitação de água (Van Schaik *et al.* 1993). Logo após o estímulo de dias longos para a produção de botões florais, a antese deve ter a influência dos outros fatores climáticos, pois as correlações desta última fenofase (flores) com temperatura e precipitação são maiores.

Frutificação: Logo após a floração do dossel, picos de frutos imaturos (em janeiro) e maduros (em março e abril), se sucedem nas duas florestas. Tanto a maturação dos frutos como a presença de frutos maduros estão associadas a maiores comprimento do dia, temperatura e precipitação dos 2-4 meses anteriores. Já no sub-bosque, a frutificação parece seguir o ritmo descontínuo da floração, tanto no padrão entre as florestas quanto entre os anos de observação.

A maior parte das florestas brasileiras mostra frutificação distribuída ao longo do ano, com pico em dezembro-fevereiro, na época mais úmida (Jackson 1981, Alencar *et al.* 1979, Morellato *et al.* 1989, Morellato 1991, Pires-O'Brien

1993, Costa *et al.* 1997, Penhalber & Mantovani 1997, Carmo & Morellato 2000) o que de certa forma difere do padrão da Ilha do Mel, onde o pico é verificado no final da estação superúmida e em alguns meses (setembro a dezembro), quase não há espécies em frutos maduros. Em outra formação sul-brasileira, Mikich & Silva (2001) também verificaram pico de frutos zoocóricos entre maio e junho, porém fora deste período ainda havia um grande número de espécies frutificando.

A sincronia interespecífica pode ser considerada um fator facilitador na frutificação e dispersão das sementes por aumentar o número de animais frugívoros ou o movimento destes entre as espécies (Wheelwright & Orians 1982). O escape a predadores de sementes generalistas também poderia ocasionar tal padrão (Van Schaik *et al.* 1993). No entanto os fatores seletivos que determinam a época de ocorrência da frutificação podem estar também relacionados com outras fases do desenvolvimento da planta, como a melhor época para a germinação das sementes (Capítulo 3).

Considerações finais: Fenologia de plantas de regiões tropicais tem sido fortemente relacionada com clima (por exemplo, Wright & Van Schaik 1994, Smith-Ramírez & Armesto 1994), porém mesmo em ambientes com pouca sazonalidade parecem existir ritmos de crescimento e reprodução (Longman & Jeník 1987). Os dados da Ilha do Mel mostraram a clara influência do comprimento do dia e temperatura na maior parte das fenofases, reforçando resultados já encontrados para outros tipos vegetacionais (Morellato *et al.* 2000, Marques *et al.* submetido). O padrão fenológico dessas Florestas de Restinga, com a maior parte dos eventos deslocada para a época superúmida, parece se ajustar às condições necessárias

para a eficiente ciclagem dos nutrientes, a qual possibilita a manutenção das florestas no solo de baixa fertilidade.

Referências bibliográficas

- ALENCAR, J. C.; ALMEIDA, R. A. & FERNANDES, N. P. 1979. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. **Acta Amazonica**. 9(1):163-198.
- ALVIM, P. T. 1967. Periodicidade do crescimento das árvores em climas tropicais. In: **Anais do XV Congresso Nacional de Botânica**. pp: 405-422.
- BORCHERT, R. 1980. Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. **Ecology**. 61(5):1065-1074.
- BRITEZ, R. M. 1994. Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação de Mestrado** (Ciências do solo). UFPR. Curitiba. 240p.
- BRITEZ, R. M.; SANTOS-FILHO, A.; REISSMANN, C. B.; SILVA, S. M. ATHAYDE, S. F.; LIMA, R. X. & QUADROS, R. M. B. 1997. Nutrientes do solo de duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**. 21:625-634.
- CARMO, M. R. B. & MORELLATO, L. P. C. 2000. Fenologia de árvores e arbustos das matas ciliares da Bacia do rio Tibagi, Estado do Paraná, Brasil. In: **Matas ciliares: conservação e recuperação**. R. R. RODRIGUES & H. F. LEITÃO-FILHO (eds.). Edusp-Fapesp. São Paulo. pp:125-141.
- COSTA, M. L. M. N.; ANDRADE, A. C. S. & PEREIRA, T. S. 1997. Fenologia de espécies arbóreas em Floresta Montana na Reserva Ecológica de Macaé de

- Cima. In: LIMA, H. C. & GUEDES-BRUNI, R. R. (eds.). **Serra de Macaé de Cima: Diversidade florística e conservação em Mata Atlântica**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro. pp:169-186.
- CROAT, T. B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). **Biotropica**. **7**(4):270-277.
- DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. **Journal of Ecology**. **60**(1):147-170.
- DELITTI, W. B. C. 1987. Produção de folheto na mata pluvial tropical da Estação Ecológica da Juréia, SP. **Ciência e Cultura**. **39**(7):600-601.
- FIGUEIREDO, J. C. 1954. Contribuição à geografia da Ilha do Mel (Litoral do Paraná). **Tese de doutorado** (Geografia). UFPR. Curitiba. 180p.
- FOSTER, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: **The ecology of a tropical forest**. E. G. LEIGHT *et al.* (eds.). Smithsonian Institution Press. Washington D.C. pp:151-172.
- FOURNIER, L. A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. **Turrialba**. **26**(1):54-59.
- FOURNIER, L. A. & SALAS, 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. **Revista de Biología Tropical**. **14**(1):75-85.
- FOURNIER, L. A. & CHARPANTIER, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. **Turrialba**. **25**(1):45-48.

- FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. & OPLER, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**. **62**:881-913.
- HILTY, S. L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a Premontane Rain Forest in Pacific Colombia. **Biotropica**. **12**(4):292-306.
- IAPAR 1978. **Cartas climáticas básicas do Paraná**. Instituto Agrônômico do Paraná. Curitiba. 41p.
- JACKSON, J. F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. **Biotropica**. **10**(1):38-42.
- JACKSON, J. F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a Neotropical Forest. **Biotropica**. **13**(2):121-130.
- JORDAN, C. F. 1985. **Nutrient cycling in tropical ecosystems**. Wiley & Sons. New York. 190p.
- LONGMAN, K. A. & JENÍK, J. 1987. **Tropical forest and its environment**. Longman Scient. & Tech. 2 ed. New York. 347p.
- MARQUES, M. C. M.; ROPER, J. J & SALVALAGGIO, A. P. B. Phenological patterns in an Araucaria Rain Forest in southern Brazil and their relationships with climate. **Oecologia**. (submetido)
- MENEZES-SILVA, S. 1998. As formações vegetais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá-PR, principais características florísticas e estruturais. **Tese de doutorado** (Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 262p.
- MIKICH, S. B. & SILVA, S. M. 2001. Composição florística das espécies zoocóricas de remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual no Centro-Oeste do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. **15**(1):89-113.

- MORELLATO, L. P. C. 1991. Estudo da fenologia de árvores, arbustos e lianas de uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. **Tese de Doutorado** (Ecologia). UNICAMP. Campinas.
- MORELLATO, L. P. C.; RODRIGUES, R. R.; LEITÃO-FILHO, H. F. & JOLY, C. A. 1989. Estudo comparativo de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Revista brasileira de Botânica**. **12**:85-98.
- MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO FILHO, H. F. 1992. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. In: L. P. C. MORELLATO (ed.). **Historia Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. Ed. da UNICAMP - FAPESP. Campinas. pp:112-140
- MORELLATO, P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. **Biotropica**. **28**(2):180-191.
- MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A. BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C. & ZIPPARRO, V. B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Tress: a comparative study. **Biotropica**. **32**(4b):811-823.
- OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W. & BAKER, H. G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**. **68**:167-188.
- PENHALBER, E. F. & MANTOVANI, W. 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. **Revista brasileira de Botânica**. **20**(2):205-220.

- PIRES-O'BRIEN, M. J. 1993. Phenology of tropical trees from Jari, lower Amazon, I. Phenology of eight forest communities. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Botânica**. **9**(1):67-92.
- REICH, P. B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**. **72**:61-74.
- RIVERA, G. & BORCHERT, R. 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. **Tree Physiology**. **21**(4):201-212.
- SMITH-RAMÍREZ, C. & ARMESTO, J. J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloé – ecologies and climatic constraints. **Journal of Ecology**. **82**:335-365.
- STEEGE, H. & PERSAUD, C. A. 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. **Vegetatio**. **95**:177-198.
- TALORA, D. C. & MORELLATO, P. C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista brasileira de Botânica**. **23**(1):13-26.
- VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W. & WRIGHT, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematics**. **24**:353-377.
- WHEELWRIGHT, & ORIAN, 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on evolution. **American Naturalist**. **119**:402-413.

- WRIGHT, S. J. & CORNEJO, F. H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. **Ecology**. **71**(3):1165-1175.
- WRIGHT, S. J. & VAN SCHAIK, C. P. 1994. Light and the phenology of tropical trees. **American Naturalist**. **143**(1):193-199.
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall. New Jersey. 663p.

Anexo 1. Caracterização e fenologia das espécies do dossel (árvores) e sub-bosque (ervas e arbustos) utilizadas no estudo fenológico na Floresta não inundável (FNI) e Floresta inundável (FI), na Ilha do Mel, PR.

Família	Espécie	Local	Forma de vida	Mudança foliar		Floração		Frutificação		
				Brotação	Queda de folhas	Botões	Flores abertas	Frutos imaturos	Frutos maduros	
ANACARDIACEAE	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	FNI	árvore	set-jan	contínuo	out-dez	out-dez	dez-fev	jan-mai	
ANNONACEAE	<i>Guatteria australis</i> A. St.-Hil.	FI	árvore	out-dez	mai-fev	out-jan	out-jan	dez-fev	jan-abr	
		FI	árvore	ago, out-mar	abr-dez	out, dez-mar	jan-mai, out	ago-nov, jan	mai, dez	
ARACEAE	<i>Anthurium</i> sp.	FNI	erva	out-nov, fev-mar	ago	-	mar-jun	mai-jul	jun-nov	
ARALIACEAE	<i>Didymopanax angustissimum</i> March.	FI	árvore	ago-dez	mai-dez	nov-dez	nov-dez	dez-jul	jan-out	
ARECACEAE	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	FI	arbusto	dez-abr	contínuo	dez-jun	mar-jun	abr-jan	mai-fev	
AQUIFOLIACEAE	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	FNI	árvore	out-abr	contínuo	out-jan	nov-fev	dez-abr	dez-mai	
BROMELIACEAE	<i>Nidularium innocentii</i> (Mez) Sm.	FNI	erva	-	-	nov-jul	dez-jul	-	-	
BROMELIACEAE	<i>Ursea atra</i> Mez**	FNI	erva	mai-jan	jul-set	mai-jun	jul	jul	-	
BROMELIACEAE	<i>Ursea vagans</i> (L.B.Sm.)**	FNI	erva	-	-	-	-	-	-	
CLUSIACEAE	<i>Calophyllum brasiliense</i> Camb.	FNI	árvore	out, dez, fev, jul	abr-dez	abr, dez	jan, mai, out, dez	jan-fev	jan-jul	
		FI	árvore	ago-fev	mai-nov	out-mar	out, fev-abr	mar-set		
CLUSIACEAE	<i>Clusia criuva</i> Camb.	FNI	árvore	nov	contínuo	out-dez	dez-mar, dez, jun, set	contínuo	jan-fev	
CLUSIACEAE	<i>Garcinia gardneriana</i> (Triana & Planch.) Zappi	FI	árvore	dez-jan	-	-	-	jan	fev-mai	
CYPERACEAE	<i>Scleria latifolia</i> Sw.	FNI	erva	jul-ago	contínuo	ago	jul-set	jun, ago-out	ago-jan	
ERYTHROXYLACEAE	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) Schult.	FNI	árvore	dez-fev	contínuo	jul-set	jul-set	set-out, fev	nov, fev	

Anexo 1. Continuação.

Família	Espécie	Local	Forma de vida	Mudança foliar		Floração			Frutificação	
				Brotação	Queda de folhas	Botões	Flores abertas	Frutos imaturos	Frutos maduros	
EUPHORBIACEAE	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	FI	árvore	out-mar	abr-dez	out-jan	out-nov, fev	dez-jan, mar	dez-mar	
EUPHORBIACEAE LAURACEAE	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	FI	árvore	dez	mai-dez	-	-	mai	-	
	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	FNI	árvore	dez-jan	contínuo	dez-fev	dez-mar	out-jun	nov-ago	
LOGANIACEAE MELIACEAE		FI	árvore	nov-fev	mai-dez	jan-mar	jan-mar	out-nov	out	
	<i>Spigelia dusenii</i> L.B.Sm. **	FI	erva	out-jan	-	jan-fev	dez-jan	-	-	
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	FI	árvore	out-fev	mai-dez	out-jan	out-jan	dez-jul	mar,	
MYRSINACEAE MYRTACEAE	<i>Rapanea venosa</i> (DC.) Mez	FNI	árvore	nov-mar	contínuo	abr-mai	abr-mai	fev-mai	mai-set	
	<i>Calyptranthes lucida</i> var.	FI	árvore	dez-jan	-	-	-	-	fev-mai	
MYRTACEAE	<i>polyantha</i> (Berg) Legrand*									
	<i>Calyptranthes rubella</i> (Berg) Legrand*	FNI	árvore	jan-fev	jun-dez	dez-fev	jan-fev	fev-abr	abr-mai	
MYRTACEAE MYRTACEAE	<i>Eugenia stigmatica</i> DC.*	FI	árvore	-	jun-jul	ago	set	-	-	
	<i>Eugenia sulcata</i> Spring ex Mart.	FI	árvore	out-jan	mai-dez	ago-out	out	nov-jan	-	
MYRTACEAE MYRTACEAE	<i>Eugenia umbelliflora</i> Berg*	FI	árvore	dez-jan	nov	-	-	-	-	
	<i>Gomidesia shaueriana</i> Berg	FI	árvore	out-nov	jun-dez	out,	nov-jan	dez-mai	jan-jun	
MYRTACEAE	<i>Marlierea reitzii</i> Legrand	FI	árvore	out-mar	jun, ago,	dez-jan	nov-	dez-mai	jan-ago	
MYRTACEAE	<i>Marlierea tomentosa</i> Camb.	FI	árvore	out,	out-nov	abr	dez, abr	dez-mai	ago	
MYRTACEAE	<i>Myrcia bicarinata</i> (Berg) Legrand*	FNI	árvore	jan-fev	-	abr-jun	mai-jun	jul-ago	ago	
MYRTACEAE				jan-mar	out-dez	out	out	nov-abr	mar-abr	
MYRTACEAE MYRTACEAE	<i>Myrcia glabra</i> (Berg) Legrand	FI	árvore	nov-jan	mai-dez	-	-	-	-	
	<i>Myrcia grandiflora</i> Krug & Urb.*	FNI	árvore	jan	out-dez	set	-	-	-	
MYRTACEAE				out,	mai-set, dez	set	-	-	-	
	<i>Myrcia insularis</i> Gardn.	FI	árvore	dez-jan	-	set	-	-	-	
MYRTACEAE				jan	contínuo	-	-	-	dez	

Anexo 1. Continuação.

Família	Espécie	Local	Forma de vida	Mudança foliar		Floração			Frutificação	
				Brotação	Queda de folhas	Botões	Flowers abertas	Frutos imaturos	Frutos maduros	
MYRTACEAE	<i>Myrcia racemosa</i> var. <i>gaudichaudiana</i> (Berg) Legrand*	FNI	árvore	nov-jan	set, nov-dez	-	-	-	-	-
MYRTACEAE	<i>Myrcia multiflora</i> var. <i>glaucescens</i> (Berg) Legrand	FI	árvore	out-mar	mai-nov	dez-fev	fev	fev-jun	fev-jul	
MYRTACEAE	<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	FNI	árvore	nov-fev	contínuo	out-jan	out-jan	dez-mar	dez, fev-abr	
MYRTACEAE	<i>Siphoneugena guilfoyleana</i> C. Proença*	FNI	árvore	out-fev, mai-jun	contínuo	dez, mar	fev, abr, dez	jan-mar	mar-abr	
NYCTAGINACEAE	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	FNI	árvore	out-jan	dez-jan, abr-mai	-	-	-	-	
PIPERACEAE	<i>Peperomia urocarpa</i> Fisch. & Mey.	FI	erva	-	jun-dez, mar ago	nov-jan	nov-fev	jan-fev	-	
POACEAE	Poaceae 1**	FNI	erva	-	contínuo	-	-	-	-	
RUBIACEAE	<i>Alibertia concolor</i> (Cham.) K. Schum.	FI	arbusto	out-fev	dez	dez-mar	jan-fev	mar-jul	mar-jul	
RUBIACEAE	<i>Amaloua guianensis</i> Aubl.	FI	árvore	out-abr	mar-dez	nov-jan	dez-jan	jan-fev, mai	mar-mai	
RUBIACEAE	<i>Coccocypselum guianense</i> (Aubl.) K. Schum.	FNI	erva	nov	abr-set	out-mai	out-mai	nov-jul	mar-ago, nov	
RUBIACEAE	<i>Faramea marginata</i> Cham.	FI	árvore	out-jan	set-out	nov-jan	dez-fev	jan-ago	fev-set	
RUBIACEAE	<i>Psychotria barbiflora</i> DC.	FNI	arbusto	mai-jul, out-jan	mar-nov	nov-dez, mar	dez-jan, abr	jan-jun	mar-abr	
RUBIACEAE	<i>Rudgea villiflora</i> K. Schum. ex Standl.	FI	arbusto	set-mai	jul-set	out	out-dez	nov-abr	jan-abr	
THEACEAE	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Camb.	FNI	árvore	set-jan	contínuo	out-jan	nov-abr	jan-ago	jan-mai	

* espécies adicionadas no segundo ano de observações

** espécies com dispersão não zoocórica (Capítulo 1)

CAPÍTULO 3

**Ritmos da chuva de sementes e da emergência de plântulas em
duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil**

Resumo: A maioria das florestas tropicais sazonais apresenta ritmos nas atividades reprodutivas relacionadas com as variações na disponibilidade de água no ambiente que pode limitar o crescimento na época seca. Se a dispersão e germinação das sementes apresentarem ritmos que se ajustem às melhores condições ambientais, a mortalidade será reduzida, garantindo a regeneração e a manutenção das florestas. Para avaliar se florestas localizadas em local de clima pouco sazonal podem também apresentar ritmos, a chuva de sementes e a emergência de plântulas foram estudadas ao longo de dois anos, em duas Florestas de Restinga, na Ilha do Mel. A Floresta não inundável e a Floresta inundável apresentaram os mesmos padrões de dispersão e germinação das sementes, apesar das diferenças existentes na umidade do solo e na disponibilidade de luz no subosque. A chuva de sementes foi sazonal e bimodal, com um pico maior no final da estação mais úmida (Abril-Maio) e outro menor na estação menos úmida (Agosto), refletindo os padrões fenológicos das espécies zoocóricas e anemocóricas, respectivamente. Com exceção do modo de dispersão, nenhum dos demais atributos das espécies (forma de vida, tamanho da semente, tipo morfológico de plântula) parece definir os ritmos das florestas. A emergência das plântulas foi unimodal, com pico no meio do período mais úmido (Janeiro), embora as demais épocas do ano não tenham limitado completamente a germinação. Mesmo havendo umidade durante todo o ano, 57% das espécies apresentaram pelo menos 4 meses de atraso na emergência das plântulas. Ritmo da chuva de sementes e dormência determinaram o ritmo da emergência das plântulas que é concentrada na época mais úmida, quando a disponibilidade de nutrientes no solo é maior e quando todas as demais atividades fenológicas das

florestas ocorrem. A ausência de limitação hídrica e a marcada sazonalidade nos padrões de dispersão e germinação indicam que limitação de nutrientes pode ser um importante fator a imprimir ritmos nestas Florestas de Restinga, ambientes pouco diversos floristicamente, mas ecologicamente complexos.

Abstract (Seasonal rhythms of seed rain and seedling emergence in two sandy coastal forests in southern Brazil): Seasonal tropical forests show rhythms in their reproductive activities due to water stress in the dry seasons. If both seed dispersal and seed germination fit the better environmental conditions, mortality will be minimized and forest regeneration will occur. To evaluate whether aseasonal forests also show rhythms we studied the seed rain and seedling emergence in two sandy coastal forests (flooded and unflooded) for two years on the *Ilha do Mel* island. Despite soil moisture and light differences between the two forests, Flooded and Unflooded Forests had similar dispersal and germination patterns. Seed rain was seasonal and bimodal. The first peak occurred at the end of the wetter season (April to May) and the second one in the less wet season (August). These peaks reflect, respectively, the peaks of zoochorous and anemochorous species. Other plant attributes (life form, seed size and seedling morphology) apparently do not show clear patterns. Seedling emergence was seasonal and unimodal but there was seedling emergence during all year. Even in this apparently aseasonal forest about 57% of total species had seedling emergence 4 or more months after dispersal. Therefore both seed dormancy and the timing of seed dispersal drive the rhythm of seedling emergence in these forests. The peak in germination occurs in the wetter season (January) when soil fertility is higher and other phenological

events also occur. The constant availability of water and the seasonality in the seed dispersal and seedling emergence suggest that nutrient cycling may drive rhythms in these ecologically complex Sandy Coastal Forests.

Key words: fruit, fruiting, seed dispersal, seed germination, seed dormancy, phenology, regeneration, Restinga, Atlantic Rain Forest, tropical forest

Introdução

O período entre a dispersão das sementes e o estabelecimento das plântulas é o mais crítico do ciclo de vida da planta e onde a vulnerabilidade e as taxas de mortalidade são maiores (Harper 1977, Swaine 1996). A manutenção das florestas depende em grande parte de um mecanismo que permita transpor a fase crítica e garantir a regeneração das espécies vegetais (Terborgh 1990). Portanto, produção de sementes viáveis, taxas satisfatórias de germinação, dispersão das sementes e emergência de plântulas ajustadas às melhores condições ambientais são requisitos indispensáveis para garantir o estabelecimento (Grubb 1977, Primack 1990).

Grande parte das florestas tropicais exibem ritmos nas atividades de reprodução e crescimento (Van Schaik *et al.* 1993). Se a dispersão e a germinação das sementes ocorrerem em uma época favorável ao estabelecimento e crescimento da plântula, a mortalidade será reduzida, aumentando o sucesso reprodutivo da espécie.

Os ritmos das florestas tropicais têm sido interpretados como adaptações a agentes seletivos bióticos e abióticos (Frankie *et al.* 1974, Rathcke & Lacey 1985,

Wheelwright 1985, Van Schaik *et al.* 1993) os quais seriam moldados pelos atributos da espécie, tais como a forma de vida, o modo de dispersão, o tamanho da semente e a forma de alocação de reservas na plântula (Frankie *et al.* 1974, Foster 1982, Garwood 1982, Foster & Janson 1985). A época de frutificação e chuva de sementes pode ser explicada como uma adequação à presença de dispersores e predadores de sementes (Snow 1965, Smythe 1970) ou então como uma resposta à sazonalidade climática pois, como irradiação, chuvas e nutrientes do solo variam ao longo do ano e atuam na produtividade da planta, devem influenciar na produção de frutos (Rathcke & Lacey 1985). Mas a variação temporal na dispersão das sementes pode também ser reflexo das flutuações em outros estádios do desenvolvimento, como a germinação e emergência das plântulas (Garwood 1982, Gautier-Hion 1990).

Após serem dispersas, as sementes germinam imediatamente ou permanecem no solo por um período variável de tempo até a emergência da plântula (Harper 1977). Nas florestas tropicais, a germinação logo após a dispersão ocorre geralmente em espécies do interior da floresta (secundárias ou clímax), enquanto que a dormência está mais relacionada com sementes de espécies pioneiras (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990). No entanto se houver dormência nas espécies da floresta, não somente a dispersão, mas também o atraso na germinação devem definir o ritmo de emergência das plântulas.

A umidade do solo é fator importante que pode limitar o estabelecimento da plântula nos primeiros meses após a germinação. Em locais onde existe escassez hídrica em alguma parte do ano, a seleção teria favorecido espécies que são

dispersas ou germinam no período favorável (normalmente o chuvoso), de forma a evitar a mortalidade das plântulas (Frankie *et al.* 1974, Garwood 1983, Rees 1994). Em locais onde a sazonalidade climática é baixa e a disponibilidade de água constante ao longo do ano estas informações são raras (Ng 1978, Rees 1994).

A Floresta Atlântica distribui-se ao longo de quase toda a costa brasileira e, a despeito de sua biodiversidade e representatividade no território brasileiro, é um bioma atualmente reduzido e que vem sofrendo altas taxas de desvastação (Leitão-Filho 1993, Morellato & Haddad 2000, Myers *et al.* 2000). Devido à proximidade do mar, à topografia e à presença de massas de ar úmidas, essas florestas estão sujeitas a chuvas constantes, conferindo à região um clima pouco sazonal (Joly *et al.* 1991, Rizzini *et al.* 1991). Entre os tipos vegetacionais enquadrados no Domínio Atlântico, destacam-se as Florestas de Restinga, distribuídas principalmente nas planícies litorâneas do sul e sudeste do Brasil. Apesar de haver grande variação florística e estrutural entre os diferentes tipos de Floresta de Restinga, elas são caracterizadas por apresentar diversidade de espécies inferior aos demais tipos vegetacionais atlânticos e estarem situadas sobre solo arenoso de origem quaternária, em diferentes graus de saturação hídrica (Araujo 1992, Dillenburg *et al.* 1992, Silva *et al.* 1993).

O trabalho partiu da premissa de que os ritmos da chuva de sementes e emergência de plântulas de florestas tropicais são dirigidos principalmente pelas condições hídricas locais e por este motivo comparou duas Florestas de Restinga distintas com relação à umidade do solo. As questões investigadas foram: 1) as atividades de frutificação e emergência de plântulas nas florestas variam ao longo

do ano? 2) os ritmos diferem de acordo com a forma de vida, modo de dispersão, tamanho da semente e tipo de plântula? 3) quais fatores podem explicar estas flutuações? 4) como a época de dispersão e a dormência influenciam o período de germinação nas comunidades? Os resultados foram comparados com estudos realizados em outras florestas tropicais.

Área de estudo

Localizada ao sul do Brasil, no município de Paranaguá, litoral do Estado do Paraná, a Ilha do Mel ($25^{\circ}29'/25^{\circ}34'32''\text{S}$ e $48^{\circ}17'15''/48^{\circ}23'16''\text{W}$) possui uma área aproximada de 2760ha (Figueiredo 1954), a maior parte da qual consta de uma planície litorânea com vários tipos florestais. Entre essas florestas destacam-se dois tipos bastante representativos da região, que diferem basicamente pela posição relativa nos cordões litorâneos, o que influencia na disponibilidade de água no solo. A primeira, denominada Floresta não inundável ocorre nas partes altas dos cordões litorâneos, em locais melhor drenados e a segunda, a Floresta inundável, acompanha as depressões entre os mesmos, onde há afloramento periódico do lençol freático. Estas diferenças topográficas implicam em estrutura e florística distintas. A Floresta não inundável é baixa (altura do estrato superior em torno de 8-10m), tem menor diversidade florística e um subosque com maior penetração de luz. A Floresta inundável é mais alta (altura média de 15m), mais diversa floristicamente e com subosque bem sombreado (Menezes-Silva 1998). Ambas estão próximas entre si (aproximadamente 700m) e situadas sobre solo Podzol distrófico A (Britez *et al.* 1997).

O clima da região de Paranaguá é do tipo Af de Köppen, tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas (Iapar 1978). Para os últimos 46 anos, a temperatura média para a região foi 21° C e a precipitação anual 2218mm, sendo o período de setembro a maio o mais quente e chuvoso e junho a agosto o mais frio e seco (Figura 1). Como as diferenças entre as duas épocas são pouco pronunciadas, estas são aqui consideradas, respectivamente, como período mais úmido ou superúmido (precipitação sempre superior a 150mm e temperatura média ao redor de 22°C) e período menos úmido ou úmido (precipitação nunca inferior a 70mm e temperatura de aproximadamente 17°C).

Métodos

Em cada floresta, uma área de 3000m² foi previamente dividida em 30 parcelas contíguas de 10x10m. Para o estudo da chuva de sementes em cada local distribuíram-se 60 coletores (2 em cada parcela) de 0,5x0,5m, construídos com estrutura em PVC e tela de nylon (malha de 1mm) e localizados a 10cm do solo. Todo material dos coletores foi recolhido mensalmente e levado ao laboratório onde foi seco em estufa a 60° e analisado em microscópio estereoscópico. Apenas os propágulos maduros e aparentemente íntegros foram considerados. O material foi determinado e as sementes separadas e quantificadas.

Em concomitância ao estudo da chuva de sementes, nos mesmos locais, acompanhou-se a emergência de plântulas. Em cada parcela marcou-se uma subparcela de 2x2m onde todas as plântulas (indivíduos com a primeira folha verdadeira atingindo 2/3 do tamanho final) eram coletadas mensalmente. Para que

houvesse certeza sobre a idade das plântulas, na primeira coleta, todos os indivíduos com altura inferior a 30cm foram retirados das parcelas. O material era levado ao laboratório, herborizado, numerado e determinado.

O trabalho teve início em outubro (chuva de sementes) e novembro (emergência de plântulas) de 1998 e foi conduzido por um período de dois anos. Tanto as espécies de sementes quanto plântulas foram classificadas de acordo com forma de vida (árvore, arbusto, erva, epífita, liana), modo de dispersão (zoocórica, anemocórica, autocórica; Capítulo 1), tamanho (comprimento) da semente (Capítulo 1) e tipo de plântula (fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo, fanerocotiledonar-epigeal-de reserva, criptocotiledonar-hipogeal-de reserva e criptocotiledonar-epigeal-de reserva; Capítulo 1).

A maioria das sementes e plântulas coletadas foram determinadas pelo menos ao nível de família; quando isso não foi possível, foram diferenciadas em morfoespécies (total: 3 morfoespécies de sementes e 12 de plântulas). Como as espécies não identificadas representavam apenas 0,017% das 51285 sementes e 0,38% das 10782 plântulas coletadas (Tabela 1), nos casos em que as informações sobre forma de vida, modo de dispersão, tamanho da semente ou tipo de plântula não puderam ser tomadas, as morfoespécies foram desconsideradas nas análises e nos gráficos.

Para as espécies que estavam presentes nas duas formas de amostragem (23 na Floresta não inundável e 37 na Floresta inundável), foi feita uma estimativa do período de dormência das sementes, calculando-se as medianas do período de dispersão e do período de emergência (meses onde os eventos foram

observados) para cada espécie. O valor da diferença entre as duas medianas foi definido como duração da dormência da espécie.

Análise dos dados

Os ritmos das florestas foram avaliados quantitativamente através da média do número de sementes (ou plântulas) por coletor (ou parcela) por mês. Estes dados são fortemente influenciados por poucas espécies e não fornecem uma avaliação qualitativa da comunidade. Para tanto efetuaram-se também análises do número total de espécies por mês e para cada categoria de forma de vida, modo de dispersão, tamanho de semente e tipo de plântula.

Para verificar o tipo de distribuição da chuva de sementes e emergência de plântulas ao longo dos anos utilizou-se um teste qui-quadrado (Zar 1999) no qual compararam-se as distribuições do número de espécies em pico em cada mês com a média anual (soma do número de espécies dispersando ou emergindo em cada mês, divididos por 24). Foi considerado H_1 : chuva de sementes e emergência de plântulas apresentam picos ao longo do ano e H_0 : chuva de sementes e emergência de plântulas não apresentam picos (distribuição aleatória ou uniforme). Valores de $p < 0,05$ indicavam picos.

As comparações entre as duas florestas, entre os dois anos de estudo e com os dados climáticos (temperatura média, precipitação e comprimento do dia) foram realizadas através de correlações de Spearman (Zar 1999). A comparação dos padrões de plantas de diferentes formas de vida, modos de dispersão, tamanho de semente e tipo de plântula também foram efetuadas por correlações de Spearman (Zar 1999). Em todas as análises utilizaram-se número de espécies

em cada categoria, por mês, totalizando N=24 pares (exceto entre os dois anos, N=12 pares).

As diferenças na duração média de dormência entre formas de vida, classes de tamanho da semente e tipos de plântula foram avaliadas por análise de variância (ANOVA) e entre modos de dispersão por teste-t (Zar 1999).

Resultados

Quantificação das sementes e plântulas: Foram amostradas 27736 sementes pertencentes a 55 espécies na Floresta não inundável (FNI) e 23549 sementes de 75 espécies na Floresta inundável (FI).

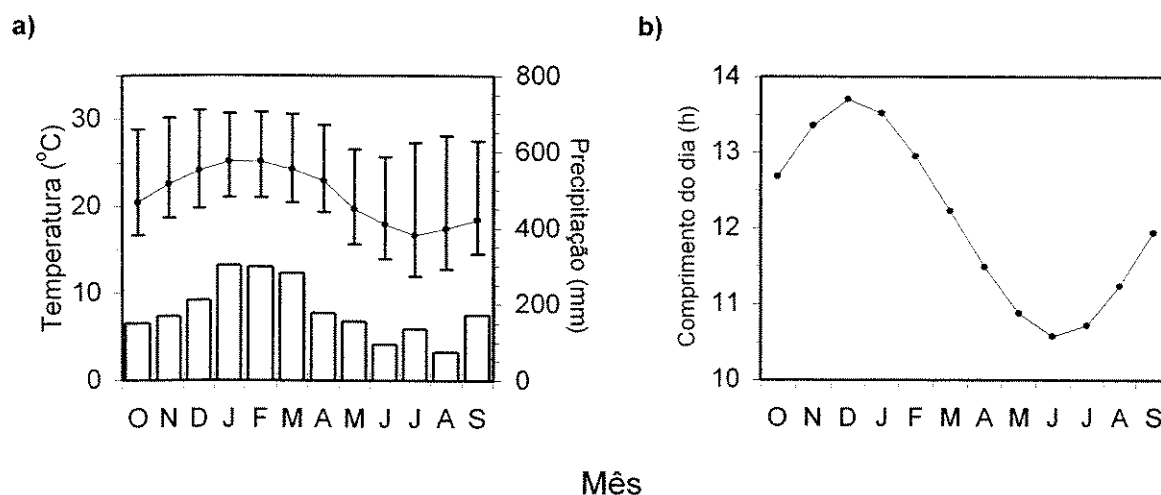


Figura 1. Valores médios de precipitação e temperatura (média, máxima e mínima), para o período de 1948 - 1993 (a) e comprimento do dia (b), para a região de Paranaguá - PR. Fonte: a) Britez 1994; b) medida astronômica padrão para a latitude (www.saunalahti.fi/~jjlammi/sun.php3/).

A maior parte das espécies e indivíduos eram árvores, com dispersão zoocórica, sementes medindo até 9mm e plântulas tipo fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo (Tabela 1). Nas parcelas foram coletadas 2910 plântulas agrupadas em 44 espécies na FNI e 7872 plântulas em 65 espécies na FI. Tanto quanti como qualitativamente, as plântulas eram na maioria arbóreas, zoocóricas, com sementes de 3 a 9mm de comprimento e do tipo fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo (Tabela 1).

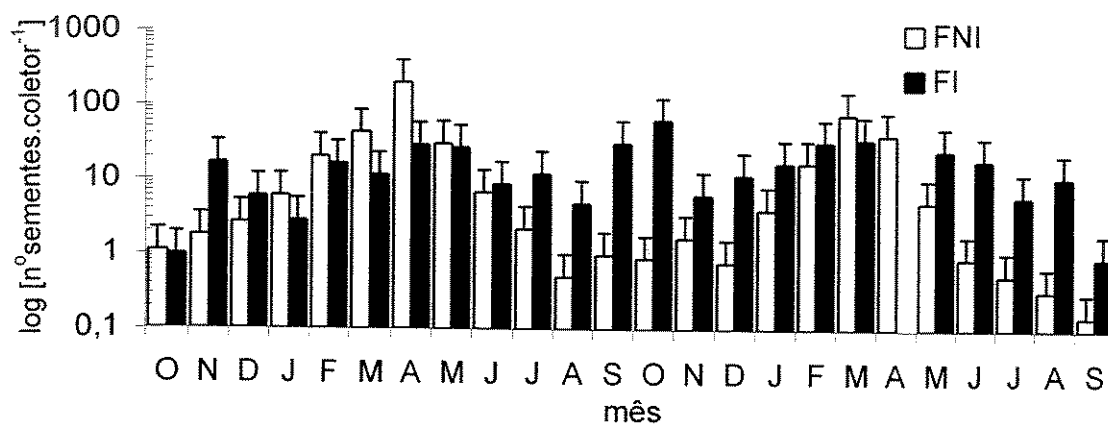
Padrão geral da chuva de sementes: Sementes foram dispersas durante todo o ano nas duas florestas, mas houve maior quantidade nos meses de fevereiro a maio, nos dois anos de estudo, nas duas florestas (Figura 2). A distribuição do número de espécies em pico não foi uniforme durante o ano (FNI: $\chi^2=35,55$, $p<0,05$, GL=23; FI: $\chi^2=54,87$, $p<0,05$, GL=22) com um pico maior em abril-maio e outro, menor, em agosto (Figura 3). Os ritmos da FNI e da FI foram semelhantes ($r_s=0,68$, $p=0,0003$) no entanto os padrões interanuais diferiram entre as duas. Na FNI o padrão observado no primeiro ano se repetiu no segundo ($r_s=0,74$, $p=0,005$) o que não ocorreu com a FI ($r_s=0,49$, $p=0,1$). O comprimento do período de dispersão variou de 1 a 12 meses (FNI: média= $2,67\pm 2,47$ meses, $n=55$; FI: $2,78\pm 2,48$ meses, $n=75$). O ritmo da chuva de sementes mostrou relação com o comprimento do dia (FNI: $r_s = -0,47$, $p=0,02$; FI: $r_s = -0,53$, $p=0,007$).

Padrão geral da emergência de plântulas: Não houve limitação à germinação das sementes em nenhum período do ano, mas o número de plântulas foi maior entre fevereiro e maio (Figura 2). O número de espécies em emergência também não foi uniforme (FNI: $\chi^2=65,41$; FI: $\chi^2=88,00$, $p<0,05$, GL=23) com um único pico em

Tabela 1. Distribuição do número total de espécies e indivíduos coletados durante dois anos nas duas florestas da Ilha do Mel. PEF = fanerocotiledonar-epigeal-foliáceo, PER = fanerocotiledonar-epigeal-de reserva, CHR = criptocotiledonar-hipogeal-de reserva, CER = criptocotiledonar-epigeal-de reserva.

	FLORESTA NÃO INUNDÁVEL				FLORESTA INUNDÁVEL			
	Sementes		Plântulas		Sementes		Plântulas	
	n° spp	n	n° spp	n	n° spp	n	n° spp	n
Forma de vida								
Árvore	30	27569	25	2702	43	21050	35	7426
Arbusto	4	33	5	99	4	121	6	166
Erva	2	6	4	41	3	4	4	158
Liana	13	90	5	54	15	1844	11	95
Epífita	5	36	0	0	7	523	0	0
Indeterminado	1	2	5	14	3	7	9	27
Modo de dispersão								
Zoocoria	37	27606	32	2849	50	21243	45	7626
Anemocoria	18	130	4	44	24	2304	10	78
Autocoria	0	0	0	0	0	0	1	141
Indeterminado	0	0	8	17	1	2	9	27
Classe de tamanho da semente (mm)								
1 (0,1-3)	22	22488	7	638	24	7080	9	231
2 (3,01-6)	20	3561	14	464	25	9507	18	796
3 (6,01-9)	8	1668	10	1780	12	6863	18	6235
4 (9,01-12)	3	14	1	1	9	44	6	28
5 (>12,01)	2	5	2	2	5	55	4	554
Indeterminado	0	0	10	25	0	0	10	28
Tipo de plântula								
PEF	35	26036	30	1182	42	16221	42	779
CHR	10	690	10	1315	20	1474	16	2002
PER	2	984	3	408	3	4876	4	4732
ER	1	5	1	5	1	949	1	356
Indeterminado	7	21	0	0	9	29	2	3
Total	55	27736	44	2910	75	23549	65	7872

CHUVA DE SEMENTES



EMERGÊNCIA DE PLÂNTULAS

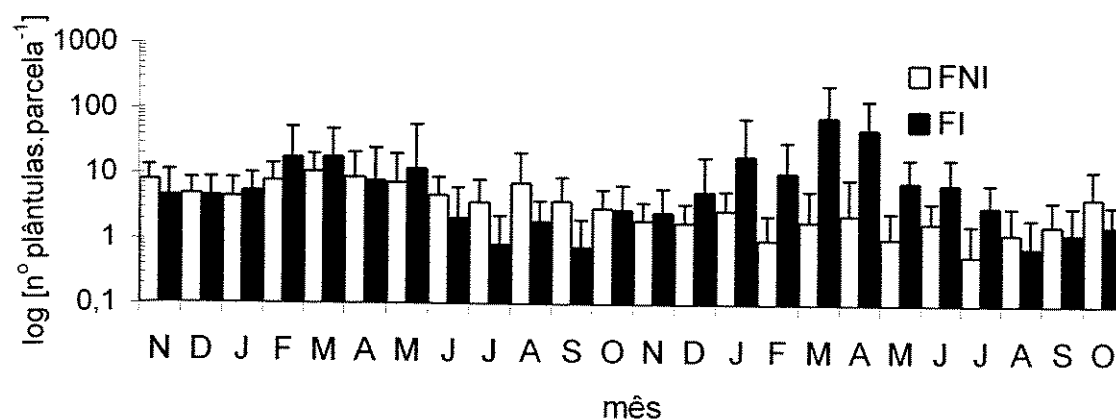


Figura 2. Distribuição do número médio ($\pm$ desvio padrão) de sementes e plântulas coletadas na Floresta não inundável (FNI) e Floresta inundável (FI) na Ilha do Mel, PR, Brasil.

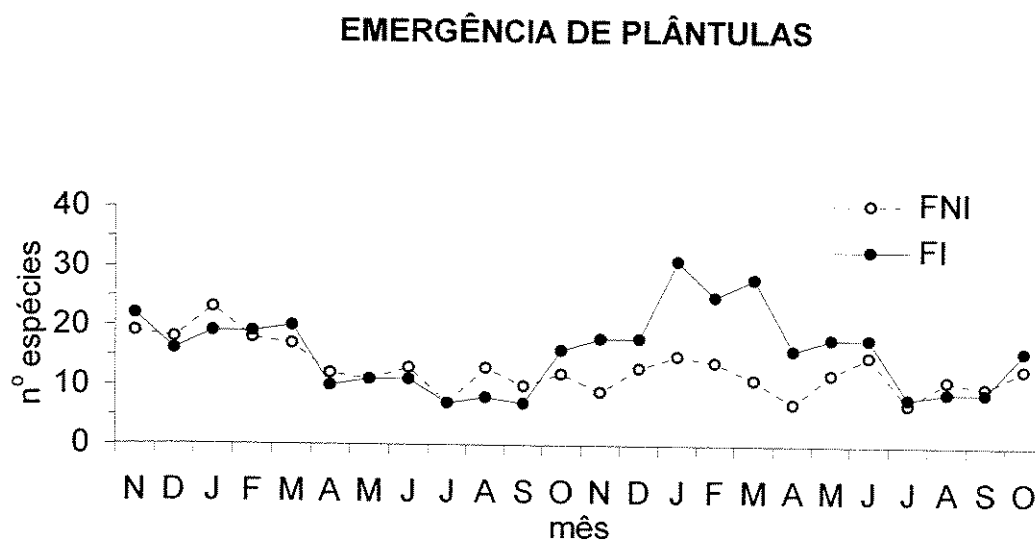
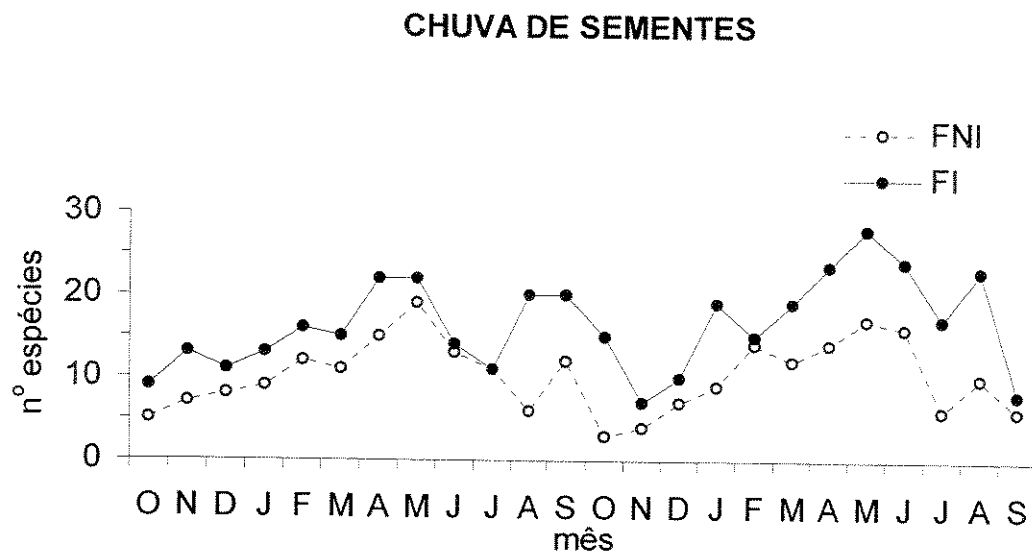


Figura 3. Distribuição do número total de espécies da chuva de sementes e da emergência de plântulas na Floresta não inundável (FNI) e Floresta inundável (FI) na Ilha do Mel, PR, Brasil.

janeiro nas duas florestas (Figura 3). Os padrões da FNI e da FI foram semelhantes ($r_s=0,60$, $p=0,002$). Na FI os dois anos de estudo apresentaram ritmos muito parecidos ($r_s=0,83$, $p=0,0007$) enquanto na FNI os padrões foram distintos ($r_s=0,48$, $p=0,11$), com pico menos evidente no segundo ano. O comprimento do período de emergência também variou de 1 a 12 meses (FNI: média= $3,67 \pm 3,22$ meses, $n=44$; FI: média= $3,03 \pm 2,87$ meses, $n=66$). A emergência das plântulas apresentou relação com temperatura média (FNI: $r_s=0,55$; FI: $r_s=0,81$, $p \leq 0,006$), precipitação (FNI: $r_s=0,39$; $p=0,06$; FI: $r_s=0,66$, $p=0,0004$) e comprimento do dia (FNI: $r_s=0,49$, $p=0,01$; FI: $r_s=0,58$, $p=0,003$).

Ritmos e formas de vida: Árvores e arbustos tiveram pico de dispersão dos frutos em maio e suas sementes germinaram principalmente em fevereiro-março, apesar de que na FNI os picos foram pouco evidentes. A chuva de sementes de lianas também foi sazonal ocorrendo em setembro-dezembro mas a germinação distribuída ao longo do ano. Nas ervas e epífitas nenhum pico foi observado (Figuras 4 e 5). Nas duas florestas, árvores e arbustos tiveram os mesmos padrões da chuva de sementes (FNI: $r_s=0,80$; FI: $r_s=0,50$, $p \leq 0,01$) e emergência de plântulas (FNI: $r_s=0,45$; FI: $r_s=0,58$, $p \leq 0,03$). Também a emergência de lianas e arbustos apresentou semelhanças (FNI: $r_s=0,48$; FI: $r_s=0,52$, $p \leq 0,02$), mas nos demais hábitos todos os ritmos foram distintos.

Ritmos e modos de dispersão: Espécies zoocóricas foram sazonais quanto à chuva de sementes, com pico em maio, e na emergência, em janeiro-fevereiro. Sementes anemocóricas tiveram pico de dispersão em setembro e emergência distribuída por todo o ano. A única espécie autocórica, presente na FI, não apresentou estacionalidade na germinação (Figuras 4 e 5). De forma geral,

plantas de diferentes formas de dispersão apresentaram ritmos distintos ($p>0,05$), com exceção da emergência de plântulas zoocóricas e anemocóricas da FNI ($r_s=0,52$, $p=0,009$).

Ritmos e tamanho da semente: Na FNI a chuva de sementes de todos os tamanhos teve pico no período de abril a maio e a emergência distribuiu-se ao longo do ano; na FI os ritmos também mantiveram os padrões gerais, com picos em abril-maio (Figuras 4 e 5). Nem sempre o padrão de dispersão de sementes de diferentes classes de tamanho foi acompanhado pela semelhança também na emergência de plântula. Sementes das classes 1 (0,1-3mm) e 2 (3,01-6mm) apresentaram padrões semelhantes de dispersão (FNI: $r_s=0,67$; FI: $r_s=0,66$, $p\leq 0,0005$) e emergência de plântulas (FNI: $r_s=0,49$; FI: $r_s=0,52$, $p\leq 0,01$). Na FI também sementes das classes 3 (6,01-9mm) e 2 apresentaram o mesmo padrão na chuva de sementes ($r_s=0,50$, $p=0,01$) e emergência ($r_s=0,60$, $p=0,002$). Nas demais situações tal semelhança não se repetiu ($p>0,05$).

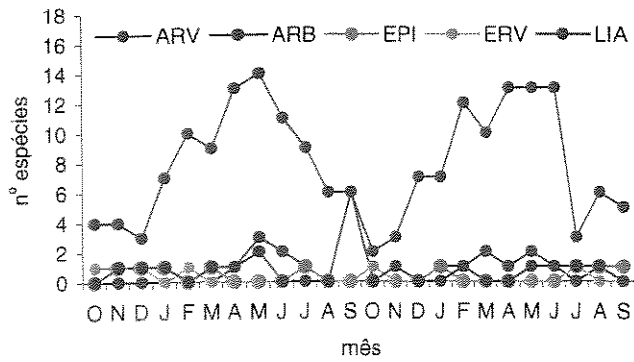
Ritmos e tipos de plântula: Espécies com plântulas fanerocotiledonares-epigeais-foliáceas (PEF) foram sazonais na época de dispersão, com pico em maio e na emergência, com pico em fevereiro-março. Os demais tipos de plântula não apresentaram picos evidentes (Figuras 4 e 5). Na FNI houve semelhanças nos padrões de chuva de sementes de plântulas PEF e criptocotiledonares-epigeais-de reserva ($r_s=0,58$, $p=0,003$) e fanerocotiledonares-epigeais-de reserva e PEF ($r_s=0,40$, $p=0,05$) e na FNI na emergência de plântulas PEF e criptocotiledonares-hipogeais-de reserva ($r_s=0,59$, $p=0,002$).

Dormência: Na FNI e FI, a diferença média ($\pm$ desvio padrão) entre o período de dispersão das sementes e a emergência das plântulas foi $4,9\pm 2,9$ meses (mínimo

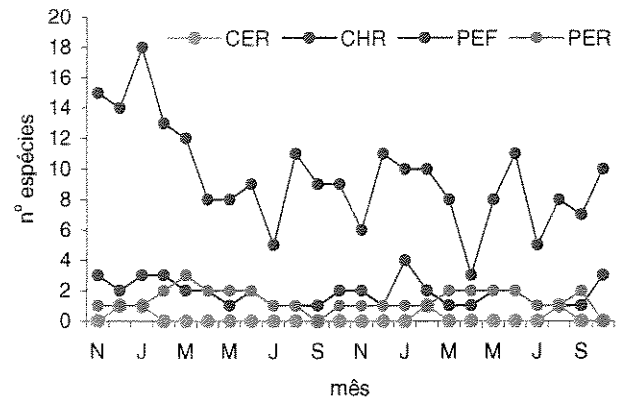
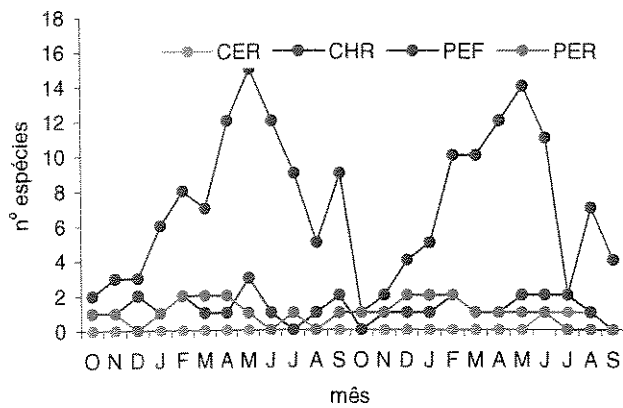
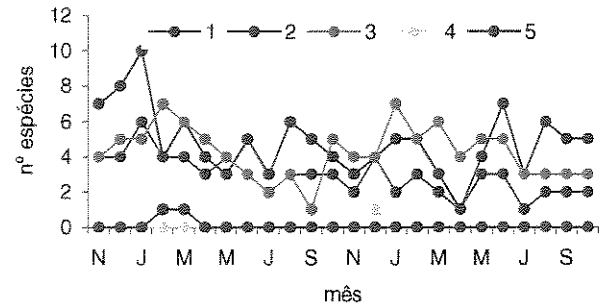
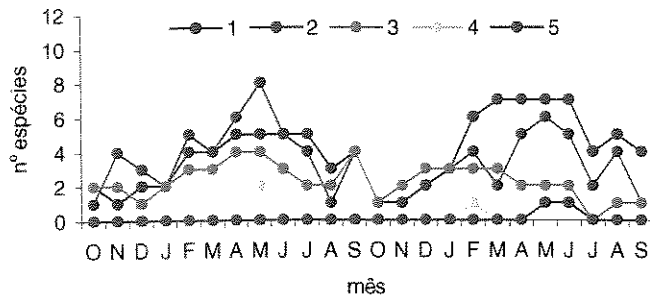
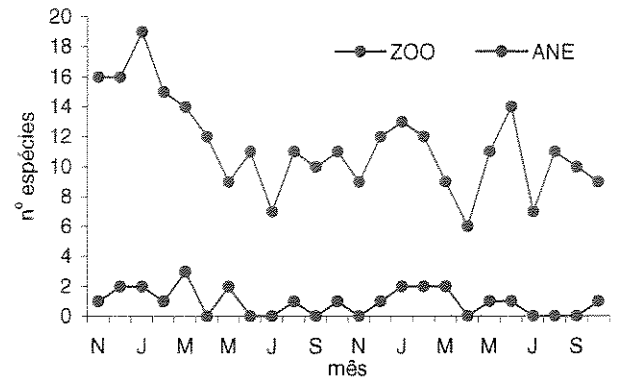
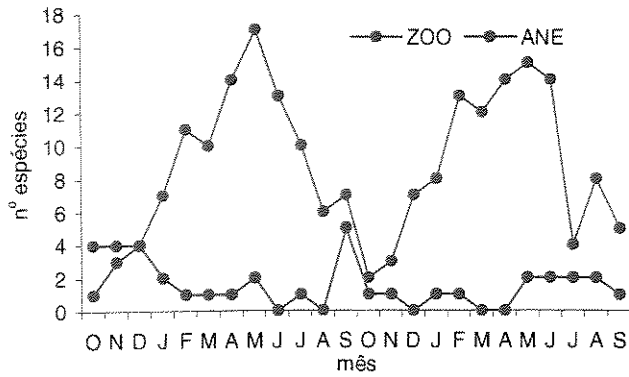
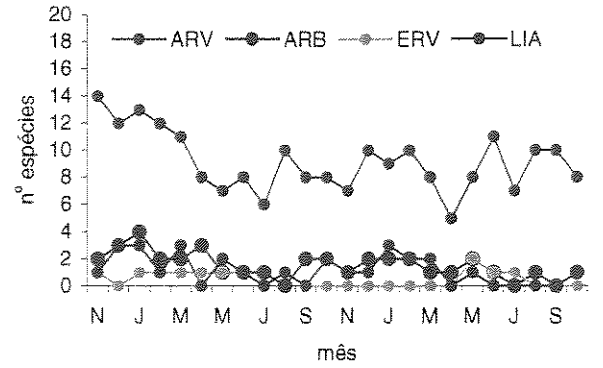
0 e máximo 11 meses). Foi possível separar as plantas em três grupos de acordo com a diferença, em meses, entre a época da chuva de sementes e da emergência da plântulas: espécies de germinação rápida (até 4 meses), intermediária (4,1 a 7 meses) e lenta (7,1 a 11 meses). Na FNI a maior parte das espécies (52%) era de germinação intermediária, 26% rápida e 22% lenta; na FI a maioria (54%) era de germinação rápida, 27% intermediária e 19% lenta. Os períodos de dispersão de sementes e germinação variaram de acordo com a extensão da dormência (Figura 6). Espécies de germinação rápida foram dispersas e emergiram principalmente entre setembro e maio. As de germinação intermediária e as lentas tiveram pico da chuva de sementes em abril, junho e julho e de emergência de plântulas entre dezembro e fevereiro (Figura 6).

Figura 4 (próxima página). Variação da chuva de sementes e da emergência de plântulas na Floresta não inundável, Ilha do Mel, PR, Brasil. Formas de vida: ARV = árvore, ARB = arbusto, EPI = epífita, ERV = erva, LIA = liana. Modo de dispersão: ZOO = zoocoria, ANE = anemocoria, AUTO = autocoria. Classe de tamanho: 1 = 0,1-3mm, 2 = 3,01-6mm, 3 = 6,01-9mm, 4 = 9,01-12mm, 5 >12,01mm. Tipo de plântula: PEF = fanero-epigeal-foliáceo, PER = fanero-epigeal-de reserva, CHR = cripto-hipogeal-de reserva, CER = cripto-epigeal-de reserva.

CHUVA DE SEMENTES



EMERGÊNCIA DE PLÂNTULAS



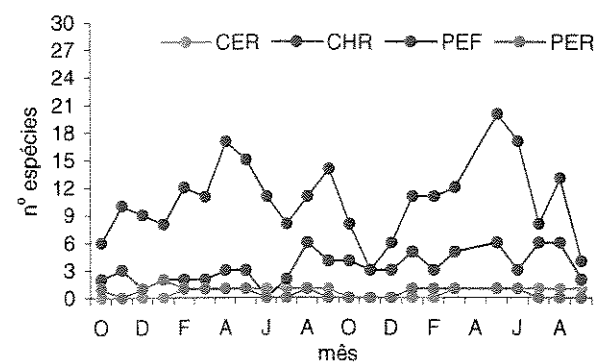
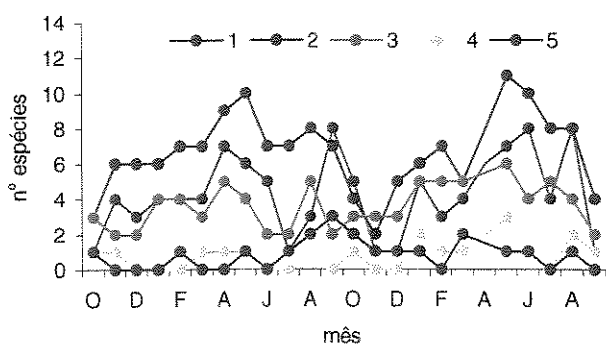
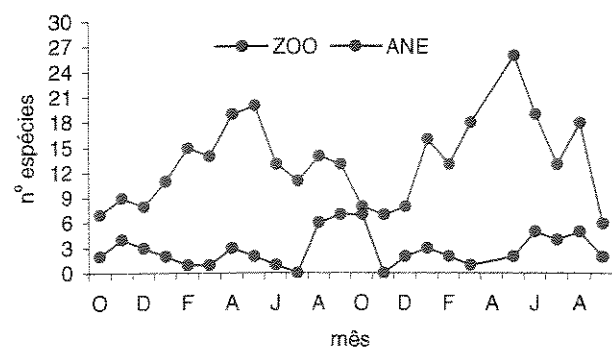
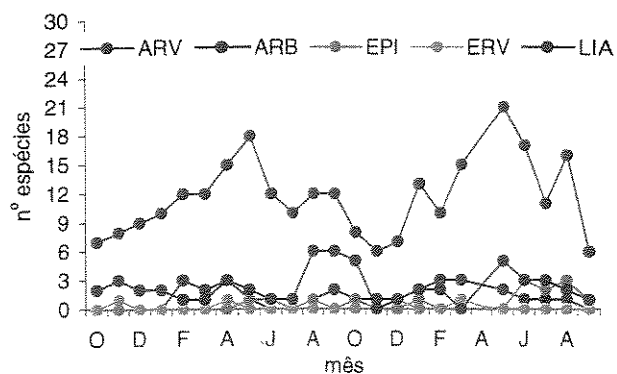
A duração da dormência foi independente da forma de vida (FNI: $F=1,38$, $p=0,27$, $GL=2$; FI: $F=1,53$, $p=0,22$, $GL=3$) e do tamanho da semente (FNI: $F=0,30$, $p=0,74$, $GL=2$; FI: $F=0,88$, $p=0,48$, $GL=4$) nas duas florestas, do modo de dispersão na FNI ($t=0,5$, $p=0,62$) e do tipo de plântula na FI ($F=2,37$, $p=0,08$, $GL=3$). Espécies PER (média=0,5 meses) tiveram dormência mais curta que PEF (média=6,08 meses) na FNI ($F=3,77$, $p=0,03$, $GL=3$) e plantas zoocóricas (média=5,1 meses) mais longas que anemocóricas (média=1,9 meses) na FI ($t=2,66$, $p=0,01$).

Discussão

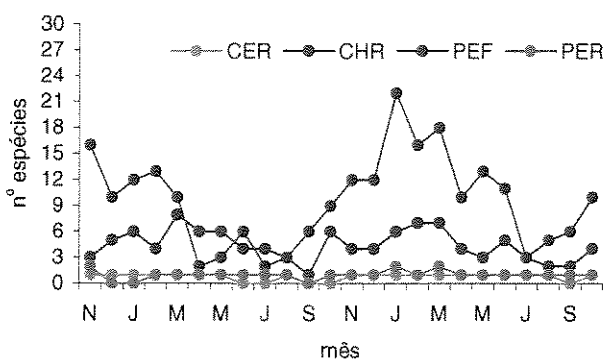
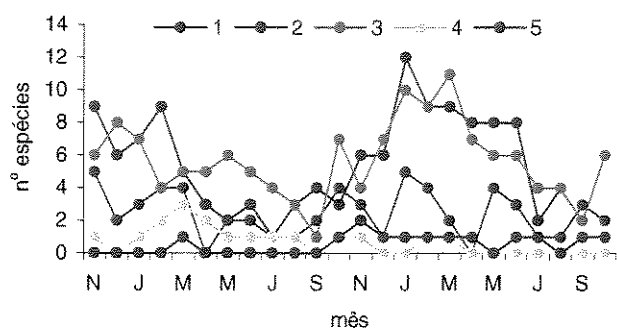
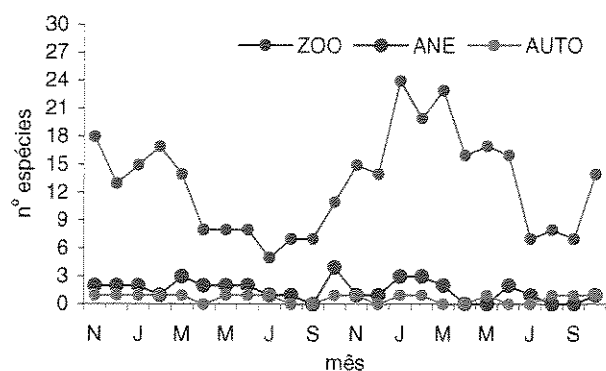
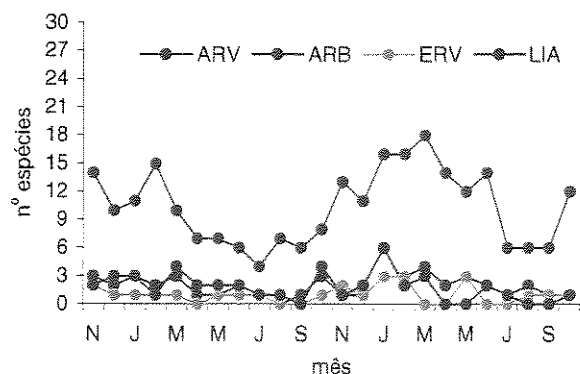
As duas florestas da Ilha do Mel apresentaram forte sazonalidade na chuva de sementes e na emergência de plântulas o que indica que mesmo sem um período de seca as plantas exibem ritmos definidos. Diferenças no regime hídrico

Figura 5 (página a seguir). Variação da chuva de sementes e da emergência de plântulas na Floresta inundável, Ilha do Mel, PR, Brasil. Formas de vida: ARV = árvore, ARB = arbusto, EPI = epífita, ERV = erva, LIA = liana. Modo de dispersão: ZOO = zoocoria, ANE = anemocoria, AUTO = autocoria. Classe de tamanho: 1 = 0,1-3mm, 2 = 3,01-6mm, 3 = 6,01-9mm, 4 = 9,01-12mm, 5 >12,01mm. Tipo de plântula: PEF = fanero-epigeal-foliáceo, PER = fanero-epigeal-de reserva, CHR = cripto-hipogeal-de reserva, CER = cripto-epigeal-de reserva.

CHUVA DE SEMENTES



EMERGÊNCIA DE PLÂNTULAS



do solo e na disponibilidade de luz no subosque da Floresta não inundável (FNI) e da Floresta inundável (FI), de forma geral, não promoveram grandes variações o que sugere que as condições climáticas regionais sejam mais importantes para imprimir ritmos nas Florestas de Restinga que as características do microsítio onde se encontram.

A chuva de sementes nas florestas da Ilha do Mel é sazonal e bimodal com pico maior no final da estação mais úmida e o menor no período menos úmido. Embora sazonalidade na frutificação relacionada ao período chuvoso seja freqüente na maior parte das florestas tropicais (Foster 1982, Rathcke & Lacey 1985, Gautier-Hion 1990, Penhalber & Mantovani 1997), a dispersão no final da época úmida não é comum (Mikich & Silva 2001). O pico de dispersão ocorre 5 meses após o pico de floração em novembro-dezembro (Capítulo 2). Como os frutos levam em média 2 meses para amadurecer (Capítulo 2) e permanecem aproximadamente 3 meses na planta enquanto são dispersos, isto explicaria o pico em maio.

O padrão bimodal da chuva de sementes se repetiu nos dois anos porém as intensidades, tanto em número de espécies quanto de sementes, variaram nas duas florestas, o que deve ser reflexo das oscilações anuais de produção de frutos nas populações de plantas. Este tipo de variação deve-se às alterações interanuais na disponibilidade e forma de alocação de recursos para a produção de frutos (Herrera 1998).

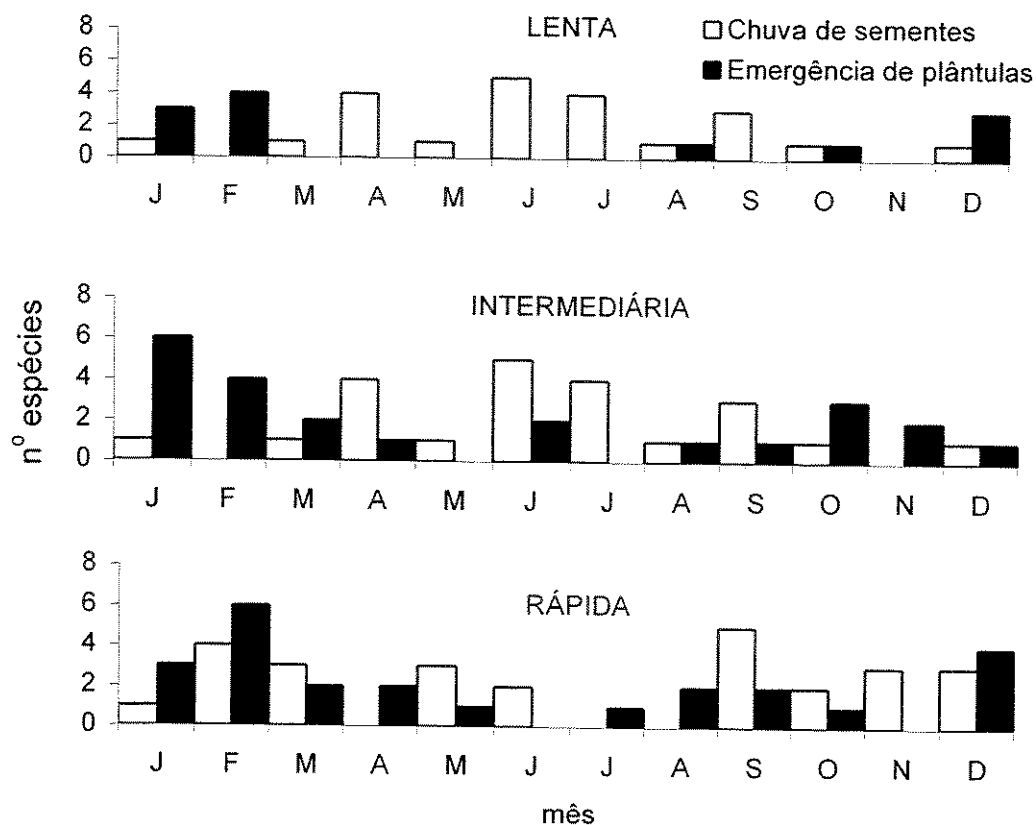


Figura 6. Distribuição do período da chuva de sementes e da emergência de plântulas das espécies das duas floresta da Ilha do Mel (total 60 espécies), de acordo com as categorias de dormência. Germinação rápida: até 4 meses; Germinação intermediária: 4,1 a 7 meses; Germinação lenta: 7,1 a 11 meses.

A emergência de plântulas também foi sazonal porém unimodal e o pico ocorreu em janeiro, antes do período máximo da chuva de sementes. Germinação na época úmida é favorável uma vez que reduz a mortalidade e aumenta as chances de estabelecimento (Harper 1977), no entanto nenhum período limitou a germinação das sementes que ocorreu mesmo nos meses menos úmidos. Emergência durante todo o ano foi verificado também em outras florestas úmidas

(Ng 1978, Okali & Onyeachusim 1991) contrastando com a ausência de emergência nos meses secos nas florestas estacionais (Garwood 1983).

O pico da emergência ocorreu três meses após o início do período mais úmido o que indica que a época de germinação não seja determinada pelo início das chuvas como verificado em florestas de locais sazonais (Garwood 1983, Van Schaik *et al.* 1993). Associados à precipitação, também a temperatura e o comprimento do dia são maiores neste período, o que pode ter efeito positivo sobre o desenvolvimento das plântulas. Experimentos têm demonstrado relação entre alongamento de plântulas e comprimento do dia (Njoku 1964, Longman & Jeník 1987). Então parece razoável que as sementes germinem num período favorável a um rápido desenvolvimento das plântulas para que possam permanecer vivas até a próxima estação de crescimento.

A emergência das plântulas das florestas da Ilha do Mel coincide com o período de maior deposição de serapilheira (Britez 1994). A germinação, emergência e sobrevivência de plantas tropicais podem ser alteradas pela serapilheira, porém o efeito varia entre as espécies (Molofsky & Augspurger 1992). Provavelmente para a maior parte das espécies da Ilha do Mel a serapilheira atua positivamente ou pelo menos não interfere fisicamente na emergência das plântulas. Neste período, além dos nutrientes provenientes das folhas recém caídas, existe uma maior mobilidade de muitos elementos no solo devido aos teores elevados de umidade (Britez 1994) o que pode ser um importante fator seletivo para a época de emergência neste ambiente de solo extremamente pobre.

Enquanto os ritmos de emergência da FI se repetiram entre anos, no segundo ano de estudo não houve um pico evidente na FNI. Tal diferença pode

ser devido ao fato do inverno de 1999 ter sido mais seco que 1998 (observação pessoal), o que teria alterado a umidade superficial do solo nesta floresta cujo lençol freático encontra-se mais profundo. Esta variação poderia ter ocasionado mortalidade de sementes de espécies mais sensíveis que encontravam-se sobre o solo, influenciando a emergência das plântulas no verão seguinte.

Apesar de não haver um período seco propriamente dito na Ilha do Mel a maior parte das espécies apresentou algum tipo de atraso na germinação. Se um deslocamento de pelo menos 4 meses na germinação (intermediária e lenta) for considerado como dormência, representaria 57% do total de espécies das duas florestas, número que se aproxima dos valores verificados em florestas tropicais estacionais (Garwood 1983) e contrastam com as florestas úmidas (Ng 1978, Okali & Onyeachusim 1991).

A grande variedade da duração da dormência entre espécies e dentro de uma mesma população na Ilha do Mel (0 a 11 meses) parecem ser comuns às espécies tropicais (Ng 1978, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990, Okali & Onyeachusim 1991) e associadas a um polimorfismo da semente (Harper 1977). Em locais como as Florestas de Restinga, onde muitas vezes a previsibilidade é baixa, diferenças na época de germinação em uma mesma coorte pode representar maior sobrevivência (Scarano *et al.* 1997) ou fecundidade na fase adulta (González-Astorga & Núñez-Farfán 2000). Espécies que apresentam esta variabilidade na duração da dormência ou no período de dispersão poderiam ter vantagens pois não submeteriam todas as sementes produzidas num episódio reprodutivo a uma mesma condição desfavorável.

Espécies de germinação rápida são dispersas e germinam na mesma estação úmida, ou seja, a época de dispersão define a época de emergência das plântulas. Para tais espécies a alta competição no período úmido poderia selecionar por formas de emergência tão rápida quanto possível na estação de crescimento, garantindo plântulas vigorosas capazes de sobreviver o período seco (Poorter & Hayashida-Oliver 2000).

Nas germinações intermediária e lenta, as sementes são dispersas principalmente entre o final da estação mais úmida e a estação menos úmida e germinam 7 a 8 meses após, no meio da estação mais úmida. Desta forma elas previnem a germinação no período menos úmido em parte devido à dormência (germinação lenta) e em parte também pelo ajuste do período de dispersão (germinação intermediária). Na maior parte destas espécies a germinação das sementes coincide com um novo evento reprodutivo, quando as plantas encontram-se em flor ou frutos (Capítulo 2). A regularidade das chuvas na região durante todo ano sugere que estas espécies apresentem dormência inata (pré-dispersão) ou induzida (pós-dispersão), ou seja, mesmo em condições favoráveis as sementes não germinam (Harper 1977). No entanto alguns fatores poderiam estabelecer uma dormência obrigatória em algumas espécies mais sensíveis, tais como: a) a presença de serapilheira diminuindo a disponibilidade de luz no período posterior à dispersão (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1990), b) pequenas alterações de umidade do solo, devido a variações topográficas locais e c) a rápida drenagem da água das chuvas no solo arenoso o que ocasionaria alguma deficiência hídrica nas camadas superficiais do solo.

Mais do que a época em que cada evento ocorre, a maioria dos atributos das espécies (forma de vida, modo de dispersão, tamanho da semente, tipo de plântula) determinaram a amplitude da chuva de sementes e da emergência de plântulas. Nos dois casos houve predominância de espécies arbóreas, zoocóricas, com sementes pequenas a médias (até 9mm) e plântulas do tipo PEF (fanerocotiledonares-epigeais-foliáceas), cujos ritmos imprimem os padrões da comunidade. Diferenças observadas com relação à dormência mais longa de plântulas PEF em relação a PER (fanerocotiledonar-epigeal-de reserva) na FNI provavelmente esteja relacionada ao fato de que, após germinarem, as primeiras permaneceram mais tempo no solo até serem coletadas, tempo necessário para que as primeiras folhas verdadeiras atingissem o tamanho mínimo para coleta. De fato, muitas espécies PEF permanecem vários meses somente com as folhas cotiledonares, o que forma um banco de plântulas expressivo no solo da floresta (observação pessoal).

O modo de dispersão foi importante fator na definição do período de dispersão, concentrado no período mais chuvoso, nas espécies zoocóricas e na época menos úmida, nas anemocóricas. Nas espécies dispersas por animais, dispersão agrupada em um período do ano pode facilitar a atração e aumentar o trânsito de frugívoros (Rathcke & Lacey 1985). Sincronia interespecífica e alta produção de frutos estão relacionadas com dispersão por frugívoros generalistas (Howe 1993) como provavelmente seja o caso da Ilha do Mel. A presença de espécies zoocóricas em fruto (ainda que poucas), mesmo na época menos úmida, demonstra que na Ilha do Mel não existe um período completamente desfavorável quanto à disponibilidade de recursos para a comunidade de frugívoros.

Nas plantas anemocóricas, a ausência de folhas da maior parte das árvores facilitando o transporte dos propágulos poderia ser um fator que teria levado a dispersão ocorrer na época seca (Foster 1982). Mas na Ilha do Mel esta relação parece não existir pois a queda de folhas ocorre em dezembro-janeiro (Capítulo 2) após o pico da dispersão em setembro e correlações entre estas fenofases são fracas ou não significativas (FNI: $r_s = -0,07$, $p = 0,75$; FI: $r_s = 0,49$, $p = 0,01$). Neste caso a chuva de sementes pode estar relacionada com fatores como a presença de ventos (Rathcke & Lacey 1985) ou à menor umidade do ar necessária para a maturação dos frutos (Janzen 1967). Sendo dispersas no final da época seca as sementes ficariam menos tempo no solo antes de germinar no período chuvoso, diminuindo a mortalidade (Rathcke & Lacey 1985). Mas na Ilha do Mel a emergência das espécies anemocóricas (na maioria lianas) ocorreu durante todo o ano, o que demonstra que a época de dispersão não controla o período de germinação destas espécies.

Embora as variações temporais dos processos envolvidos na regeneração de plantas sejam freqüentemente subestimadas, e em muitos casos definidas como resultado de eventos estocásticos, têm efeitos importantes na ocupação dos microsítios das florestas (Ribbens *et al.* 1994). Os resultados encontrados na Ilha do Mel indicam a complexidade temporal destes processos, o que parece contrastar com a relativa baixa diversidade florística das Florestas de Restinga, quando comparadas às demais formações do domínio Atlântico. Provavelmente, a total dependência dos nutrientes provenientes da serapilheira e a sensibilidade de muitas espécies, mesmo a pequenas variações intranuais de umidade do solo, sejam fatores importantes na definição dos ritmos deste tipo de vegetação.

Referências bibliográficas

- ARAUJO, D. S. D. 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: SEELIGER, U. (org.). **Coastal plant communities of Latin America**. Academic Press. New York. pp:337-381.
- BRITEZ, R. M. 1994. Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação de Mestrado**. (Ciências do Solo). UFPR. Curitiba. 240p.
- BRITEZ, R. M.; SANTOS-FILHO, A.; REISSMANN, C. B.; SILVA, S. M. ATHAYDE, S. F.; LIMA, R. X. & QUADROS, R. M. B. 1997. Nutrientes do solo de duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**. 21:625-634.
- DILLENBURG, L. R. WAECHTER, J. L. & PORTO, M. L. 1992. Species composition and structure of a sandy plain forest in northern Rio Grande do Sul. In: SEELIGER, U. (org.). **Coastal plant communities of Latin America**. Academic Press. New York. pp:349-366.
- FIGUEIREDO, J. C. 1954. Contribuição à geografia da Ilha do Mel (Litoral do Paraná). **Tese de doutorado**. (Geografia). UFPR. Curitiba. 180p.
- FOSTER, R. B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: LEIGH 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. pp:151-172.
- FOSTER, S. A. & JANSON, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology**. 66(3):773-780.

- FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. & OPLER, P. A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**. **62**:881-913.
- GARWOOD, N. 1982. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest. In: LEIGH 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. pp:173-185.
- GARWOOD, N. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. **Ecological Monographs**. **53**(2):159-181.
- GAUTIER-HION, A. 1990. Interaction among fruit and vertebrate fruit-eaters in an african tropical rain forest. In: BAWA, K. S. & HADLEY, M. (eds.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. UNESCO / Parthenon Publishing. Paris. pp:219-230.
- GONZÁLEZ-ASTORGA, J. & NÚÑEZ-FARFÁN, J. 2000. Variable demography in relation to germination time in the annual plant *Tagetes micrantha* Cav. (Asteraceae). **Plant Ecology**. **151**:253-259.
- 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. 892p.
- HERRERA, C. M. 1998. Long-term dynamics of mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-years study. **Ecological Monographs**. **68**(4):511-538.
- HOWE, H. F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: where does "the paradigm" stand? **Vegetatio**. **107/108**:3-13.

- IAPAR 1978. **Cartas climáticas básicas do Paraná**. Instituto Agrônômico do Paraná. 41p.
- JANZEN, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. **Evolution**. **21**: 620-37.
- JOLY, C. A.; LEITÃO-FILHO, H. F. & SILVA, S. M. 1991. O patrimônio florístico. In: **Mata Atlântica**. Editora Index. Rio de Janeiro. pp:95-125.
- LEITÃO-FILHO, H. F. 1993. **Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão**. Editora da UNESP / Editora da UNICAMP. São Paulo. 184p.
- LONGMAN, K. A. & JENÍK, J. 1987. **Tropical forest and its environment**. Longman Scient. & Tech. New York. 347p.
- MENEZES-SILVA, S. 1998. As formações vegetais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá-PR, principais características florísticas e estruturais. **Tese de doutorado** (Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 262p.
- MIKICH, S. B. & SILVA, S. M. 2001. Composição florística das espécies zoocóricas de remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual no Centro-Oeste do Paraná, Brasil. **Acta botanica brasílica**. **15**(1):89-113.
- MOLOFSKY, J. & AUGSPURGER, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology**. **73**(1):68-77.
- MORELLATO, L. P. C. & HADDAD, C. F. B. 2000. Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**. **32**(4b):786-792.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**. **403**:853-858.

- 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.
- NJOKU, E. 1964. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. II. Observations on seedlings. **Journal of Ecology**. **52**:19-26.
- OKALI, D. U. U. & ONYEACHUSIM. 1991. The ground flora and rain forest regeneration at Omo Reserve, Nigeria. In: GÓMEZ-POMPA, A.; WHITMORE, T. C. & HADLEY, M. (eds.). **Rain forest regeneration and management**. UNESCO / Parthenon Publishing. Paris. pp:273-283.
- PENHALBER, E. F. & MANTOVANI, W. 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. **Revista brasileira de Botânica**. **20**(2):205-220.
- POORTER, L. & HAYASHIDA-OLIVER, Y. 2000. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. **Journal of Tropical Ecology**. **16**:481-498.
- PRIMACK, R. B. 1990. Regeneration - Commentary. In: BAWA, K. S. & HADLEY, M. (eds.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. UNESCO / Parthenon Publishing. Paris. pp:285-289.
- RATHCKE, B. & LACEY, E. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematic**. **16**:179-214.
- REES, M. 1994. Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. **American Naturalist**. **144**(1):43-64.

- 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.; COIMBRA-FILHO, A. F. & HOUAISS, A. 1991. **Ecossistemas brasileiros**. Editora Index. Rio de Janeiro. 157p.
- 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.
- SILVA, S. M.; BRITEZ, R. M.; SOUZA, W. S. & JOLY, C. A. 1993. Fitossociologia do componente arbóreo da Floresta de Restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. In: ACIESP (org.). **III Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira**. Anais. pp:33-48.
- SNOW, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting season in tropical forest. **Oikos**. **15**:274-281.
- SMYTHE, N. 1970. Relationship between fruitin seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. **American Naturalist**. **104**:25-35.
- SWAINE, M. D. 1996. **The ecology of tropical forest tree seedlings**. UNESCO / Parthenon Publishing. Paris. 340p.
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal - commentary. In: BAWA, K. S. & HADLEY, M. (eds.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. UNESCO / Parthenon Publishing. Paris. pp:181-190.
- VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W. & WRIGHT, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptative significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of Ecology and Systematic**. **24**:353-377.

- VÁZQUES-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1990. Seed dormancy in the tropical rain forest. In: BAWA, K. S. & HADLEY, M. (eds.). **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris. UNESCO / Parthenon Publishing. pp:247-259.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. **Oikos**. **44**:465-477.
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall. New Jersey. 663p.

CAPÍTULO 4

**Chuva de sementes, recrutamento de plantas e a dinâmica da
regeneração de Florestas de Restinga no sul do Brasil**

Resumo: As Florestas de Restinga constituem diferentes tipos florestais distribuídos na planície litorânea de grande parte da costa brasileira. Para avaliar a dinâmica da regeneração existente entre elas, os compartimentos formados pelas comunidades de sementes, plântulas e jovens de dois tipos florestais (FNI: Floresta não inundável e FI: Floresta inundável) foram avaliados na Ilha do Mel. A incorporação de indivíduos nas duas florestas dependeu, principalmente, da entrada de propágulos (via chuva de sementes) de espécies autóctones (FNI=75%, FI=84% das espécies). Houve dramática redução na densidade de indivíduos (>98%) na passagem das plantas do estágio de semente a adulto, acompanhada por diminuição na similaridade entre compartimentos (índice de similaridade de Sørensen variando de ca. 80% para ca. 58%) e aumento da diversidade (índice de diversidade de Shannon variando na FNI de 0,39 a 1,19 e na FI de 0,91 a 1,31) nas duas florestas. Isto deveu-se, basicamente, a uma redução mais drástica nas densidades das espécies comuns e manutenção das raras entre os compartimentos. Plantas de diferentes estádios, em geral, não se relacionaram em termos de densidade e distribuição espacial (na maioria dos casos correlações não significativas) sugerindo a independência das fases no processo de regeneração. As semelhanças entre as florestas em termos de densidade média e índice de diversidade de Shannon são mantidas até o estágio de jovem, quando a FNI torna-se mais densa e menos diversa que a FI e a similaridade florística entre elas diminui. Isto é explicado pelas diferenças apresentadas pelas espécies quanto à limitação à dispersão, à emergência e ao estabelecimento, conduzindo a processos distintos de recrutamento nas duas florestas. Os resultados mostram que as Florestas de Restinga são sistemas com

modelos de regeneração relacionados, porém particularmente direcionados, em função das diferenças que as espécies vegetais apresentam em relação ao sucesso no estabelecimento dos indivíduos. É provável que as relações destas florestas com os demais tipos vegetacionais adjacentes a elas estabelecem um modelo sucessional ao longo da planície litorânea.

Abstract (Seed rain, plant recruitment, and the regeneration dynamic of Sandy Coastal Forests in Southern Brazil): Sandy Coastal Forests are distributed most of the Brazilian coastal regions and comprise variety of forest types. The dynamics of two forest types (Flooded and Unflooded) were studied on the *Ilha do Mel* Island, specifically comparing seed, seedling and sapling communities in each forest. New individual plants are incorporated in forests mainly from seed rain of autochthonous species (Unflooded Forest=75% and Flooded forest=84% of species). During the growth of the plants (from seed to adult stages) in both of these forests, declines in plant density (>98%) and floristic similarity (Sorensen's Similarity Index from ~80% to ~58%) occur, associated with an increase on diversity (Shannon's diversity index from 0,39 to 1,19 in the Unflooded, and 0,91 to 1,31 in the Flooded Forest). This was due to a strong reduction in density of the common species density. Plants are uncoupled in their density and spatial distribution (uncorrelated) among stages, suggesting independence of the stages during the regeneration process. Through the sapling stages, the Flooded and Unflooded forests are very similar (density and Shannon's diversity index) after which the Unflooded Forest was more densely populated and less diverse than the Flooded Forest, with consequent reduction in their floristic similarity. Dispersal limitation, emergence

limitation, and establishment limitation are very different in the Flooded and Unflooded Forest species and this difference probably defines particular recruitment patterns. Sandy Coastal Forests are systems with a connected but singular regeneration pattern due to differences on establishment success of plant species. Probably the relationship between these forests and other vegetation types defines a successional pattern along the Coastal Plain.

Key words: recruitment limitation, seed limitation, seed dispersal, Atlantic Rain Forest, "Restinga"

Introdução

Dentro do bioma da Floresta Atlântica que ocorre em toda a costa oriental brasileira, as Restingas são caracterizadas como ecossistemas que distribuem-se sobre a planície costeira quaternária, em solos arenosos de origem marinha e constituídas por uma vegetação bastante heterogênea (Suguio & Tessler 1984, Lima & Capobianco 1997). Nos litorais sul e sudeste do Brasil o mosaico vegetacional compreendido pelas Restingas é representado por formações herbáceas, arbustivas e florestais que diferem basicamente em função da proximidade do mar e das características do substrato (Araujo 1992, Menezes-Silva 1998).

No caso das Florestas de Restinga, o grau e a frequência da saturação hídrica do solo pela elevação do lençol freático, definem condições distintas nas comunidades vegetais, que constituem um gradiente ao longo da planície litorânea. Estas situações diferenciadas no solo das florestas determinam a

ocorrência das espécies e imprimem diferenças florísticas e estruturais entre as comunidades, que muitas vezes apresentam um conjunto de espécies em comum (Menezes-Silva 1998). Estando localizados relativamente próximos entre si, estes tipos florestais estão sujeitos aos mesmos condicionantes climáticos e edáficos e o funcionamento das comunidades transcorre de maneira semelhante (Capítulos 2 e 3). No entanto, se as florestas apresentam diferenças florísticas, é provável que alguma etapa do processo de regeneração deva ser diferenciado, de forma que haja limitação à ocorrência de determinadas espécies e facilitação de outras. Apesar de importantes para o entendimento da dinâmica das Florestas de Restinga, os processos envolvidos na regeneração natural destas florestas são ainda pouco conhecidos (Sá 1996, Gonçalves & Sá 1998).

A manutenção das comunidades florestais tropicais depende de sucessivos eventos de morte e reposição de indivíduos das populações vegetais (Harper 1977, Watkinson 1997). Tanto em decorrência da renovação natural das populações quanto após algum distúrbio, a regeneração das florestas depende principalmente do recrutamento de indivíduos a partir da chuva de sementes recentemente dispersas (Young *et al.* 1987, Putz & Appanah 1987, Alvarez-Buylla & Garcia-Barrios 1991) ou daquelas presentes em um banco no solo (Dalling & Denslow 1998). Em outras situações, há evidências de que a persistência de indivíduos através de rebrota possa também ser importante para a regeneração (Negrelle 1995, Bond & Midgley 2001, Cirne & Scarano 2001). A maioria dos trabalhos descreve a fonte de propágulos após algum distúrbio na vegetação, porém a regeneração natural de florestas pouco perturbadas não tem sido explorada.

Uma das consequências da dispersão da semente é a ocupação de microsítios estáveis e disponíveis para a germinação e estabelecimento da plântula (Wenny & Levey 1998). Nestes locais, uma série de processos influenciados por diferentes fatores, envolvendo estádios sequencialmente conectados, conduzem ou não ao recrutamento de indivíduos (Herrera *et al.* 1994). Porém as condições que favorecem um estágio particular do ciclo de vida da planta nem sempre serão as mesmas nos estádios posteriores (Schupp & Fuentes 1995, Jordano & Herrera 1995), além de que, os sítios disponíveis para regeneração variam espacial e temporalmente (Eriksson & Ehrlén 1992). A complexidade destes fatores juntamente com a dificuldade de diferenciar espécies vegetais nos primeiros estádios do ciclo de vida tornam os estudos dos processos envolvidos na regeneração, principalmente abordando comunidades vegetais, bastante escassos.

Os padrões espaço-temporais de distribuição de sementes, plântulas e jovens refletem na dinâmica da floresta (Houle 1994). As espécies vegetais apresentam uma variedade de estratégias de regeneração que, em última instância, possibilitam a coexistência no ambiente (Grubb 1977, Hubbell & Foster 1987, Wright 2002). À medida que espécies abundantes falham na ocupação dos sítios disponíveis para a regeneração, espécies menos frequentes passam a ocupá-los. Desta forma, a limitação ao recrutamento de algumas espécies representa o sucesso no estabelecimento de outras, exercendo efeitos dramáticos na composição e abundância das comunidades de plantas (Eriksson & Ehrlén 1992, Ribbens *et al.* 1994). Embora tratada principalmente de forma teórica (Hurt & Pacala 1995, Nathan & Muller-Landau 2000) a aplicação prática deste conceito

através da quantificação da limitação ao recrutamento pode facilitar o entendimento da coexistência de espécies e dos processos de sucessão em comunidades vegetais.

No presente trabalho estudaram-se as comunidades de sementes, plântulas e jovens, aqui definidos como compartimentos distintos, de duas Florestas de Restinga da Planície Litorânea da Ilha do Mel: Floresta não inundável e Floresta inundável. O objetivo é explorar duas principais idéias. A primeira busca entender de que maneira espécies vegetais são incorporadas nas comunidades de plantas das duas florestas e como as populações se mantêm nos compartimentos. Para isso verificou-se o papel da chuva de sementes na regeneração das duas florestas, avaliou-se, nos compartimentos, a distribuição das espécies raras e comuns (de acordo com densidade e frequência) e as relações quantitativas (densidade) e qualitativas (similaridade florística) existentes entre eles. A segunda verifica se Florestas de Restinga, sistemas florística e estruturalmente distintos, são diferenciadas durante o processo de regeneração e, se isto ocorrer, avaliar em qual das etapas se dá esta diferenciação. Para isso foram comparados os compartimentos de regeneração das duas florestas em termos estruturais (densidade) e florísticos (similaridade e diversidade) e avaliou-se a regeneração das principais espécies (mais abundantes) nas duas florestas.

Área de estudo

Localizada ao sul do Brasil, no município de Paranaguá, litoral do Estado do Paraná, a Ilha do Mel ($25^{\circ}29'25''34'32''\text{S}$ e $48^{\circ}17'15''48^{\circ}23'16''\text{W}$) possui área aproximada de 2760ha (Figueiredo 1954), a maior parte da qual consta de

planície litorânea com vários tipos florestais. Entre essas florestas destacam-se dois tipos bastante representativos na região, que diferem basicamente pela posição relativa nos cordões litorâneos, o que influencia na disponibilidade de água no solo. A primeira, denominada Floresta não inundável, ocorre nas partes altas dos cordões litorâneos, em locais melhor drenados e a segunda, a Floresta inundável, acompanha as depressões entre os mesmos, onde há afloramento periódico do lençol freático. Estas diferenças topográficas do terreno implicam em estrutura e florística distintas na vegetação. A Floresta não inundável é baixa (altura do estrato superior em torno de 8-10m), tem menor diversidade florística e um sub-bosque com maior penetração de luz. A Floresta inundável é mais alta (altura média de 15m), mais diversa floristicamente e com sub-bosque sombreado (Menezes-Silva 1998). Ambas estão próximas entre si (aproximadamente 700m) e situadas sobre solo Podzol distrófico A (Britez *et al.* 1997).

O clima da região de Paranaguá é do tipo Af de Köppen, tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas (Iapar 1978). Para os últimos 46 anos, a temperatura média para a região foi 21° C e a precipitação anual 2218mm, sendo o período de setembro a maio o mais quente e chuvoso e junho a agosto o mais frio e seco (Britez 1994).

Métodos

Em cada floresta, uma área de 3000m² foi previamente dividida em 30 parcelas contíguas de 10x10m onde os compartimentos formados pelas comunidades de sementes, plântulas e jovens foram estudados. Para a chuva de sementes, em cada local distribuíram-se 60 coletores de 0,5x0,5m (2 em cada

parcela), construídos com estrutura em PVC e tela de nylon (malha de 1mm) e localizados a 10cm do solo. Todo material dos coletores foi recolhido mensalmente e levado ao laboratório onde foi seco em estufa a 60° e analisado em microscópio estereoscópico. Apenas os propágulos maduros e aparentemente íntegros das espécies de hábito terrestre foram considerados. O material foi determinado e as sementes quantificadas.

Nestas mesmas parcelas, 30 subparcelas de 2x2m (localizadas a aproximadamente 1,5m dos coletores) foram delimitadas e todos os jovens (indivíduos originados de semente e com altura ≤ 30 cm) foram coletados. Este compartimento representa principalmente plantas que permaneceram num banco no sub-bosque da floresta por meses ou anos, mas também incluiu aquelas que emergiram alguns meses antes da amostragem. Após esta coleta inicial, acompanhou-se mensalmente a emergência das plântulas (indivíduos originados de semente e com a primeira folha verdadeira atingindo 2/3 do tamanho final) nas subparcelas. Tanto os indivíduos jovens quanto as plântulas foram levados ao laboratório, herborizados, numerados e determinados.

As coletas mensais de sementes e plântulas foram conduzidas por dois anos, ao final dos quais o material de cada coletor e subparcela foi considerado em conjunto. As espécies coletadas foram quantificadas e diferenciadas, quanto à origem, em autóctones e alóctones, baseando-se na presença ou não de indivíduos adultos (indivíduos dos estratos superior com $PAP \geq 15$ cm e intermediário com $PAP \leq 15$ cm e Perímetro da base ≥ 10 cm) nas áreas, de acordo com o levantamento de Menezes-Silva (1998).

Análise dos dados

Estrutura dos compartimentos e das florestas: Para as espécies coletadas em cada estágio (sementes, plântulas e jovens) calcularam-se as densidades e freqüências absolutas, as quais foram categorizadas e testadas por um teste Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999) a fim de se verificar a contribuição de espécies raras e comuns na estrutura dos compartimentos das florestas. A comparação das distribuições em classes de densidade e freqüência entre os compartimentos foi feita por teste qui-quadrado (Zar 1999). O índice de diversidade de Shannon (H'), a equabilidade (J) e a densidade média (Pielou 1975) foram calculados e utilizados como descritores das florestas, sendo que as diferenças de H' e densidades médias foram asseguradas por teste t (Zar 1999). Calcularam-se as similaridades florísticas entre florestas e entre compartimentos pelo coeficiente de Sørensen (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). A relação quantitativa entre os compartimentos foi testada por correlações de Spearman (Zar 1999) utilizando-se número de indivíduos (sementes, plântulas e jovens) em cada parcela.

Avaliação das espécies mais representativas: As espécies arbustivo/arbóreas mais representativas de cada estágio (mínimo de 60 sementes ou 30 plântulas, jovens ou adultos presentes) foram utilizadas para ilustrar a passagem de um compartimento ao outro e a dinâmica da regeneração nas duas florestas. Para estas foram comparadas as relações de densidade entre os estádios através de correlações de Spearman (Zar 1999), utilizando-se número de indivíduos por parcela.

Para avaliar o quanto cada espécie falha na ocupação dos sítios disponíveis para a regeneração, calculou-se a limitação ao recrutamento (LR),

numa adaptação ao método proposto por Nathan & Müller-Landau (2000), da seguinte maneira:

$$LR = \frac{\text{Nº de sítios (parcelas) onde a espécie não ocorreu}}{\text{Nº total de sítios (parcelas)}}$$

A LR foi decomposta em limitação à dispersão (LD), limitação à emergência (LEM) e limitação ao estabelecimento (LES), considerando-se, respectivamente as sementes, plântulas e jovens de cada espécie. Esta avaliação parte da premissa de que os fatores que limitam a distribuição de sementes, plântulas e jovens não são necessariamente os mesmos (ver Schupp 1995) e portanto não considera a influência relativa do estágio anterior na distribuição de um dado estágio. Por exemplo, a limitação à emergência de *x* é a proporção de parcelas totais (30) onde plântulas da espécie *x* não ocorreram (e não a proporção das parcelas onde as sementes da espécie *x* foram distribuídas e que as plântulas da espécie *x* não ocorreram).

Resultados

Foram coletadas 50722 sementes, 10782 plântulas e 5179 jovens, distribuídos em um total de 128 espécies (Tabela 1) na Floresta não inundável (FNI) e Floresta inundável (FI). A maior parte das espécies eram árvores (52%) e lianas (23%) de dispersão zoocórica (66%) e anemocórica (27%).

Tabela 1. Número de indivíduos e espécies (de acordo com seus atributos) coletados em diferentes estádios na Floresta não inundada (FNI) e Floresta inundada (FI) da Ilha do Mel. Modos de dispersão (MD): Zo=zoocoria, An=Anemocoria, O=outros (autocoria e não determinado). Formas de vida (FV): Av=árvore, Li=liana, O=outros (erva, arbusto e não determinado). ¹ conforme Capítulo 1, ² dados de Menezes-Silva (1998).

Estádio	Local	n° indivíduos	n° espécies										Espécies com maior densidade
			MD ¹						FV ¹				
			Zo	An	O	Av	Li	O	alóctone			total	
Sementes	FNI	27696	37	12	0	30	13	6	12	49	Ilex pseudobuxus, Myrcia multiflora, Tapirira guianensis, Ternstroemia brasiliensis, Ocotea pulchella		
	FI	23026	50	17	1	43	15	10	11	68	Ficus gommeleira, Didymopanax angustissimum, T. guianensis, Faramea marginata, O. pulchella		
Plântulas	FNI	2910	32	4	8	25	4	15	7	44	O. pulchella, I. pseudobuxus, T. guianensis, M. multiflora, Erythroxylum amplifolium		
	FI	7872	45	10	10	35	11	10	6	65	T. guianensis, O. pulchella, Calophyllum brasiliense, F. marginata, Spigelia dusenii		
Jovens	FNI	3352	37	8	1	29	5	12	6	46	O. pulchella, M. multiflora, E. amplifolium, Guapira opposita, Poaceae sp		
	FI	1827	42	6	7	34	9	12	8	55	O. pulchella, Eugenia sulcata, F. marginata, T. guianensis, C. brasiliense		
Adultos ²	FNI	1819	33	0	0	31	-	2	-	33	O. pulchella, I. pseudobuxus, E. amplifolium, Rapanea venosa, T. brasiliensis		
	FI	1124	58	2	0	58	-	2	-	60	F. marginata, Rudgea villiflora, Geonoma schottiana, M. racemosa, Guarea macrophylla		

Do total de espécies amostradas, a porcentagem de alóctones diferiu entre as florestas para a comunidade de sementes (FNI=25%; FI=16%), plântulas (FNI=16%; FI=9%) e jovens (FNI=13%; FI=15%).

Tanto na FNI quanto na FI, as distribuições em classes mostraram um predomínio de espécies de baixa densidade ($D \geq 14,6$; $p > 0,05$) e frequência ($D \geq 25,4$; $p > 0,05$) em todos os compartimentos considerados (Figura 1). Entre os estádios, as distribuições em classes de densidade foram distintas (FNI: $\chi^2=35,6$; FI: $\chi^2=45,1$, ambos $p < 0,001$, GL=8) com predomínio de espécies de maior densidade nas sementes. As distribuições em classes de frequência foram iguais para todos os estádios (FNI: $\chi^2=2,5$; FI: $\chi^2=7,5$, ambos $p > 0,05$, GL=8).

Relações entre os compartimentos: Na passagem de um estádio ao outro houve drástica mudança na densidade de indivíduos nas duas florestas. Houve redução na densidade de indivíduos entre sementes e plântulas (FNI=99% e FI=95%) e entre jovens e adultos (FNI=98% e FI=99%), enquanto entre plântulas e jovens a densidade aumentou (FNI=13% e FI=34%). Houve correlação somente entre número de plântulas e jovens por parcela, nas duas florestas (FNI: $r_s=0,57$, FI: $r_s=0,65$). Paralelo a isso, a similaridade florística também variou, sendo maiores as semelhanças entre plântulas e jovens (FNI: S=91%, FI: S=68%), seguida de sementes e plântulas (FNI: S=80%, FI: S=76%) e jovens e adultos (FNI: S=61%, FI: S=55%). Os compartimentos formados por sementes e adultos das duas florestas também se apresentaram bem semelhantes (ambas S=63%, para espécies arbustivo-arbóreas).

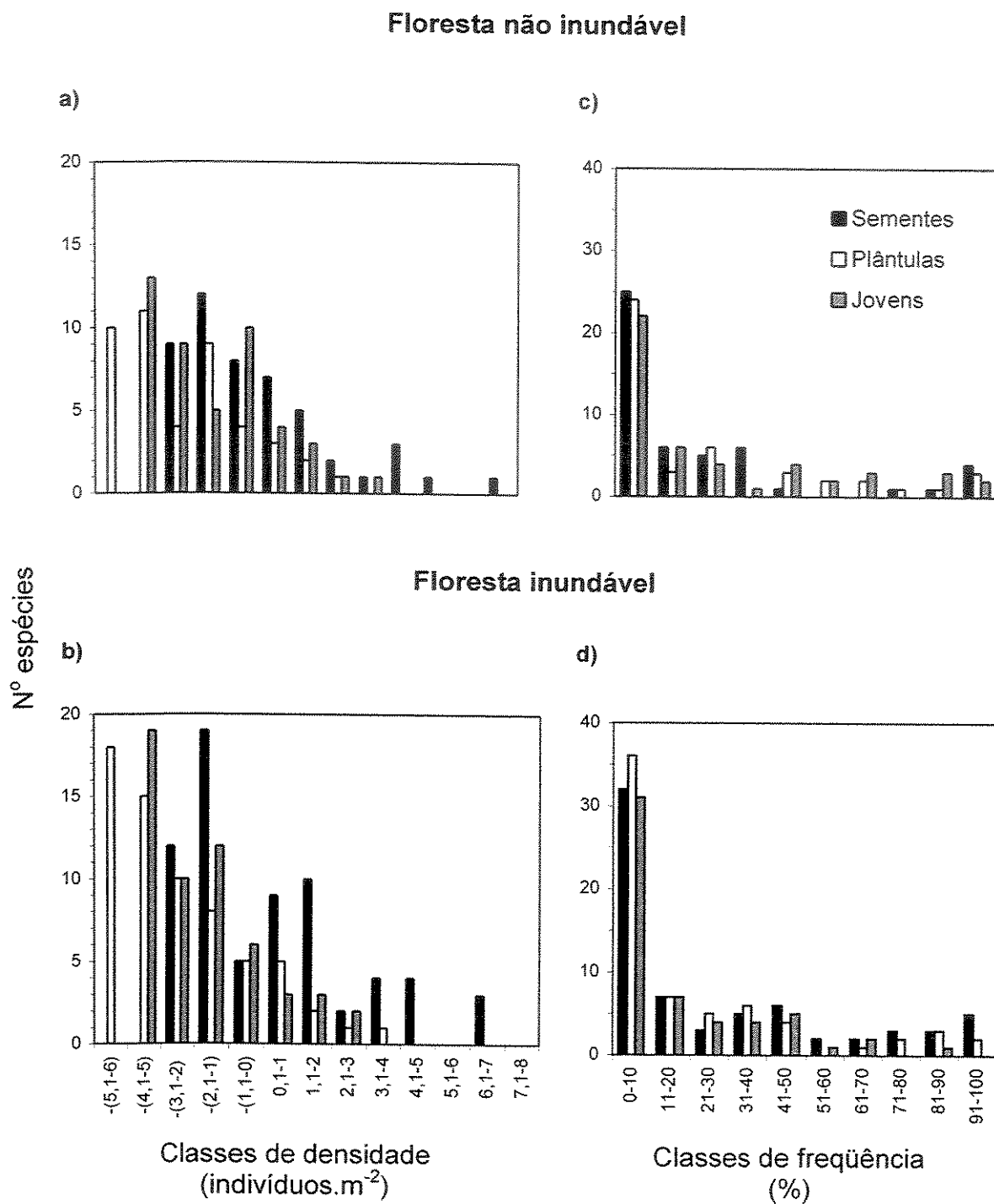


Figura 1. Distribuição em classes de densidade (a e b) e frequência (c e d) nos três compartimentos estudados nas Florestas da Ilha do Mel. a e b: sementes e plântulas = $\log [\text{densidade} \cdot \text{ano}^{-1} + 1]$; jovens = $\log [\text{densidade} + 1]$.

Comparação entre florestas: As duas florestas não diferiram em densidade nos compartimentos formados por sementes e plântulas, mas nos jovens (e adultos) a FNI era mais densa. O H' (acompanhado pelo J) da FI foi sempre superior à FNI, no entanto nas plântulas esta diferença se inverteu. As duas florestas guardaram alta similaridade florística entre os compartimentos, sendo o valor de S maior nas sementes, diminuindo nos estádios posteriores (Tabela 2).

Regeneração das principais espécies: A alta densidade de uma determinada espécie na chuva de sementes nem sempre representou um grande número também nos demais estádios, o que foi demonstrado pela ausência de relação na maioria das 26 espécies consideradas (Tabela 3). As correlações positivas e significativas entre plântulas e jovens ($0,37 \leq r_s \leq 0,77$) foram mais fortes e freqüentes do que entre sementes e plântulas ($0,37 \leq r_s \leq 0,69$). Poucas espécies (*R. intermedia*, *M. multiflora*, *O. pulchella*, *T. guianensis*) apresentaram a mesma tendência, ou seja, apresentaram correlações significativas e em uma mesma direção na FNI e FI (Tabela 3).

Tanto na FNI quanto na FI a maioria das espécies foi limitada à dispersão (92% e 100% das espécies, respectivamente), emergência (88% e 92%) e estabelecimento (ambas 100% das espécies), mas em intensidades distintas (Figura 3). A limitação ao recrutamento é uma função negativa da densidade de plantas adultas (Figura 4) nas espécies da FNI ($r^2=0,64$, $F=42,5$, $p=0,0001$) e na FI ($r^2=0,26$, $F=8,6$, $p=0,007$). Espécies como *Guapira opposita*, *Ternstroemia brasiliensis*, *Erythroxylum amplifolium*, *Ilex pseudobuxus* e *Myrcia multiflora*, típicas da FNI (e em menor densidade do compartimento adulto da FI) têm o recrutamento limitado na FI. O mesmo com relação à *Faramea marginata*,

Tabela 2. Densidade (indivíduos.m⁻²), índice de diversidade de Shannon (H'), eqüabilidade (J) e similaridade florística de Sørensen (S) nos compartimentos estudados da Floresta não inundável (FNI) e Floresta inundável (FI) da Ilha do Mel, comparativamente aos dados dos indivíduos adultos amostrados por Menezes-Silva (1998). * somente indivíduos arbustivo/arbóreos. n.s.=não significativo.

Estádio		FNI	FI	t
Sementes	densidade média (± s.e.)	1846,6 (± 463)	1535,0 (± 376)	1,22; n.s.
	H'	0,39	0,91	98,92; p<0,05
	J	0,10	0,21	
	S (%)	75 (*78)		
Plântulas	densidade média (± s.e.)	24,25 (± 3,2)	69,77 (± 14,7)	1,57; n.s.
	H'	0,89	0,70	12,95; p<0,05
	J	0,23	0,16	
	S (%)	60 (*72)		
Jovens	densidade média (± s.e.)	28,11 (± 2,7)	15,22 (± 2,7)	3,73; p<0,001
	H'	0,90	1,12	5,98; p<0,05
	J	0,23	0,28	
	S (%)	61 (*69)		
Adultos*	densidade absoluta	0,61	0,37	--
	H'	1,19	1,31	3,44; p<0,05
	J	0,34	0,32	
	S (%)	(*52)		

Tabela 3. Correlações de Spearman (r_s) entre o número de indivíduos por parcela em cada estágio, para as espécies arbustivo/arbóreas mais representativas da Floresta não inundável (FNI) e Floresta inundável (FI) da Ilha do Mel. Todas correlações são significativas para $p < 0,05$, exceto (-) = correlações não significativas e (-) = variáveis não testadas devido à ausência de indivíduos em algum estágio. N = 30.

Espécie	Sementes x Plântulas		Plântulas x Jovens	
	FNI	FI	FNI	FI
<i>Guapira opposita</i>			0,62	
<i>Ternstroemia brasiliensis</i>				-
<i>Erythroxylum amplifolium</i>			0,66	
<i>Blepharocalix salicifolius</i>				-
<i>Rapanea venosa</i>				0,43
<i>Ilex pseudobuxus</i>	0,39		0,76	
<i>Ilex theezans</i>	-	-	-	-
<i>Rapanea intermedia</i>			0,38	0,37
<i>Clusia criuva</i>				
<i>Calophyllum brasiliense</i>	-	0,37	-	
<i>Myrcia multiflora</i>			0,55	0,40
<i>Ocotea pulchella</i>			0,67	0,49
<i>Psidium cattleianum</i>	-	-	-	-
<i>Pera glabrata</i>	-	-	-	-
<i>Tapirira guianensis</i>	0,69	0,52		0,45
<i>Eugenia sulcata</i>	-	0,51		
<i>Gomidesia schaueriana</i>			0,54	
<i>Myrcia racemosa</i>				
<i>Geonoma schottiana</i>	-			
<i>Rudgea villiflora</i>			0,77	
<i>Ficus gommeleira</i>	-	-	-	-
<i>Didymopanax angustissimum</i>			-	
<i>Guarea macrophylla</i>	-	-	-	-
<i>Faramea marginata</i>				0,68
<i>Marlierea reitzii</i>	-	-	-	0,56
<i>Alchornea triplinervia</i>	-		-	-

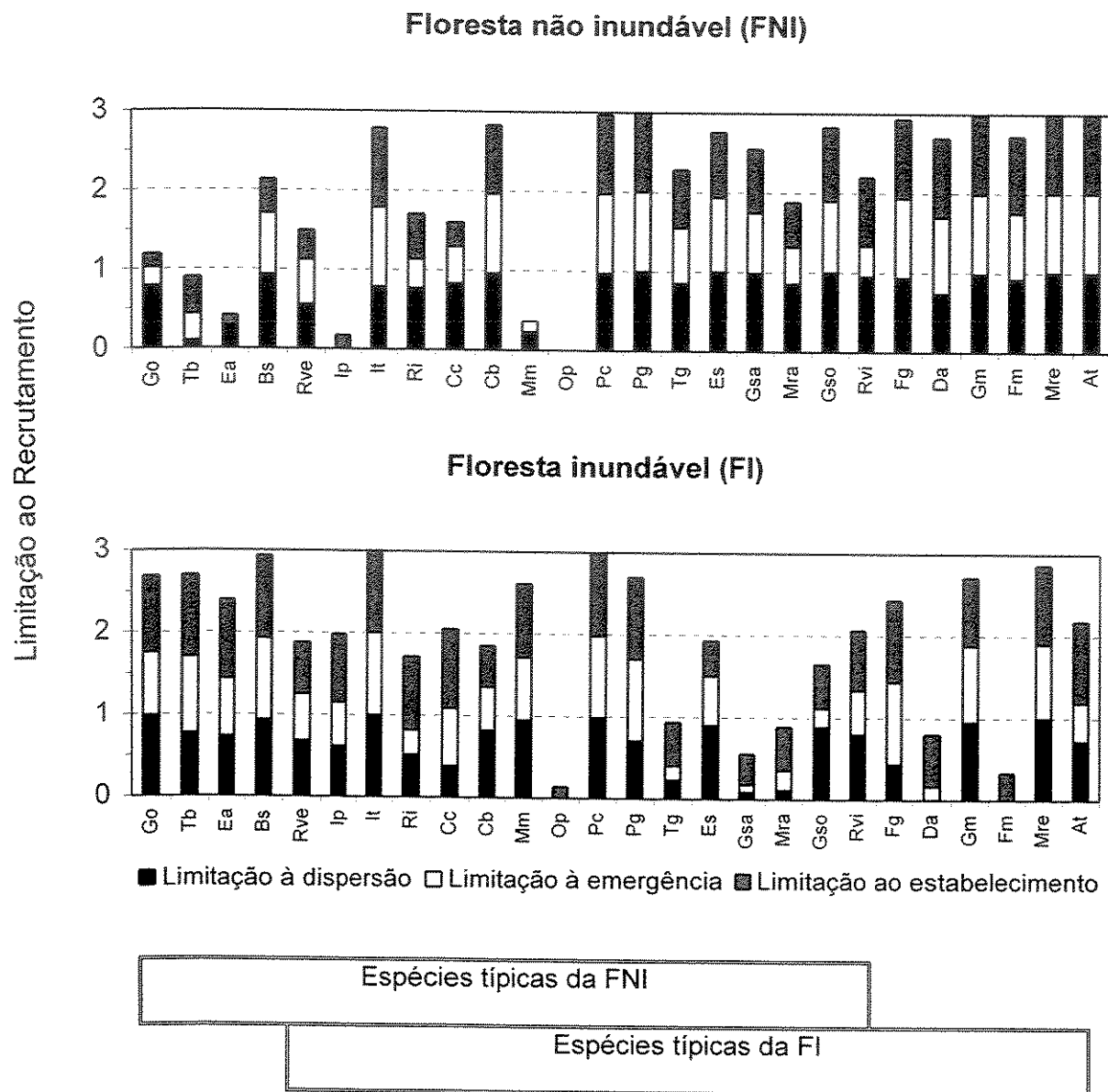


Figura 3. Limitação ao recrutamento total (limitação à dispersão + limitação à emergência + limitação ao estabelecimento) das espécies arbustivo/arbóreas mais representativas de cada compartimento das Florestas de Restinga da Ilha do Mel. Note que o valor da LR varia de 0 a 3, ou seja, quanto mais próximo de zero, maiores são as chances da espécie regenerar na área. Espécies típicas de cada floresta, baseado na densidade de indivíduos adultos: Go = *Guapira opposita*, Tb = *Ternstroemia brasiliensis*, Ea = *Erythroxylum amplifolium*, Bs = *Blepharocalyx salicifolius*, Rve = *Rapanea venosa*, Ip = *Ilex pseudobuxus*, It = *Ilex theezans*, Ri = *Rapanea intermedia*, Cc = *Clusia criuva*, Cb = *Calophyllum brasiliense*, Mm = *Myrcia multiflora*, Op = *Ocotea pulchella*, Pc = *Psidium cattleyanum*, Pg = *Pera glabrata*, Tg = *Tapirira guianensis*, Es = *Eugenia sulcata*, Gsa = *Gomidesia schaueriana*, Mr = *Myrcia racemosa*, Gso = *Geonoma schottiana*, Rvi = *Rudgea villiflora*, Fg = *Ficus gommeleira*, Da = *Didymopanax angustissimum*, Gm = *Guarea macrophylla*, Fm = *Fareamea marginata*, Mre = *Marlierea reitzii*, At = *Alchornea triplinervia*.

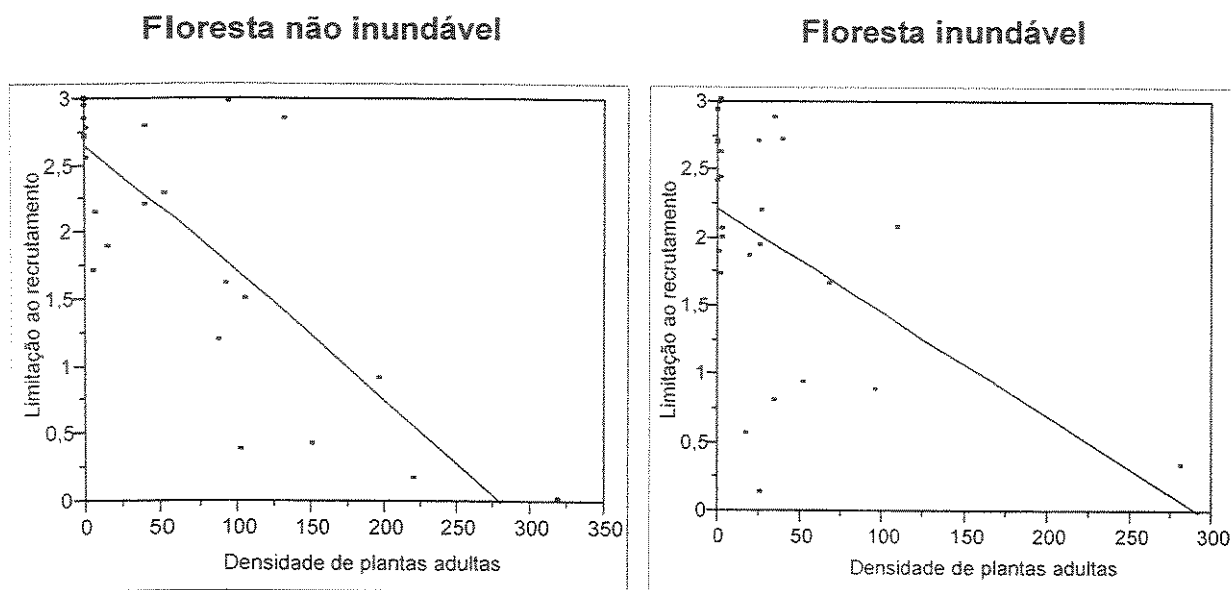


Figura 4. Valores da limitação ao recrutamento (LR) em função da densidade de plantas adultas (DA) das espécies arbustivo/arbóreas mais representativas da Floresta não inundável ($LR = 2,6616 - 0,00947 DA$) e Floresta inundável ($LR = 2,2175 - 0,00757 DA$) da Ilha do Mel.

Gomidesia schaueriana, *Myrcia racemosa* e *Didymopanax angustissimum*, que são comuns na FI e limitadas na FNI. Outras espécies (*Pera glabrata*, *Psidium cattleianum*, *Ficus gommeleira* e *Ilex theezans*) não estão regenerando nas duas florestas, apesar da presença na chuva de sementes (e compartimento adulto). *Ocotea pulchella* destaca-se como espécie amplamente distribuída nas duas florestas (Figura 3).

Discussão

A entrada de propágulos via chuva de sementes e o recrutamento de indivíduos a partir deste estágio são uma importante forma de manutenção das populações das Florestas de Restinga da Ilha do Mel. As semelhanças florísticas (valores de S entre 55% e 91%) entre as comunidades de sementes, plântulas e jovens e os adultos previamente estudados (Menezes-Silva 1998) na Floresta não inundável (FNI) e Floresta inundável (FI), sugerem tal dependência.

Em locais com pouca perturbação, como é o caso das florestas da Ilha do Mel, a chuva de sementes normalmente sobrepõe as demais formas de incorporação de indivíduos na comunidade (Young *et al.* 1987, Kollmann & Pirl 1995). Além disso, o predomínio de espécies arbóreas e zoocóricas em todos os estádios, em detrimento das demais formas de vida e modos de dispersão, denotam a predominância de espécies dos estádios finais da sucessão nas florestas da Ilha do Mel, uma vez que lianas e dispersão pelo vento passam a ser mais frequentes em espécies pioneiras de florestas com algum grau de perturbação (Penhalber & Mantovani 1997, Grombone-Guaratini 1999).

Mesmo sendo constituída basicamente por propágulos provenientes de dispersão a curta distância (Burrows 1994) a chuva de sementes e a comunidade de plântulas podem ser significativamente influenciadas por espécies imigrantes (Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Na Ilha do Mel todos os estádios da regeneração são constituídos primariamente por espécies autóctones, mas a presença de alóctones, compondo até $\frac{1}{4}$ de alguns compartimentos da regeneração, garante mudanças florísticas graduais nas florestas, através de uma lenta infiltração e estabelecimento de espécies aptas.

Os compartimentos da regeneração das florestas da Ilha do Mel são compostos principalmente por espécies com baixas densidades e frequências. Este padrão de distribuição, característico de comunidades tropicais, permitiria às espécies raras a ocupação de sítios não preenchidos pelas espécies comuns e contribuiria para a manutenção da diversidade da floresta (Hubbell & Foster 1987, Hurtt & Pacala 1995). As diferenças nas distribuições entre os estádios, com predomínio de espécies nas classes de densidades maiores nas sementes e redução nas posteriores, mostram que, na passagem de um compartimento para o outro, as espécies comuns tendem a sofrer uma redução mais drástica na densidade. Isto poderia ser resultado de um efeito maior da competição intraespecífica em detrimento de uma menor competição interespecífica, ou seja, uma maior mortalidade dependente de densidade nas populações das espécies comuns.

Plantas de cada estágio passam por filtros distintos os quais permitem o sucesso no estabelecimento de algumas espécies e limitam outras (Schupp 1995, Clark *et al.* 1998). Desta forma, a redução na densidade de indivíduos (>98%) entre a comunidade de sementes e jovens demonstra a alta mortalidade a qual os indivíduos estão sujeitos durante a regeneração, levando à diminuição (e às vezes supressão) das populações mais vulneráveis. Mas, acompanhando esta redução, cada comunidade tornou-se gradativamente mais diversa e homogênea (maiores H' e J) indicando uma atenuação dos efeitos da assimetria competitiva imposta pelas espécies dominantes.

Os processos particulares que operam em diferentes estádios de uma população são independentes uns dos outros e levam a uma discordância

espacial dos indivíduos, ou seja, nem sempre os locais preferenciais de ocorrência são os mesmos entre os estádios (Jordano & Herrera 1995). A ausência de correlação entre sementes e plântulas nas duas florestas da Ilha do Mel indica esta desconexão entre estes estádios. Um fator que provavelmente contribui para esta discordância é a dispersão secundária por formigas, que altera significativamente a distribuição espacial das sementes em Florestas de Restinga (Passos 2001). Já as relativamente fortes correspondências espaciais ($r_s \geq 0,57$) entre plântulas e jovens sugerem que nestes estádios as plantas tendem a ocupar os sítios de regeneração de forma semelhante e que fatores dependentes de densidade (*sensu* Janzen 1970) não sejam limitantes, permitindo a formação de bancos de plântulas e jovens no sub-bosque da floresta.

Analisando-se as populações das espécies mais representativas, a desconexão entre estádios é freqüente (poucos valores de r_s significativos), principalmente entre sementes e plântulas, o que concorda com as observações de Schupp (1995) e Clark *et al.* (1999) de que a discordância de habitats é amplamente distribuída. As forças seletivas que agem nas etapas da regeneração para diminuir a mortalidade dependente de densidade ou para permitir a ocupação de microsítios, provavelmente não operam sempre numa mesma direção (Houle 1992) o que justifica a maior relação entre plântulas e jovens e menor entre sementes e plântulas da Ilha do Mel.

O recrutamento de plantas é consideravelmente afetado também pela heterogeneidade ambiental (Loiselle *et al.* 1996, Houle 1994). As Florestas de Restinga, principalmente aquelas sujeitas a algum nível de inundação, são embasadas em um substrato com pequenos desníveis topográficos, criando uma

diversidade de microsítios espacial e temporalmente variáveis (Scarano *et al.* 1997). Tais mudanças, associadas às possíveis variações interanuais na abundância de sementes (Capítulo 3) criam uma situação onde a previsibilidade é baixa e, portanto, onde a localização de plantas de diferentes estádios nem sempre é constante.

A diferenciação fisionômica e florística das duas Florestas de Restinga é claramente determinada durante a fase de regeneração. Enquanto nos compartimentos formados pelas sementes e plântulas a FNI e FI apresentam as mesmas densidades de indivíduos e as maiores similaridades florísticas, no estágio jovem as diferenças começam a se manifestar em termos de aumento de densidade na FNI e diminuição na similaridade entre ambas, tendência esta que segue até o compartimento adulto (Menezes-Silva 1998). Possivelmente o sub-bosque iluminado na FNI limite o crescimento de plantas tolerantes à sombra, que permanecem em alta densidade no estágio jovem, até que haja maior cobertura do dossel e assim possam ser recrutadas. Por outro lado, na FI, espécies do compartimento jovem tolerantes à sombra podem ser rapidamente recrutadas, mas a capacidade diferencial das espécies em sobreviver nos sítios com solo saturado hidricamente (Marques & Joly 2000) deve agir seletivamente na ocorrência das mesmas.

As diferenças existentes entre as Florestas de Restinga torna-se mais evidente quando avalia-se as populações das espécies representativas. A maioria das espécies é limitada em todas as etapas da regeneração, porém como as intensidades são distintas, algumas populações permanecem nos estádios subseqüentes enquanto outras são excluídas. Assim, as condições presentes na

FI não parecem apropriadas a *Guapira opposita*, *Ternstroemia brasiliensis*, *Erythroxylum amplifolium* e *Blepharocalix salicifolius* que, mesmo estando presentes na chuva de sementes, são progressivamente suprimidas nos estádios subsequentes. Estas espécies, embora tipicamente arbóreas, estão também presentes na vegetação de Restinga Arbustiva da Planície Litorânea da Ilha do Mel (Menezes-Silva 1998), porém apresentando um porte menor. De maneira análoga, as populações de *Faramea marginata*, *Alchornea triplinervia*, *Guarea macrophylla*, *Marlierea reitzii*, *Didymopanax angustissimum* e *Ficus gommeleira* não estão regenerando na FNI. Nestes casos as espécies ocorrem também em um terceiro tipo florestal da Ilha do Mel, mais desenvolvido, a Floresta permanentemente inundada (Menezes-Silva 1998).

Pelos resultados aqui apresentados pode se dizer que as Florestas de Restinga são sistemas com modelos de regeneração relacionados, porém particularmente direcionados, em função das diferenças que as espécies vegetais apresentam em relação ao sucesso no estabelecimento dos indivíduos. A regeneração das espécies das duas florestas estudadas e a composição florística de outros tipos vegetacionais adjacentes a elas (Menezes-Silva 1998), sugerem que o gradiente vegetacional existente na planície litorânea em função das diferenças hidricas do solo (ou seja, desde vegetação arbustivo/arbórea das Restingas, Floresta não inundável, Floresta inundável e Floresta permanentemente inundada), poderiam representar etapas de um processo sucessional. Como o fluxo de sementes entre eles é intenso, as restrições impostas aos eventos pós-dispersão (Capítulo 3), provavelmente determinadas pelos elementos edáficos e luz, geram diferentes níveis de limitação à emergência

e ao estabelecimento, que se manifestam diferentemente nas populações de cada floresta.

Referências bibliográficas

- ALVAREZ-BUYLLA, E. R. & GARCIA-BARRIOS, R. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. **American Naturalist**. **137**(2):133-154.
- ARAUJO, D. S. D. 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: SEELIGER, U. (org.). **Coastal plant communities of Latin America**. Academic Press. New York. pp:337-381.
- BOND, W. J. & MIDGLEY, J. J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. **Trends in Ecology & Evolution**. **16**(1):45-51.
- BRITEZ, R. M. 1994. Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação de Mestrado** (Ciências do solo). UFPR. 240p.
- BRITEZ, R. M.; SANTOS-FILHO, A.; REISSMANN, C. B.; SILVA, S. M. ATHAYDE, S. F.; LIMA, R. X. & QUADROS, R. M. B. 1997. Nutrientes do solo de duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**. **21**:625-634.
- BURROWS, C. J. 1994. Seed trapping in Ahuriri Summit Bush Scenic Reserve, Port Hills, western Banks Peninsula, 1985-86. **New Zealand Journal of Botany**. **32**:183-215.

- CLARK, J. S.; MACKLIN, E. & WOOD, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian Forests. **Ecological Monographs**. **68**(2):213-235.
- CLARK, J. S.; BECKAGE, B.; CAMILL, P.; CLEVELAND, B.; HILLERISLAMBERS, J.; LICHTER, J.; MCLACHLAN, J.; MOHAN, J. & WYCKOFF, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. **American Journal of Botany**. **86**(1):1-16.
- CIRNE, P. & SCARANO, F. R. 2001. Resprouting and growth dynamics after fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in a sandy coastal plain in south-easter Brazil. **Journal of Ecology**. **89**:351-357.
- DALLING, J. W. & DENSLOW, J. S. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. **Journal of Vegetation Science**. **9**: 669-678.
- ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. **Oecologia**. **91**: 360-364.
- FIGUEIREDO, J. C. 1954. Contribuição à geografia da Ilha do Mel (Litoral do Paraná). **Tese de doutorado** (Geografia). UFPR. Curitiba. 180p.
- GONÇALVES, D. B. & SÁ, C. F. C. 1998. Dinâmica da regeneração em floresta de restinga após perturbação por tratores. In: ACIESP (org.). **Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros**. Vol. 3. pp:272-279.
- GROMBONE-GUARATINI, M. T. 1999. Dinâmica de uma floresta estacional semidecidual: o banco, a chuva de sementes e o estrato de regeneração. **Tese de doutorado** (Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 150p.

- 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. 892p.
- HERRERA, C. M.; JORDANO, P.; LÓPEZ-SORIA, L. & AMAT, J. A. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. **Ecological Monographs**. **64**(3):315-344.
- HOULE, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. **Journal of Ecology**. **80**:99-108.
- HOULE, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species – *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandiflora*. **Journal of Ecology**. **82**:39-53.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1987. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. In: CRAWLEY, M.; GRAY, A. & EDWARDS, P. J. (eds.). **Colonization, succession, and stability**. Blackwell Scientific Publications Oxford. pp:395-412.
- HURTT, G. C. & PACALA, S. W. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling change, history and competitive differences between plants. **Journal of theoretical Biology**. **176**:1-12.
- IAPAR 1978. **Cartas climáticas básicas do Paraná**. Instituto Agronômico do Paraná. Curitiba. 41p.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**. **940**(104):501-528.

- JORDANO, P. & HERRERA, C. M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. **Ecoscience**. 2(3):230-237.
- KOLLMANN, J. & PIRL, M. 1995. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. **Acta Oecologica**. 16(3):313-329.
- LIMA, A. R. & CAPOBIANCO, J. P. 1997. Mata Atlântica: avanços legais e institucionais para sua conservação. **Documentos do ISA nº 4**. São Paulo.
- LOISELLE, B. A.; RIBBENS, E. & VARGAS, O. 1996. Spatial and temporal variation of seed rain in a Tropical Lowland Wet Forest. **Biotropica**. 28(1): 82-95.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. **Vegetatio**. 107/108:299-318.
- 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):113-120.
- MENEZES-SILVA, S. 1998. As formações vegetais da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá-PR, principais características florísticas e estruturais. **Tese de doutorado** (Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 262p.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. John Wiley. New York. 574p.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution**. 15(7):278-285.

- NEGRELLE, R. R. B. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic Rain Forest of Brazil. **Biotropica**. **27**(4):448-454.
- PASSOS, L. C. 2001. Ecologia da interação entre formigas, frutos e sementes em solo de Mata de Restinga. **Tese de Doutorado** (Biologia Vegetal). UNICAMP. Campinas. 134p.
- PENHALBER, E. F. & MANTOVANI, W. 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. **Revista brasileira de Botânica**. **20**(2):205-220.
- PIELOU, E. C. 1975. **Ecological diversity**. Wiley-Interscience. New York. 165p.
- PUTZ, F. E. & APPANAH, S. 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a Lowland Forest in Maylasia. **Biotropica**. **19**(4):326-333.
- 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.
- SÁ, C. F. C. 1996. Regeneração em área de Floresta de Restinga na Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Saquarema/RJ: I – Estrato herbáceo. **Arquivos de Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. **34**(1):177-192.
- 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. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. **American Journal of Botany**. **82**(3):399-409.
- SCHUPP, E. & FUENTES, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. **Ecoscience**. **2**(3):267-275.

- SUGUIO, K. & TESSLER, M. G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: LACERDA, L. D.; ARAUJO, D. S. D.; CERQUEIRA, R. & TURCQ, B. (orgs.). **Restingas: origem, estrutura e processos**. CEUFF. Niterói. pp:15-25.
- WATKINSON, A. R. 1997. Plant populations dynamics. In: CRAWLEY, M. J. (ed.). **Plant Ecology**. Blackwell Science. Oxford. pp:359-400.
- WENNY, D. G. & LEVEY, D. J. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. **Proceedings of Natural Academy of Science**. **95**:6204-6207.
- WRIGHT, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. **Oecologia**. **130**:1-14.
- YOUNG, K. R.; EWEL, J. J. & BROWN, B. J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. **Vegetatio**. **71**:157-173.
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall. New Jersey. 663p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base nas informações obtidas no estudo da dinâmica da dispersão e regeneração nas plantas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, é possível concluir:

1) As diferenças ambientais e na frequência de formas de vida existentes no gradiente da planície litorânea refletem nos padrões de distribuição de atributos reprodutivos das espécies. Isto deve estabelecer diferenças nos modelos de regeneração em cada local e implicar que, mesmo estando intrinsecamente relacionados num mesmo ecossistema, os tipos vegetacionais devem apresentar discrepâncias com relação às interações ecológicas, levando a diferenças em alguns dos processos dinâmicos das comunidades.

2) As plantas das Florestas de Restinga são sazonais em suas respostas fenológicas e nos ritmos da chuva de sementes e emergência de plântulas, apresentando relações fortes com o clima, principalmente comprimento do dia e temperatura. O padrão fenológico dessas florestas, com a maior parte dos eventos deslocada para a época superúmida, parece se ajustar às condições necessárias para a eficiente ciclagem dos nutrientes, a qual possibilita a manutenção das florestas no solo de baixa fertilidade.

3) Os dois tipos de Floresta de Restinga estudados apresentam uma forte relação em seus processos de regeneração uma vez que a troca de propágulos é grande entre eles. Na passagem de um estágio ao outro (semente, plântula, jovem e adulto) há mudanças na densidade, similaridade florística e diversidade de espécies, dentro e entre florestas. Diferenças entre as variáveis ambientais da

Floresta não inundável e Floresta inundável atuam no sucesso no estabelecimento das espécies, influenciando na composição florística e estrutura das florestas.

É possível imaginar que o gradiente edáfico (água e nutrientes) da planície litorânea influencie fortemente na ocorrência das populações vegetais, as quais são mantidas ou suprimidas em função de seus modelos de regeneração. Os limites fisionômicos e florísticos entre os tipos vegetacionais do gradiente nem sempre são tão evidentes, fato este demonstrado pela ocorrência de uma mesma espécie em situações ambientais distintas (Menezes-Silva 1998). A relação existente nos processos de regeneração das espécies destes locais (principalmente na Floresta inundável e Floresta não inundável) e a composição florística de outros tipos vegetacionais adjacentes a eles, sugerem que o gradiente vegetacional, desde a Vegetação de Praia, Restinga Arbustiva, Floresta não inundável, Floresta inundável e Floresta permanentemente inundada, poderiam, ao menos em algumas situações (por exemplo, entre as três últimas florestas), representar etapas de uma série sucessional.

Esta idéia de compreender as fisionomias das Restingas como unidades serais de uma sucessão ecológica é antiga (Dansereau 1947, Reitz 1961, Joly 1970), porém muito pouco explorada (Lacerda 1984, Santos *et al.* 1996). Apesar da visível inter-relação entre as comunidades da planície litorânea, o processo de sucessão (quando ocorre) não é muito claro, exatamente devido à proximidade das áreas e da constante sobreposição de espécies.

No contexto das formações incluídas no domínio da Floresta Atlântica, as Florestas de Restingas supostamente são locais cujos processos ecológicos são mais simples, principalmente em função da menor riqueza de espécies vegetais

(Hubbell & Foster 1987, Joly *et al.* 1991). No entanto os resultados aqui apresentados em relação aos modelos de reprodução e regeneração mostram complexidade ecológica nestas florestas. Estas idéias são suportadas pelo fato das Florestas de Restinga apresentam ritmos definidos e integrados com o eficiente ciclo biogeoquímico que ocorre nas florestas (Britez 1994) e pela existência de mecanismos de dormência nas sementes da maioria das espécies, um resultado inicialmente pouco provável para um local de baixa sazonalidade climática. Isto pode ser interpretado como estratégia para lidar com a imprevisibilidade existente nos microsítios de regeneração (Scarano *et al.* 1997) e que, de certa forma, torna estes locais espacial e temporalmente complexos.

É importante também ressaltar que as formações vegetacionais das planícies litorâneas brasileiras vêm sendo drasticamente reduzidas devido às explorações imobiliária e agrícola (Araújo 1992). Pelos resultados apresentados, no que se refere à relação existente entre os modelos de regeneração dos tipos vegetacionais da planície litorânea, à estreita associação entre vegetação e características físicas ambientais e à dependência da chuva de sementes provenientes das próprias Florestas de Restinga para a incorporação de indivíduos nas comunidades, vale salientar a necessidade de preservação de áreas preferencialmente extensas destes tipos vegetacionais.

Futuros trabalhos que comparem os processos de regeneração em locais em diferentes estádios serais (cronossequência) poderão ser confrontados com os modelos aqui propostos, o que permitirá o entendimento acerca de sucessão (processo por natureza lento), em uma menor escala de tempo. Nesta mesma linha, a comparação com outros ambientes do Domínio Atlântico, como a própria

Floresta Atlântica em suas variantes de encosta (Floresta Ombrófila Densa Montana ou Submontana) e planície (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas) poderia ser muito útil para entender o funcionamento do Bioma. Determinadas espécies das Restingas apresentam a particularidade de ocorrer em formações distintas, aparentemente exercendo funções ecológicas também diferenciadas. O estudo comparativo de tais populações poderia fornecer informações importantes sobre a vegetação nas formações mais abertas (Restinga Arbustiva) e a progressiva mudança fisionômica até as Florestas de Restinga.

Referências Bibliográficas:

- BRITZ, R. M. 1994. Ciclagem de nutrientes minerais em duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Dissertação de Mestrado** (Ciências do solo). UFPR. 240p.
- DANSEREAU, P. 1947. Zonation et succession sur la Restinga de Rio de Janeiro. – Halosère. **Rev. Canad. Biol.** 6:448-477.
- HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1987. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. In: CRAWLEY, M.; GRAY, A. & EDWARDS, P. J. (eds.). **Colonization, succession, and stability**. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp:395-412.
- JOLY, A. B. 1970. **Conheça a vegetação brasileira**. HUCITEC/Polígono. São Paulo. 181p.
- JOLY, C. A.; LEITÃO-FILHO, H. F. & SILVA, S. M. 1991. O patrimônio florístico. In: **Mata Atlântica**. Editora Index. Rio de Janeiro. pp:95-125.

- LACERDA, L. D. 1984. Processos ecológicos. In: **Restingas: origem, estrutura e processos**. LACERDA, L. D.; ARAÚJO, D. S.D.; CERQUEIRA, R. & TURCQ, B. (orgs.) Universidade Federal Fluminense. CEUFF. pp:379.
- REITZ, R. 1961. Vegetação da zona marítima de Santa Catarina. **Sellowia**. **13**:17-115.
- SANTOS, C. R.; CASTELLANI, T. T. & HORN-FILHO, N. O. 1996. "Pioneer" vegetation dynamics at the beach and fore dunes in Joaquina Beach, Santa Catarina Island, Brazil. **Anais da Academia brasileira de Ciências**. **68**(3):495-508.
- 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.