



Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais

Mariana Brando Balázs da Costa Faria

Diversidade e regeneração natural de árvores em
Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

São Paulo
2008

Mariana Brando Balázs da Costa Faria

Diversidade e regeneração natural de árvores em
Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia: Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador: Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

São Paulo
2008

Faria, Mariana Brando Balázs da Costa
Diversidade e regeneração natural de
árvores em Florestas de Restinga na Ilha do
Cardoso, Cananéia, SP, Brasil
Número de páginas: 130

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia Geral.

1. Regeneração natural 2. Floresta de
restinga 3. Floresta tropical 4. Chuva de
sementes 5. Plântulas 6. Estrutura de
comunidades I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de
Ecologia Geral.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

*Dedico este trabalho aos meus pais,
Déborah e Augusto,
aos meus irmãos,
Bruno e Thaís,
e ao Marcelo.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que colaboraram para a realização desse trabalho, em especial:

Ao Alexandre Adalardo de Oliveira, pela orientação, ensinamentos, confiança, apoio e amizade, imprescindíveis para a elaboração dessa dissertação.

Ao Projeto Temático BIOTA/FAPESP “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” (Processo nº 1999/09635-0), no qual este trabalho está inserido, pelo suporte financeiro, logístico e científico.

À CAPES, pela bolsa de mestrado concedida entre julho de 2006 e fevereiro de 2008.

À Petrobras pelo financiamento do Projeto “Recuperação e conservação dos ecossistemas de restinga do litoral sul de São Paulo”, no qual este trabalho está inserido, e pela bolsa técnica concedida.

Ao Instituto Florestal, em nome dos diretores Marcos Campolim e Mario José Nunes de Souza, por permitir a realização do trabalho no Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Aos funcionários do PEIC, em especial Lair, Valdemar, Dona Adélia, Doca, Seu Roberto, Ari, Seu Romeu e Nanque por se mostrarem sempre tão solícitos.

Ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, ao Depto. de Ecologia, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e aos seus funcionários e professores, em especial Dalva, Socorro, PC, Maurício, Lenilda, Luis, Dona Celina, motoristas e Prof.^a Astrid Kleinert (coordenadora do PPG Ecologia), pelo apoio técnico, logístico, financeiro e científico.

Ao Vande, pela paciência e boa vontade em sair de Pira cedinho, nos pegar em São Paulo, nos deixar em Cananéia e voltar para Pira, tudo no mesmo dia! Pelo bom humor e pelas conversas durante a viagem. E pelo auxílio nos agendamentos das viagens de campo.

À minha “aluna de IC” Daniela Zanelato, pela sua inestimável ajuda nos trabalhos de campo e nas triagens das sementes.

Ao Marcelo Pansonato, pela ajuda em campo, pela triagem das sementes e pela fitossociologia da Floresta de Restinga Baixa. À Diana, pela valiosa ajuda em campo e pela triagem das sementes. Ao Marcelo Gobitta, pela ajuda em campo.

Ao Selmo, pelo auxílio nos trabalhos de campo e pelas importantes identificações das plântulas.

Ao Geraldo A. D. C. Franco, pelo auxílio nas identificações das sementes.

À Luciana F. Alves, pela revisão e sugestões do Capítulo 1. À Adriana Martini, pela revisão e sugestões do Capítulo 2. À Camila Castanho, pela revisão e sugestões do Capítulo 3, pelo auxílio nas identificações das plântulas e pelas conversas no laboratório.

À Julia, pela revisão dos *Abstracts*.

À Flávia e à Márcia, pela amizade e incentivo. À Ivy pela ajuda com as burocracias da FUSP. Aos amigos do LabTrop pelas sugestões e apoio.

Aos meus queridos amigos da Bio, em especial Leandro (também pela ajuda em campo), Tiiii, Alê, Guil, Jos, Carol, Daniel, Ju, Thierry, Almir, Ernesto, Má Montag, Má Almeida pelo apoio, baladas, brincadeiras, descontração, amizade e por esses 10 ótimos anos de convivência.

Às minhas queridas *melhores amigas*, Pripis, Laura, Manuelita, Célia e Cris pelo ombro amigo, por sempre me apoiarem e me incentivarem, pelas risadas, pelas conversas...e por vocês existirem!

À Cris Jurinitz, pela revisão final e leitura crítica da dissertação, pela amizade, pelos momentos de desabafo, pelos momentos de descontração, pelo apoio e incentivo, por todas as sugestões dadas ao longo do mestrado e pela convivência no LabTrop. Muito obrigada!

À família Machado Brizzotti, por ter me acolhido tão bem e pelos agradáveis momentos em Itapetininga.

À Dinda (*in memorian*), por não reclamar da roupa suja do campo, por fazer as minhas marmitinhas e por sempre ter cuidado da minha família com tanto amor e carinho durante esses 16 anos.

Aos meus queridos pais, pela dedicação, paciência, incentivo, apoio, ensinamentos, suporte nas épocas sem bolsa, carinho e pela minha formação. Aos meus queridos irmãos Tatá e Bruno pelo amor e carinho. À Vó Yolanda pelo amor e por sempre estar presente. À Vó Maria (*in memorian*), ao Vô Mantino e ao Vô Jorge (*in memorian*) pelo carinho.

Ao Marcelo, por estar sempre ao meu lado, por todo o seu amor e carinho, por ser essa pessoa maravilhosa, que me apoiou e me encorajou em todos os momentos, e por toda a sua inestimável ajuda na realização deste trabalho, seja em campo, na elaboração dos mapas e figuras ou simplesmente me dando colo! Amo você!

ÍNDICE

RESUMO GERAL	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO GERAL	3
A VEGETAÇÃO DE RESTINGA	7
ÁREA DE ESTUDO	9
CAPÍTULO 1	
Chuva de sementes de espécies arbóreas em três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil	19
Resumo	20
<i>Abstract</i>	21
Introdução	22
Material e métodos.....	23
Resultados.....	29
Discussão	42
Referências bibliográficas.....	51
Apêndice 1	57
CAPÍTULO 2	
Estrutura da comunidade de plântulas em três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil	60
Resumo	61
<i>Abstract</i>	61
Introdução	62
Material e métodos.....	63
Resultados.....	66
Discussão	74
Referências bibliográficas.....	83
CAPÍTULO 3	
A dinâmica de regeneração natural em três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil	90
Resumo	91
<i>Abstract</i>	92
Introdução	93
Material e métodos.....	95
Resultados.....	102
Discussão	110
Referências bibliográficas.....	114
Apêndice 1	118
Apêndice 2	119
CONSIDERAÇÕES FINAIS	120

Diversidade e regeneração natural de árvores em Florestas

de Restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

RESUMO GERAL

Esta dissertação teve como objetivo analisar a dinâmica de regeneração natural de três formações florestais de restinga (uma Floresta de Restinga Alta Seca - RAS; uma Floresta de Restinga Alta Alagada - RAA; e uma Floresta de Restinga Baixa - RB) com diferentes condições edáficas, composições florísticas e estruturas, da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Ao longo de um ano, procuramos entender os mecanismos que promovem as variações na composição e estrutura arbórea desses três sistemas. Para isso, entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008 nós acompanhamos a chuva de sementes das três florestas através 90 coletores de sementes de 0,5 m² (30 em cada floresta; Capítulo 1) e a comunidade de plântulas ≤ 50 cm de espécies arbóreas, através de 270 parcelas de 1 m² (90 em cada floresta; Capítulo 2). A dinâmica de regeneração natural das florestas foi analisada a partir dos dados de chuva de sementes, da dinâmica de plântulas (três censos em 12 meses), dos dados pré-coletados dos indivíduos arbóreos com DAP ≥ 5 cm das três florestas mais os dados ambientais de abertura de dossel (disponibilidade de luz) e teor de matéria orgânica (MO) no solo (Capítulo 3). Em relação à chuva de sementes, a RB apresentou quase o dobro de sementes do que as outras florestas. Por outro lado, a RAS e a RAA apresentaram uma diversidade de espécies significativamente maior do que a RB e uma elevada similaridade florística e estrutural. Quanto à síndrome de dispersão, mais de 95% das sementes e das espécies amostradas foram zoocóricas, indicando a importância da zoocoria para a manutenção e estruturação dessas florestas. As espécies de sementes apresentaram uma alta correspondência com as espécies da comunidade arbórea adulta adjacente aos coletores, sugerindo que as semelhanças e as diferenças de diversidade, de composição florística e de estrutura entre a chuva de sementes da RAS, da RAA e da RB observadas são reflexo da diversidade, da composição florística e da estrutura da comunidade de espécies arbóreas local das três formações florestais. Além disso, como as sementes apresentaram um padrão de deposição agregado e próximo à planta-mãe, propusemos que as espécies das florestas estudadas são principalmente limitadas em relação ao local adequado para a germinação de suas sementes e não à dispersão. Para as plântulas, encontramos uma maior diversidade e riqueza por 3 m² na RB, o oposto do que era esperado, já que a Floresta de Restinga Alta é conhecida por ser uma formação mais complexa e com maior diversidade, em relação aos adultos arbóreos, do que a Floresta de Restinga Baixa. Propusemos, portanto, um modelo hipotético de estruturação dessas comunidades no qual as florestas são estruturadas de formas distintas devido a filtros ecológicos, como a disponibilidade de luz e de nutrientes e eventos estocásticos, que limitam a germinação e o estabelecimento de plântulas, juvenis e adultos. Predizemos também que a inversão de diversidade entre as comunidades de plântulas e de adultos deve-se a processos dependentes da densidade decorrentes do estabelecimento diferenciado na fase de plântula. No Capítulo 3 foi possível testar algumas partes do modelo hipotético de estruturação das comunidades proposto no Capítulo 2. Concluímos que a dinâmica de regeneração natural e seus filtros bióticos e abióticos realmente são importantes para estruturação das comunidades de restinga estudadas. A RB apresentou uma maior abertura de dossel (maior disponibilidade de luz) do que a RAS e a RAA. O recrutamento, a densidade e a riqueza (em 3 m²) de plântulas estiveram positivamente relacionados com a abertura de dossel. No entanto, a RAS e a RAA apresentaram um maior teor de MO do que a RB, e a diversidade da comunidade arbórea adulta esteve positivamente relacionada com a MO. Assim, a disponibilidade de luz parece ser um filtro abiótico importante na germinação e no estabelecimento das plântulas, levando a maiores recrutamentos, densidades e riqueza por 3m² na RB quando comparado à RAS e à RAA. Entretanto, na passagem de plântula/juvenil para adulto a menor densidade de indivíduos e a maior disponibilidade de nutrientes na RAS e na RAA beneficiariam a permanência das espécies, levando à maior diversidade de espécies encontrada nessas florestas.

Diversity and natural regeneration of trees in Restinga Forests

in Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brazil

ABSTRACT

The goal of this dissertation was to analyze the natural regeneration dynamics of three restinga forests (Tall Restinga Forest – TR; Tall Seasonal Swamp Restinga Forest – TSR and Short Restinga Forest – SR) with different edaphic conditions, floristic composition and structure in Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. During a year, we attempted to understand the mechanisms that promote the floristic composition and structure variations in these three systems. For that, between February 2007 and January 2008 we accompanied the forests seed rain using 90 seed traps of 0,5 m² (30 in each forest; Chapter 1) and the seedlings community (tree species; ≤ 50 cm) using 270 plots of 1 m² (90 in each forest; Chapter 2). The natural regeneration dynamics was analyzed using the seed rain and the seedling dynamics (three census in 12 months) data, the individuals tree species with DAP ≥ 5 cm data and the environment data (canopy openness and organic matter - OM; Chapter 3). In relation to the seed rain, SR presented twice as many seeds as TR and TSR. On the other hand, TR and STR presented a significantly higher diversity than SR and also floristic composition and structure similarity. In respect to the dispersion syndrome, more than 95% of the seeds and species were animal dispersed, indicating the importance of zoochoric dispersal to the maintenance and structuring of these forests. The seeds species showed a higher correspondence with the adult community adjacent to the seed traps, suggesting that diversity, floristic composition and structure similarities and differences among the forests seed rain are a reflection of the forests local adult community diversity, floristic composition and structure. Besides, as the seeds presented an aggregated and close to the parent tree pattern of deposition, we proposed that the forests species are limited mainly by safe sites for seed germination and not by dispersion. For the seedlings, we founded a higher diversity and richness per 3 m² in SR, the opposite of what we had expected since the Tall Restinga Forest is known to be a more complex vegetation, with higher values of richness and diversity for adult trees when compared to Short Restinga Forest. We proposed a hypothetical model of community structuring in which these forests are structured in different ways due to ecological filters, as light and nutrients availability and stochastic events, that limit germination and seedling, juveniles and adults establishment. We predicted, as well, that the diversity inversion between the seedlings and adults community is due to density-dependence factors that are responsible for the differentiated seedling establishment. In Chapter 3, we were able to test some parts of the hypothetical model of community structuring proposed in Chapter 2. We concluded that natural regeneration dynamics and biotic and abiotic filters really are important to the forests community structuring. SR presented a higher canopy openness (higher light availability) than TR and STR. Seedling recruitment, density and richness (in 3 m²) were positively related to the canopy openness. Nevertheless, TR and STR presented higher organic matter contents than SR, and the diversity was positively related to the canopy openness and the OM. Thus, light availability seems to be an important abiotic filter acting in the germination and in the seedling establishment, leading to higher values of recruitment, density and richness per 3 m² in the SR when compared to TR and STR. However, in the seedling/juvenile turn to adult the lower individuals density and the higher nutrients availability in TR and STR would benefit the species permanence, leading to the higher species diversity found in those forests.

INTRODUÇÃO GERAL

A dinâmica de regeneração natural de uma floresta é um ciclo complexo (Figura 1) com muitas etapas e processos que compreendem desde a produção de frutos e sementes pelos indivíduos adultos; a disponibilidade de frutos para os agentes dispersores; a dispersão de frutos; a chuva de sementes; a germinação de sementes, até o recrutamento e estabelecimento das plântulas, dos juvenis e dos indivíduos arbóreos adultos (Wang & Smith 2002, Muller-Landau *et al.* 2002, Harms & Paine 2003).

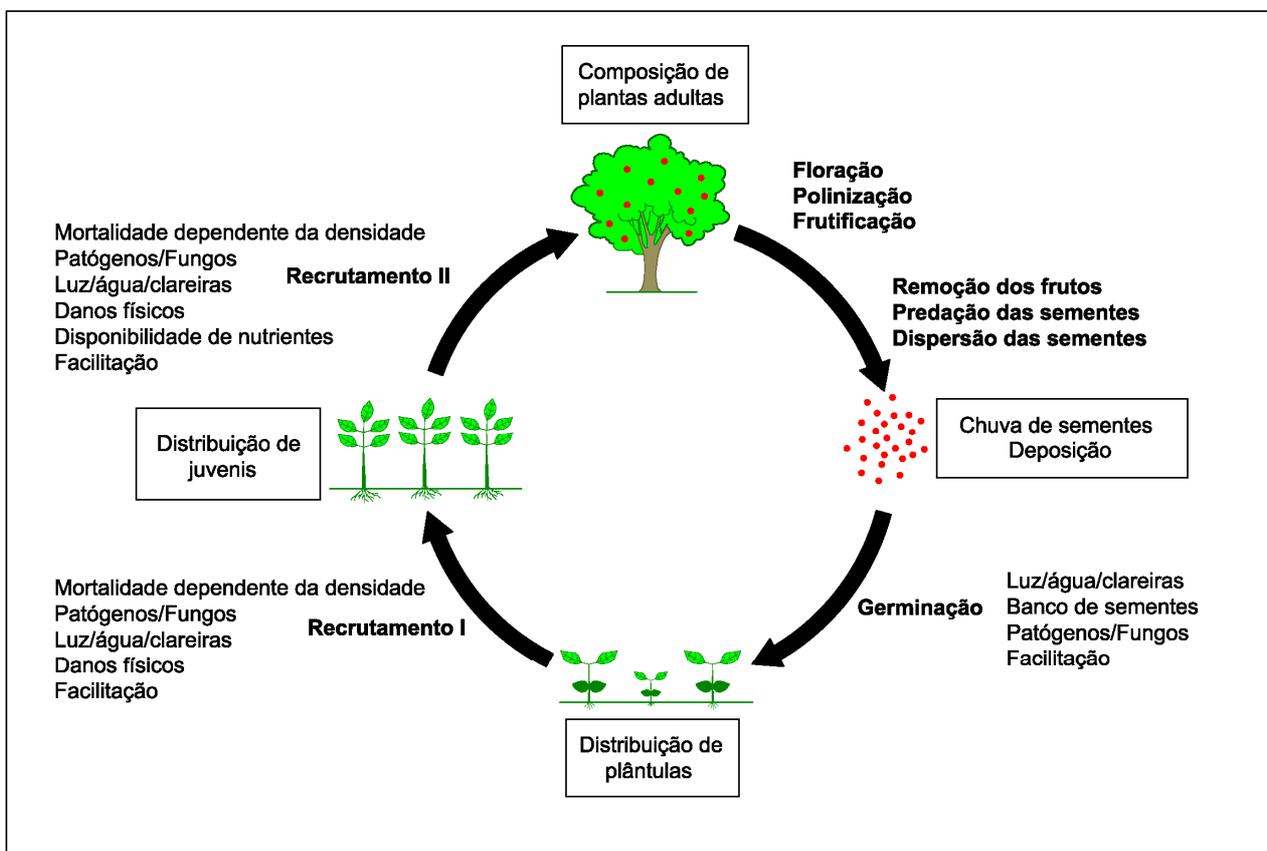


Figura 1. Ciclo da regeneração natural de uma floresta com suas respectivas etapas e processos. Os processos, em negrito, geram os padrões, em caixas. Adaptado de Wang & Smith (2002).

Ao longo do ciclo de regeneração os indivíduos (sejam sementes, plântulas ou juvenis) passam por diversos filtros ecológicos até conseguirem ser recrutados como adultos. A estrutura de comunidades de plantas é determinada por interações entre: I) processos estocásticos; II) a tolerância das espécies às condições abióticas de um local; III) interações positivas e negativas,

diretas e indiretas entre plantas; e IV) interações diretas com outros organismos (Lortie *et al.* 2004). Esses quatro processos principais podem ser também considerados filtros que determinam se um indivíduo terá sucesso, ou não, em chegar ao estágio adulto e compor a comunidade de plantas de um determinado local. Além disso, todos os processos são importantes na estruturação das comunidades, entretanto, a importância relativa de cada um pode variar no tempo e no espaço (Lortie *et al.* 2004). Desse modo, a composição da comunidade arbórea adulta depende de uma série de eventos determinísticos e estocásticos aos quais os indivíduos estão sujeitos (Hubbell 2001, Chave *et al.* 2002).

A dispersão de sementes e o estabelecimento de plântulas representam os estágios mais críticos e sensíveis na história de vida das plantas e na dinâmica de populações, devido às suas altas taxas de mortalidade e vulnerabilidade (Harper 1977, Terborgh 1990, Wang & Smith 2002, Muller-Landau *et al.* 2002, Harms & Paine 2003, Gómez-Aparicio *et al.* 2005). A dispersão de sementes (e consequentemente a chuva de sementes) é reconhecida por ter um profundo efeito na estrutura da vegetação, pois liga o final do ciclo reprodutivo das plantas adultas com o estabelecimento de seus descendentes. A dinâmica da dispersão de sementes, portanto, tem influência em processos que vão desde a colonização de novos habitats, mantendo a diversidade em florestas tropicais, com implicações também na sucessão, regeneração e até na conservação das populações de plantas (Wang & Smith 2002). Desse modo, o estudo da dispersão e da chuva de sementes é essencial para a compreensão dos processos de recrutamento, de estruturação e de distribuição espacial das populações de plantas em uma determinada área, sendo a fase inicial da organização das comunidades (Nathan & Muller-Landau 2000, Clark & Poulsen 2001).

Além disso, nem todos os locais adequados para a germinação de uma determinada espécie serão alcançados pelas suas sementes, o que limita as taxas de crescimento da população e suas abundâncias (Muller-Landau *et al.* 2002). Após ser depositada em um determinado local, a semente só irá germinar se aquele microhabitat for adequado para a sua germinação (Harper 1977, Muller-Landau *et al.* 2002, Harms & Paine 2003). A probabilidade de seu estabelecimento depende das

características próprias da semente, como o seu tamanho e tipo de reserva, e também das características do local, como fatores bióticos e abióticos (Nathan & Muller-Landau 2000, Harms & Paine 2003). Os fatores bióticos estão relacionados com a densidade e especificidade dos inimigos naturais das espécies, como os predadores de sementes, patógenos (fungos e bactérias) e herbívoros que acabam por matar a semente e, geralmente, estão associados a fatores dependentes da densidade (Janzen 1970, Connell 1971, Ahumada *et al.* 2004, Itoh *et al.* 2004, John & Sukumar 2004, Leigh 2004, Muller-Landau *et al.* 2004, Wills *et al.* 2004, Paine *et al.* 2008). Já os fatores abióticos mais importantes em florestas tropicais que podem limitar a germinação das sementes são a disponibilidade de luz e de água, a temperatura, a deposição de serapilheira e a abertura de clareiras (Hubbell & Foster 1986, Denslow 1987, Dalling *et al.* 1998, Kobe 1999, Nicotra *et al.* 1999, Harms *et al.* 2004, Itoh *et al.* 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2005, Norden *et al.* 2007). A comunidade de plântulas subsequente também pode ser influenciada pela limitação na chegada de sementes, pois é primariamente dependente do fluxo de sementes oriundo dos indivíduos adultos em reprodução. Qualquer variação fenológica dos indivíduos reprodutivos da comunidade leva, portanto, a variações tanto de densidade e diversidade, quanto de composição florística (Rathcke & Lacey 1985).

Após a germinação das sementes as plântulas irão emergir. Nesse estágio o estabelecimento das plântulas pode ser limitado pelos mesmos fatores bióticos e abióticos descritos para as sementes. As plântulas também estão sujeitas a altas taxas de mortalidade devido a danos físicos causados pela queda de folhas e ramos das árvores ao seu redor (Scariot 2000, Harms & Paine 2003) e também pela competição inter e intraespecífica e com os adultos e plantas herbáceas vizinhos (De Steven 1991, Paine *et al.* 2008). As plântulas que conseguirem se estabelecer poderão ser recrutadas e passar para o estágio de juvenis. Como juvenis, além de os indivíduos passarem mais uma vez pelos filtros bióticos e abióticos, devem agora lidar também com a perda dos cotilédones. Dessa forma, os juvenis necessitam dos nutrientes disponíveis no solo e, conseqüentemente, a ausência ou a disponibilidade deles podem afetar seu crescimento e a sua

sobrevivência (Lawrence 2003, Baraloto *et al.* 2006; Norden *et al.* 2007). Por fim, os indivíduos que conseguirem avançar nesse estágio poderão ser recrutados e comporão a comunidade arbórea adulta de uma determinada floresta. As interações positivas entre as plantas, conhecidas como facilitação (Bruno *et al.* 2003, Lortie *et al.* 2004), também são importantes filtros no processo de organização das comunidades. Essas interações podem ocorrer em qualquer etapa do ciclo de regeneração natural de uma floresta, desde a germinação das sementes até o estabelecimento dos adultos. Um exemplo de facilitação seria a redução do estresse termal ou de água de uma determinada plântula através do sombreamento de uma planta maior, auxiliando no seu estabelecimento.

O estudo dos respectivos processos que compõem o ciclo de regeneração natural das comunidades vegetais se faz necessário para o entendimento da dinâmica de estruturação e da manutenção da diversidade em florestas tropicais, podendo variar tanto espacialmente, quanto temporalmente e também de comunidade para comunidade (Muller-Landau *et al.* 2002).

No presente trabalho foram estudados aspectos da dinâmica da comunidade de espécies arbóreas de três formações florestais de restinga (uma Floresta de Restinga Alta Seca; uma Floresta de Restinga Alta Alagada; e uma Floresta de Restinga Baixa) com diferentes condições edáficas, composições florísticas e estruturas, da Ilha do Cardoso, litoral sul do Estado de São Paulo, ao longo de um ano. Este trabalho teve como objetivo analisar a dinâmica de regeneração natural dessas três formações florestais de restinga pouco perturbadas a fim de entender os mecanismos que promovem as variações na composição e estrutura arbórea desses três sistemas, como a especialização a diferentes habitats.

Especificamente os objetivos foram:

1. Caracterizar e comparar a chuva de sementes das três formações florestais de restinga, quanto à riqueza e abundância de espécies, à sua composição florística, às síndromes de dispersão e ao padrão temporal, assim como sua correspondência com a comunidade arbórea adulta já estabelecida;

2. Caracterizar e comparar a comunidade de plântulas das três florestas de restinga quanto à riqueza e abundância de espécies, e sua composição florística, assim como as diferenças encontradas em relação aos diferentes tipos de solo e incidência de luz;

3. Verificar qual a contribuição da restrição na dispersão e diferenças no nicho de regeneração, na variação da comunidade arbórea dessas três formações florestais de restinga.

Este trabalho está organizado em três capítulos. No primeiro é apresentada a descrição da chuva de sementes das três formações florestais de restinga e seus respectivos padrões (Objetivo 1). No segundo são apresentados os resultados do estudo da comunidade de plântulas das três florestas de restinga e os modelos propostos para a estruturação dessas florestas (Objetivo 2). E, para finalizar, o terceiro capítulo trata da dinâmica de regeneração natural das três formações florestais, procurando integrar os dados de chuva de sementes, de plântulas e também da comunidade arbórea adulta, para entender como essas comunidades são estruturadas a partir de diferentes condições edáficas e de incidência de luz (Objetivo 3).

A VEGETAÇÃO DE RESTINGA

Entre 7 mil e 2 mil anos, na época holocena, variações no nível dos oceanos (regressões e transgressões marinhas) ocasionaram a formação de vastas planícies sedimentares arenosas ao longo da costa brasileira (Araújo & Lacerda 1987). Essas planícies são recobertas por uma vegetação característica e muito diversa denominada vegetação sobre a restinga. Restinga é o termo empregado para designar os depósitos marinhos litorâneos e depósitos de material continental cuja idade geralmente não ultrapassa 5100 anos e também é genericamente denominada de planície litorânea (Suguio 2003).

A vegetação sobre a restinga é formada por mosaicos vegetacionais distintos, sob influência marinha e fluvio-marinha, e pode apresentar fisionomias diversas, refletindo condições de umidade e fertilidade do solo (Araújo & Lacerda 1987). A complexidade desses ecossistemas aumenta na medida em que estão mais distantes do oceano, sendo a composição florística determinada por

fatores ambientais locais como a topografia, as condições edáficas, a profundidade do lençol freático, bem como pelas diferentes interrelações biológicas entre os indivíduos que compõem os ecossistemas (Araújo & Lacerda 1987, Mantovani 2003).

A partir da linha da praia, observa-se uma zonação que se inicia pela vegetação pioneira, sob influência marinha, formada por espécies herbáceas estoloníferas (ervas rastejantes de crescimento vegetativo) com adaptações à salinidade, ao ressecamento e à instabilidade, denominadas halófilas-psamófilas (Veloso 1991). As famílias mais comuns dessa vegetação são: Convolvulaceae, Gramineae, Amaranthaceae, Cyperaceae e Leguminosae (Mantovani 2003).

Com reflexo da maior estabilidade do terreno e menor influência das marés, após a praia há o aumento na densidade da vegetação acompanhada de maior número de espécies e alteração no domínio de hábitos de crescimento, passando a tufoso, subarbusivo, arbustivo e arbóreo baixo, compondo uma fisionomia chamada de jundu ou nhundú ou escrube ou restinga arbustiva (Mantovani 2003).

Após a restinga arbustiva ocorre uma floresta baixa, composta por muitas espécies de Myrtaceae, além de espécies de Aquifoliaceae, Malpighiaceae, Theaceae, Clusiaceae, Leguminosae e Lauraceae (Mantovani 2003). Logo em seguida, dependendo da extensão da planície litorânea, há a ocorrência de dois tipos principais de formações florestais. Quando estas florestas situam-se sobre os cordões arenosos, em solos bem drenados, tem-se uma floresta alta de restinga. Quando as florestas situam-se entre cordões arenosos, sujeitos a alagamentos permanentes ou periódicos, estabelece-se a floresta paludosa (Araújo & Lacerda 1987, Mantovani 2003). As florestas de restinga apresentam uma elevada similaridade florística com a Floresta Ombrófila Densa de Encosta, por esta ter sido a fonte de espécies original das restingas e também pela proximidade dessas florestas (Araújo & Lacerda 1987, Mantovani 2003).

Por estar localizada ao longo da costa brasileira, a vegetação sobre a restinga está sob intensa pressão da ocupação humana e conseqüente alteração da paisagem original, o que dificulta a sua conservação (Mantovani 2003, Rocha *et al.* 2004). Os diferentes ecossistemas que compõem a

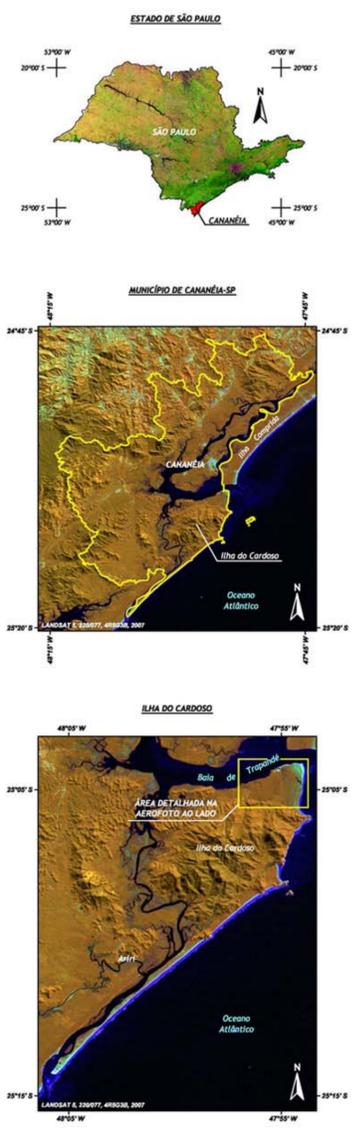
vegetação sobre a restinga são ambientes frágeis em razão da natureza de seu solo pobre, composto de areia inconsolidada e, em muitas áreas, com considerável grau de salinidade (Hay *et al.* 1981). Além disso, a vegetação sobre a restinga forma um banco de sementes incipiente quando comparado ao das florestas ombrófilas densas e semidecíduas, pois devido às elevadas temperaturas e ao dessecamento as sementes apresentam uma viabilidade reduzida (Rocha *et al.* 2004). Sempre que uma área de vegetação sobre a restinga é desmatada, portanto, transcorrerá longo tempo até que a vegetação preexistente se recomponha (Rocha *et al.* 2004).

Embora localizadas junto às áreas com maiores densidades humanas, são, em geral, as formações dentro do Domínio da Mata Atlântica com menor acúmulo de informação científica biológica, não apenas em termos de biodiversidade, mas também do *status* de conservação em que se encontra cada um de seus remanescentes (Mantovani 2003, Rocha *et al.* 2004).

ÁREA DE ESTUDO

A Ilha do Cardoso

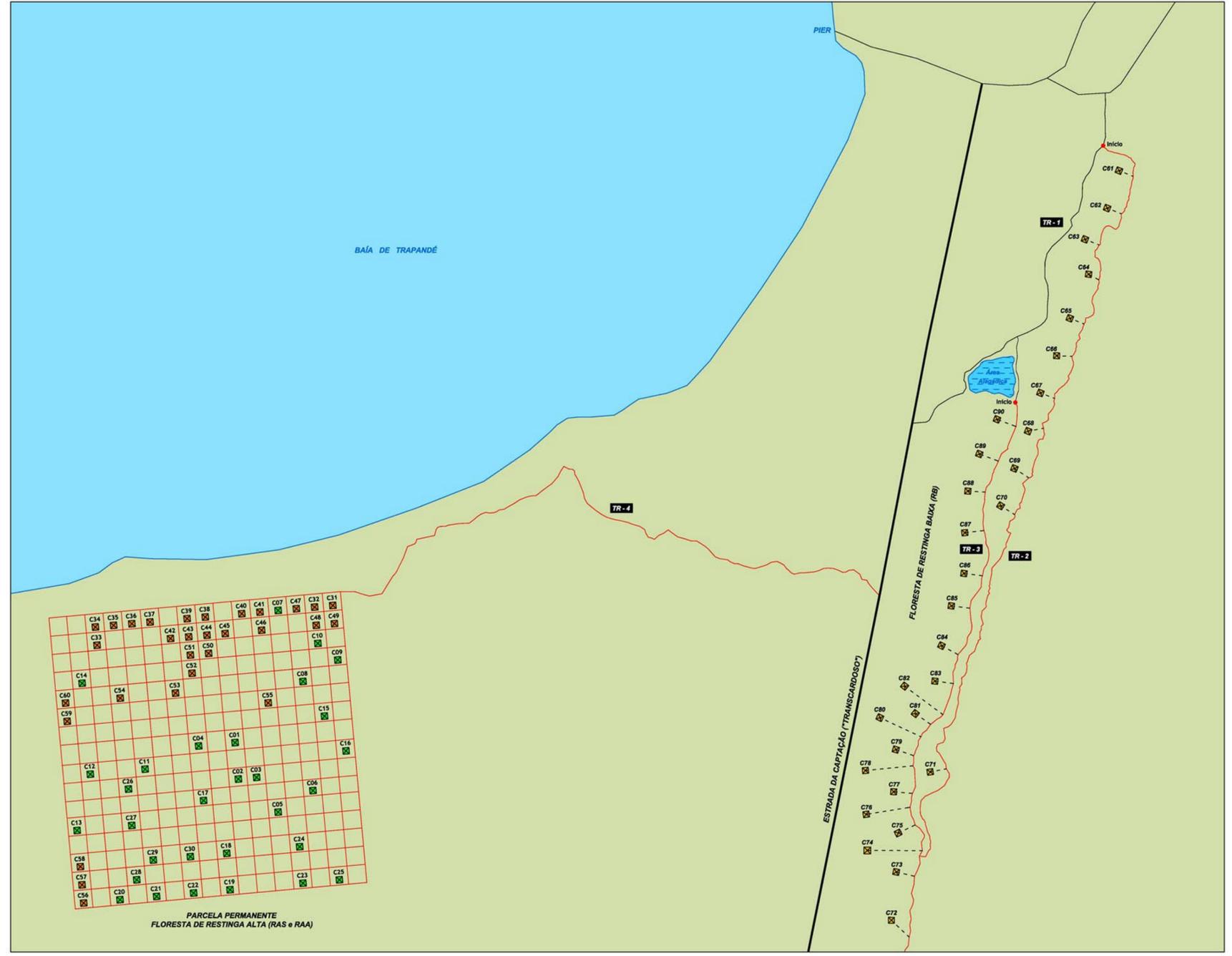
O estudo foi realizado no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), situado no extremo sul do litoral do Estado de São Paulo no município de Cananéia (25°03'05"– 25°18'18"S, 47°53'48" – 48°05'42"W) e no complexo estuarino lagunar Iguape-Cananéia-Paranaguá (Figura 2; Barros *et al.* 1991, Plano Estadual de Gerenciamento Costeiro 1998). A Ilha possui uma área de aproximadamente 22.500 ha e foi transformada em Parque Estadual pelo Decreto nº 40.319 de 1962 (Instituto Florestal 2008). De acordo com Barros *et al.* (1991), o clima da Ilha do Cardoso é influenciado por fatores locais, como maritimidade, topografia acidentada e vegetação, apresentando clima geral megatérmico superúmido (Thorntwaite 1948), do tipo Cfa (Köppen 1948), sem estação seca definida, com nenhum déficit de água e grande excesso no verão. A partir dos dados climáticos coletados pela estação meteorológica do Projeto Temático “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” (Processo nº 1999/09635-0; que a partir daqui será chamado de Projeto Parcelas Permanentes) entre



LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO SOBRE AEROFOTOGRAFIA VERTICAL DA PORÇÃO NORTE DA ILHA DO CARDOSO



DETALHE DA LOCALIZAÇÃO DOS CONJUNTOS COLETORES E PARCELAS DE PLÂNTULAS NA FLORESTA DE RESTINGA ALTA (RAS E RAA) E NA FLORESTA DE RESTINGA BAIXA (RB)



LEGENDA

Estações de coleta de dados

- Estações de coleta de dados instaladas na Floresta de Restinga Alta Seca (RAS): C01-C30
- Estações de coleta de dados instaladas na Floresta de Restinga Alta Alagada (RAA): C31 - C60
- Estações de coleta de dados instaladas na Floresta de Restinga Baixa (RB): C61-C90

OBS: Cada estação de coleta de dados é composta por um coletor de sementes e três parcelas de plântulas

Trilhas

- TR-01: Trilha Didática
- TR-02: Trilha do Morro das Almas - LESTE
- TR-03: Trilha do Morro das Almas - OESTE
- TR-04: Trilha de acesso à Parcela Permanente

0 50 100 150 200 metros

Escala Gráfica

Levantamento dos percursos e posicionamento dos pontos de Interesse realizados nos dias 24, 25, 26, 27 e 28 de Janeiro de 2007; 24 e 25 de Fevereiro de 2007, utilizando bússola de Visada, trena e receptor GPS.

MAPA ELABORADO POR MARCELO MACHADO BRIZZOTTI
 GEÓGRAFO - CREA-SP 5062134079
 (marcelobrizzotti@hotmail.com)

USP

Escola/USP

Biota/Fapesp

Projeto Parcelas Permanentes

Instituto de Biociências

laboratório de Ecologia e Floresta Tropical

labtrop

Título
LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO NA ILHA DO CARDOSO, CANANÉIA/SP

Número
Figura 2

Escala
Gráfica

Tamanho
ABNT - A1

Data
Out/2008

janeiro de 2002 e janeiro de 2008, ao nível do mar, foi construído um climadiagrama (Walter *et al.* 1975) da Ilha do Cardoso (Figura 3). O climadiagrama revela que não há déficit hídrico, mas que os meses mais secos são junho, julho e agosto. A temperatura média anual na Ilha do Cardoso é de 22,3°C, com mínima das temperaturas mínimas absolutas de 6,3°C e máxima das máximas de 40,2°C, e a precipitação média anual é de 2216 mm.

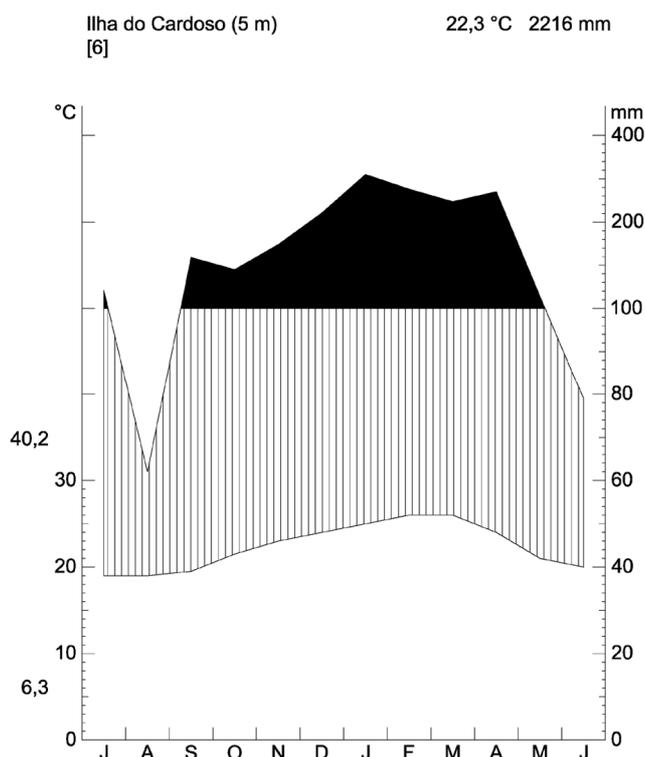


Figura 3. Climadiagrama (segundo Walter *et al.* 1975) da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Dados climáticos da estação meteorológica do projeto BIOTA/FAPESP “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” instalada na Ilha do Cardoso (janeiro de 2002 a janeiro de 2008).

A topografia é predominantemente montanhosa, sendo a região central da ilha ocupada por um maciço de rochas cristalinas de mais de 800 m de altura (Negreiros *et al.* 1974, Barros *et al.* 1991). Os solos das planícies são resultado de sedimentação marinha recente e do tipo podzol hidromórfico, caracterizado pelo alto teor de areia, baixos teores de argila e silte e baixa fertilidade (Negreiros *et al.* 1974, Barros *et al.* 1991, Sugiyama 1998). Na ilha são encontradas diferentes formações vegetacionais naturais, relacionadas principalmente às características do substrato:

campo de altitude nos altos dos morros onde os solos são rasos e as rochas afloram; floresta ombrófila densa atlântica de encosta nos terrenos de maior declive; vegetação de dunas próxima à zona de maré; floresta de restinga na planície litorânea e os manguezais nos solos lodosos das várzeas dos rios periodicamente inundados por água salobra (Negreiros *et al.* 1974, Barros *et al.* 1991).

As formações florestais de restinga estudadas

As três formações florestais de restinga estudadas estão localizadas ao norte da Ilha do Cardoso, no Núcleo Perequê do PEIC (Figura 2). A Floresta de Restinga Alta Seca (RAS) e a Floresta de Restinga Alta Alagada (RAA) fazem parte de uma parcela permanente de 10,24 ha do Projeto Parcelas Permanentes. A Floresta de Restinga Baixa fica no entorno de duas trilhas (Didática e das Almas), paralela à estrada de Captação, distante no máximo 1000 m da parcela permanente da Floresta de Restinga Alta.

Quanto ao tipo de solo, a RAA ocorre sobre Neossolo Quartzênico Hidromórfico espódico, próximo à atual linha de costa, e está sujeito à encharcamento praticamente durante o ano inteiro (Gomes 2005). A RAS ocorre sobre Espodossolo Ferrocárbico Hidromórfico arênico, típico e hístico, sendo um solo mais seco do que o Neossolo (Gomes 2005), em cotas ligeiramente mais elevadas do que a RAA (sobre cordões). Apesar de não haver um estudo ultradetalhado do solo da RB para comparar com a RAS e a RAA, Sugiyama (1998) encontrou diferenças marcantes em sua análise solo de uma floresta alta e uma baixa de restinga da Ilha do Cardoso, em área muito próxima a desse estudo: três vezes menos matéria orgânica, uma maior porcentagem de areia fina e grossa e metade da porcentagem de argila na Floresta Baixa quando comparada com a Floresta de Restinga Alta.

As florestas estudadas são caracterizadas por um estrato herbáceo onde predominam bromeliáceas, aráceas, pteridófitas e iridáceas (Sugiyama 1998). A Floresta de Restinga Alta apresenta um dossel contínuo, com árvores com chegando a de 15 m, pouco ramificadas na base e

com muitas epífitas (Figura 3). A Floresta de Restinga Alagada é muito semelhante à RAS, porém o lençol freático aflora praticamente o ano inteiro (Figura 4). A Floresta de Restinga Baixa (Figura 5), por sua vez, possui um dossel mais aberto, sendo mais iluminada no interior, com árvores com altura média de 6 m, bem ramificadas na base.

Em relação à composição florística, na RAS as espécies mais representativas (abundância relativa; conforme o banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes) são *Euterpe edulis* Mart., *Xylopia langsdorffiana* A. St.-Hill. & Tul., *Amaioua intermedia* Mart., *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. e *Ocotea puchella* (Nees) Mez. Na RAA, além de *E. edulis*, *X. langsdorffiana* e *A. intermedia*, *Myrcia racemosa* (O. Berg) Kiaersk e *Schefflera angustissima* (Marchal) Frodin também são espécies características dessa formação (conforme o banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes). Já na RB, as espécies mais representativas são *Ilex theezans* Mart. Ex Reissek, *T. brasiliensis*, *O. pulchella*, *Clusia criuva* Cambess. e *Gomidesia Fenzliana* O. Berg. (M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). Nas três florestas Myrtaceae é a família com maior número de espécies, seguido por Lauraceae (M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados).



Figura 3. Vista do interior da Floresta de Restinga Alta (RAS) estudada entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008 no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.



Figura 4. Vista do interior da Floresta de Restinga Alta Alagada (RAA) estudada entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008 no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.



Figura 5. Vista do interior da Floresta de Restinga Baixa (RB) estudada entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008 no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, D.S.D. & LACERDA, L.D. 1987. A natureza da restinga. *Ciência Hoje* **6**(33): 42-48.
- BARALOTO, C., BONAL, D. & GOLDEBERG, D.E. 2006. Differential seedling growth response to soil resource availability among nine neotropical tree species. *Journal of Tropical Ecology* **22**:487-497.
- BARROS, F., MELO, M.M.R.F., CHIEA, S.A.C., KIRIZAWA, M., WANDERLEY, M.G. & JUNG-MENDAÇOLLI, S.L. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. In: Melo, M.M.R.F., Barros, F., Wanderley, M.G., Kirizawa, M., Jung-Mendaçolli, S.L. & Chiea, S.A.C. (Eds.). *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso v.1*. São Paulo: Instituto de Botânica.
- BRUNO, J.F., STACHOWICZ, J.J. & BERTNESS, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* **18**:119-125.
- CHAVE, J., MULLER-LANDAU, H.C. & LEVIN, S.A. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* **159**:1-23.
- CLARK, C.J. & POULSEN, J.R. 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* **33**(4):606-620.
- CONNEL, J.H. 1971. *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- DALLING, J.W., HUBBELL, S.P. & SILVERA, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **86**:674-689.
- DE STEVEN, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* **72**:1076-1088.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:431-451.

- GOMES, F.H. 2005. *Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso SP*. Tese de doutorado, Escola Superior de Agronomia Luis de Queiroz, Piracicaba.
- GÓMEZ-APARICIO, L., GÓMEZ, J.M. & ZAMORA, R. 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* **93**:1194-1202.
- HARMS, K.E. & PAINE, C.E.T. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Revista Ecosistemas* 3: <http://www.revistaecosistemas.net> (acesso em 24/01/2008).
- HARMS, K.E., POWERS, J.S. & MONTGOMERY, R.A. 2004. Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four neotropical forests. *Biotropica* **36**(1):40-51.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Londres: Academic Press.
- HAY, J. D., LACERDA, L. D. & TAN, A. L. 1981. Soil cation increase in a tropical sand dune ecosystem due to a terrestrial bromeliad. *Ecology* **62**(5): 1392-1395.
- HUBBELL, S.P & FOSTER, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a tropical forest. In: Crawley, M. (Ed.). *Plant ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- INSTITUTO FLORESTAL 2008. *Unidades de Conservação – Parque Estadual da Ilha do Cardoso*. Disponível em: http://www.iflorestal.sp.gov.br/unidades_conservacao/index.asp (acesso em 24/01/2008).
- ITOH, A.; ROKUJO, N.; KANZAKI, M.; YAMAKURA, T.; LAFRANKIE, J.V.; ASHTON, P.S. & LEE, H.S. 2004. An approach for assessing species-specific density-dependence and habitat effects in recruitment of a tropical rain forest tree. In: Losos, E. & Leigh, E. G. (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.

- JANZEN, D.H. 1970. Herbivories and the number of trees species in tropical forests. *American Naturalist* **104**:501-528.
- KOBE, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* **80**(1):187-201.
- KÖPPEN, W. 1948. *Cliamatomologia*. Fondo de Cultura Económica, México.
- LAWRENCE, D. 2003. The responses of tropical tree seedlings to nutrient supply: meta-analysis for understanding a changing tropical landscape. *Journal of Tropical Ecology* **19**:239-250.
- LEIGH, E. 2004. The diversity of tropical trees: the role of pest pressure – introduction. In: Losos, E. & Leigh, E. G. (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- LORTIE, C.J., BROOKER, P.C., KIKVIDZE, Z., MICHALET, R., PUGNAIRE, F.I. & CALLAWAY, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**:433-438.
- MANTOVANI, W. 2003. A degradação dos biomas brasileiros. In: Ribeiro, W.C. (Org.). *Patrimônio Ambiental Brasileiro*. Uspiana: Brasil 500 anos. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. Imprensa Oficial do Estado de São Paulo.
- MULLER-LANDAU, H.C., WRIGHT, J.P., CALDERÓN, O., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation*. Wallingford: CABI Publishing.
- 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.
- NEGREIROS, O.C., CARVALHO, C.T., CESAR, S.F., DUARTE, F.R.DESHLE, W.O. & THELEN, K.D. 1974. Plano de manejo para o Parque Estadual da Ilha do Cardoso. *Boletim Técnico do Instituto Florestal* **9**:1-57.

- NICOTRA, A.B., CHAZDON, R.L. & IRIARTE, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* **80**:1908-1926.
- NORDEN, N., JÉRÔME, C., CAUBÈRE, A., CHÂTELET, P., FERRONI, N., FORGET, P.-M. & THÉBAUD, C. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology* **95**:507-516.
- PAINE, C.E.T, HARMS, K.E., SCHNITZER, S.A. & CARSON, W.P. 2008. Weak competition among tropical tree seedlings: implications for species coexistence. *Biotropica* **40**(4):432-440.
- PLANO ESTADUAL DE GERENCIAMENTO COSTEIRO 1998. *Lei Estadual nº 10.019, de 3 de julho de 1998*. Governo do Estado de São Paulo.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; ALVES, M. A. S. & VAN SLUYS, M. 2004. A restinga de Jurubatiba e a conservação dos ambientes de restinga do Estado do Rio de Janeiro. In: Rocha, C. F.D.; Esteves, F.A. & Scarano, F.R. (Org.). *Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação*. São Carlos: RiMa Editora.
- SCARIOT, A. 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* **32**:662-669.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* **11**:119-159.
- SUGUIO, K. 2003. *Geologia sedimentar*. São Paulo: Edgard Blücher.
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal-commentary. In: Bawa, K.S. & Handley, M. (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Paris: The Parthenon Group.
- THORNTHWAITE, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* **38**:55-94.
- VELOSO, P.H., RANGEL-FILHO, A.L.R. & LIMA, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE.

- WALTER, H., HARNICKEL, E. & MUELLER-DOMBOIS, D. 1975. *Climate diagram maps of the individual continents and the ecological climate regions of the Earth*. Supplement to the Vegetation Monographs. Berlin: Springer-Verlag.
- WANG, B.C. & SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* **17**(8):379-385.

Capítulo 1

Chuva de sementes de espécies arbóreas em três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

Chuva de sementes de espécies arbóreas em três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

Mariana Brando Balázs da Costa Faria e Alexandre Adalardo de Oliveira

Resumo

A chuva de sementes de três formações florestais de restinga (Floresta de Restinga Alta Seca – RAS e Alagada – RAA e Floresta de Restinga Baixa - RB) da Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil) foi descrita e comparada através de 30 coletores de sementes quadrados de 0,5 m² instalados em cada floresta, respectivamente, entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008. A RAS apresentou 161,1 ± 128,8 sementes.m⁻² pertencentes a 38 morfoespécies; a RAA totalizou 123,4 ± 107,4 sementes.m⁻² pertencentes a 37 morfoespécies; e na RB foram amostradas 294,9 ± 164,0 sementes.m⁻² pertencentes a 28 morfoespécies, aproximadamente o dobro de sementes do que as outras duas florestas ($p < 0,05$). A RAS e a RAA apresentaram uma diversidade de espécies significativamente maior do que a RB ($p \leq 0,001$) e uma elevada similaridade florística e estrutural. Quanto à síndrome de dispersão, mais de 95% das sementes e das espécies amostradas foram zoocóricas, indicando a importância da zoocoria para a manutenção e estruturação dessas florestas. As sementes foram coletadas durante o ano inteiro, havendo maior deposição nos meses mais quentes e úmidos na RAS e na RAA e nos meses mais frios e secos na RB. A composição de espécies das sementes coletadas apresentou uma alta correspondência com as espécies da comunidade arbórea adulta adjacente aos coletores, sugerindo que as semelhanças e as diferenças de diversidade, de composição florística e de estrutura entre a chuva de sementes da RAS, da RAA e da RB observadas são reflexo da diversidade, da composição florística e da estrutura da comunidade de espécies arbóreas local das três formações florestais. Além disso, como as sementes apresentaram um padrão de deposição agregado e próximo à planta-mãe, propusemos que as espécies das florestas estudadas são principalmente limitadas em relação a local adequado para a germinação de suas sementes e não à dispersão.

Palavras-chave: chuva de sementes, floresta de restinga, floresta tropical, dispersão, zoocoria, estrutura de comunidades.

Abstract

The seed rain in three types of restinga forest (Tall Restinga Forest – TR, Tall Seasonal Swamp Restinga Forest – TSR and Short Restinga Forest - SR) in Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brazil) was described and compared using 30 squared seed traps of 0,5 m² installed in each forest, respectively, between February 2007 and January 2008. TR presented 161,1 ± 128,8 seeds.m⁻² belonging to 38 (morpho)species; TSR totalized 123,4 ± 107,4 seeds.m⁻² belonging to 37 (morpho)species; and in the SR were sampled 294,9 ± 164,0 seeds.m⁻² belonging to 28 (morpho)species, approximately twice as many seeds as in the other forests (p < 0,05). TR and STR presented a significantly higher diversity than SR (p ≤ 0,001) and also floristic composition and structure similarity. In respect to the dispersion syndrome, more than 95% of the seeds and species were animal dispersed, indicating the importance of zoochoric dispersal for the maintenance and structuring of those forests. The seeds were collected during the whole year with greater deposition in the hottest and moistest months for TR and STR, and in the coldest and driest months for SR. The seeds species showed a higher correspondence with the adult community adjacent to the seed traps, suggesting that diversity, floristic composition and structure similarities and differences among the forests seed rain are a reflection of the forests local adult community diversity, floristic composition and structure. Besides, as the seeds presented an aggregated and close to the parent tree pattern of deposition, we proposed that the forests species are limited mainly by safe sites for seed germination and not by dispersion.

Key-words: seed rain, restinga forest, tropical forest, dispersion, animal dispersion, community structure.

Introdução

O estudo da dinâmica da chuva de sementes é essencial para a compreensão dos processos de recrutamento, de estruturação e de distribuição espacial das populações de plantas em uma determinada área, e também de padrões de diversidade dessas comunidades (Nathan & Muller-Landau 2000, Wang & Smith 2002). O padrão espacial da chuva de sementes representa, portanto, um modelo para o recrutamento subsequente de indivíduos na comunidade de plantas (Clark *et al.* 2004), sendo a fase inicial da organização e da estruturação dessas populações (Clark & Poulsen 2001).

O recrutamento das populações de plantas é influenciado pela variação anual na produção de frutos e de sementes (Harper 1977, Penhalber & Mantovani 1997, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002) e pela posterior chegada das sementes a locais adequados para a sua germinação, através da ação de agentes de dispersão como aves, mamíferos e vento ou também pela própria planta-mãe que libera os propágulos no ambiente (Harper 1977, Howe & Smallwood 1982, Nathan & Muller-Landau 2000). Apesar de alguns autores sugerirem que as sementes geralmente formam um padrão espacial de deposição mais agregado do que aleatório ou homogêneo (Harper 1977, Hutchings 1986, Wright *et al.* 2005, Begon *et al.* 2007), o micro-habitat de destino das sementes é devido ao acaso (Begon *et al.* 2007). Isto é, se a semente será depositada em um local biótica e abioticamente adequado para a sua germinação é uma questão de chance. A soma desses fatores (variação na produção anual de sementes, ação de dispersores, chegada ao acaso em local adequado para germinação), portanto, é responsável pela estruturação da comunidade de plântulas subsequente.

Além disso, a chuva de sementes depende diretamente da fenologia das espécies e, geralmente, está relacionada a melhores condições abióticas e bióticas para a maturação e liberação de sementes, e para o estabelecimento de plântulas (Rathcke & Lacey 1985). De acordo com Foster (1982), a fenologia de frutificação em florestas tropicais revela picos durante o período mais quente e úmido do ano. O padrão sazonal da produção de propágulos pode, ainda, afetar a composição da

chuva de sementes, porque ocorrem variações na disponibilidade de agentes dispersores e heterogeneidade na composição de sementes que caem, influenciando o recrutamento das populações (Howe & Smallwood 1982). A composição da chuva de sementes pode ser influenciada também por outros fatores como a densidade, distribuição e fecundidade da fonte de sementes na vizinhança, o padrão espacial de dispersão do agente (ou agentes) de dispersão envolvido, e características da paisagem que influenciam a deposição das sementes, como a disponibilidade de poleiros para as aves (Au *et al.* 2006).

Este trabalho, portanto, tem o objetivo de descrever e comparar a chuva de sementes de três formações florestais tropicais de Restinga (Floresta de Restinga Alta Seca, Floresta de Restinga Alta Alagada e Floresta de Restinga Baixa) na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, com diferentes características de solo e composição florística (Sugiyama 1998, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). As seguintes questões foram investigadas: 1) há diferenças significativas entre o padrão de chuva de sementes dessas três formações florestais, em relação à densidade de sementes, diversidade de espécies e síndrome de dispersão? 2) a composição florística da chuva de sementes das três formações florestais é semelhante? 3) qual é o padrão temporal da chuva de sementes dessas três formações florestais? 4) a chuva de sementes reflete a composição e a estrutura da comunidade arbórea adulta das formações florestais estudadas?

Material e métodos

Área de estudo

Ver item Área de Estudo na página 9.

Coleta dos dados

Chuva de sementes

Os padrões sazonais de chuva de sementes foram estimados mensalmente através de coletores de sementes, por um período de 12 meses (fevereiro de 2007 a janeiro de 2008) nas três formações florestais.

Para a estimativa mensal e caracterização da chuva de sementes foram distribuídos 90 coletores quadrados de 0,5 m² suspensos a 80 cm do solo, construídos com estrutura em PVC e tela de nylon com malha de 1 mm (Figura 1), entre as três áreas de estudo (RAS, RAA e RB), totalizando 30 coletores para cada tipo florestal de restinga. Em cada área os coletores foram instalados no centro de 30 parcelas de 20 x 20 m, escolhidas aleatoriamente.



Figura 1. Coletor de sementes instalado na Floresta de Restinga Baixa na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

A cada 30 dias todo o material depositado nos coletores foi retirado e levado ao laboratório para secagem e triagem. No campo, o material foi acondicionado em sacos de papel e no laboratório foi seco em estufa a uma temperatura de 60°C até peso constante.

Todos os frutos/sementes de espécies arbóreas com tamanho superior a 1 mm (tamanho da malha de nylon do coletor) encontrados nos coletores foram separados em morfoespécies e para

cada coletor foram anotados o número de espécies e o número total de sementes. Foram desconsiderados da amostra todos os frutos/sementes predados e os frutos/sementes imaturos, por não possuírem importância significativa na chuva, uma vez que sua germinação não é viável. A contagem de frutos maduros foi multiplicada pelo número total de sementes por fruto e somada a contagem de sementes simples para se obter a estimativa total de número de sementes que caíram nos coletores (Muller-Landau *et al.* 2002).

A determinação da espécie de cada fruto/semente foi feita através de comparação com os indivíduos adultos que estavam em frutificação na área de estudo; por literatura pertinente (Lorenzi 1992, 1998, Barroso *et al.* 1999, Couto & Cordeiro 2005, Sampaio *et al.* 2005), e também pelo pesquisador MSc. Geraldo A. D. C. Franco (Instituto Florestal – SP) no maior nível de detalhamento possível.

As morfoespécies foram classificadas quanto à síndrome de dispersão de sementes (anemocoria, zoocoria e autocoria), a partir das características morfológicas dos frutos, segundo critérios de van der Pijl (1982) e de Barroso *et al.* (1999).

Análise dos dados

Para todas as análises descritas a seguir foram retirados os dados da espécie *Clethra scabra* Pers. que foi coletada apenas na RAS e em um único coletor. Como o coletor foi instalado justamente embaixo de uma árvore dessa espécie, durante a época de sua frutificação foram coletadas 3329 sementes, equivalendo a 58% do total de sementes coletadas na RAS. As análises feitas com os dados de *C. scabra* apresentaram um viés muito grande devido a sua alta abundância, prejudicando a interpretação dos resultados obtidos.

Caracterização da chuva de sementes

Testes de permutação (Manly 1997) foram utilizados para verificar se o número médio de sementes e de espécies amostradas para cada formação florestal realmente diferiam entre si. Os

dados originais de número de sementes e de espécies de cada coletor durante o período de estudo foram aleatorizados 1000 vezes sem reposição entre as três áreas. As diferenças entre as médias observadas foram comparadas com a distribuição nula produzida por essas aleatorizações entre as formações florestais. A significância das diferenças entre as médias observadas foi estimada pela proporção dos dados gerados pela aleatorização que apresentasse valores de diferenças entre as médias iguais ou maiores do que as diferenças observadas. As aleatorizações foram feitas através do Resampling Add-In for Excell v2.0 (Blank *et al.* 2000).

Composição florística, abundância e diversidade de espécies

Para comparar os coletores de cada formação florestal quanto à similaridade florística foi feito um dendrograma de similaridade. A significância dos grupos formados pelo dendrograma foi testada através do Procedimento de Permutação de Resposta Múltipla, conhecido como MRPP (Biondini *et al.* 1985, Zimmerman *et al.* 1985, McCune & Mefford 1999). O teste foi feito a partir de uma matriz de dados de abundância absoluta das espécies em cada área e testou se as composições de sementes dos grupos são mais similares entre si do que seria esperado caso as amostras estivessem distribuídas ao acaso entre todas as áreas. Esta estatística, denominada “A”, varia de zero a um, e tem valor máximo quando todas as áreas têm a mesma composição e abundância de espécies (Biondini *et al.* 1985, Zimmerman *et al.* 1985, McCune e Mefford 1999). Tanto o dendrograma quanto a análise de MRPP foram feitos excluindo as espécies que ocorreram em apenas um coletor e utilizando como medida de distância a Distância Relativa de Sorensen (Greig-Smith 1983) e a média de grupo (UPGMA) como método de agrupamento (Sneath & Sokal 1973). As análises foram feitas utilizando o programa PC-ORD v4.20 (McCune & Mefford 1999).

A comparação entre as três formações florestais em relação à diversidade de espécies foi feita através do índice de diversidade de Shannon, baseado em logaritmos naturais e pelos diagramas de Whittaker (Magurran 1996). Para verificar se os valores obtidos de diversidade de Shannon para cada ambiente realmente diferiam entre si, foram feitos testes de permutação (Manly 1997),

aleatorizando 1000 vezes sem reposição os índices de Shannon obtidos para cada coletor de sementes entre as três formações florestais (ver procedimento descrito anteriormente). As aleatorizações foram feitas através do Resampling Add-In for Excell v2.0 (Blank *et al.* 2000).

Variação temporal na chuva de sementes

O padrão temporal da chuva de sementes foi determinado comparando-se o número mensal de espécies e de sementes por m² amostrados durante o período de estudo.

Para verificar a influência do clima no padrão de frutificação das três áreas, respectivamente, foi calculado o coeficiente de correlação de Spearman entre o número de sementes e de espécies da chuva de sementes em cada mês e as variáveis climáticas (temperatura média, temperaturas máxima e mínima absolutas e pluviosidade mensais), a partir dos dados climáticos do Parque Estadual da Ilha do Cardoso para o período de estudo (P. Sentelhas, dados não publicados). Como as plantas podem apresentar uma resposta fenológica atrasada em relação a um estímulo ambiental (Marques *et al.* 2004, Marques & Oliveira 2004), as correlações entre as variáveis climáticas e o número de sementes e de espécies também foram verificadas entre um a seis meses anteriores às observações (Marques *et al.* 2004). Essas análises foram feitas no programa STATISTICA v6.0 (StatSoft, Inc. 2001).

Comparação com a comunidade arbórea adulta

Para a comparação com a comunidade arbórea adulta foram utilizados, para a RAS e a RAA, os dados dos indivíduos arbóreos previamente coletados na parcela permanente do PEIC, do Projeto Temático BIOTA/FAPESP “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”, na qual essas florestas estão localizadas. Para a RB foram utilizados os dados de M.B.B.C. Faria *et al.* (dados não publicados). Nas três florestas foram identificados todos os indivíduos arbóreos com DAP \geq 5 cm nas mesmas parcelas de 20 x 20 m onde os coletores e as parcelas de plântulas foram instalados.

As espécies coletadas na chuva de sementes das três formações florestais foram comparadas em quatro níveis com as espécies da comunidade arbórea adulta:

1. As espécies coletadas na chuva, em conjunto (sem a distinção entre as florestas), foram comparadas com as espécies da comunidade arbórea adulta, também sem distinção entre as florestas, para verificar se existe alguma correspondência entre a composição de espécies das sementes coletadas e os indivíduos arbóreos adultos;
2. A mesma comparação descrita anteriormente também foi feita considerando cada formação florestal separadamente;
3. Foram feitas comparações entre a similaridade florística da chuva de sementes e a comunidade arbórea adulta através do índice de similaridade de Sorensen de presença e ausência (Greig-Smith 1983), para cada floresta;
4. Em um outro nível de análise, foi verificada a correspondência entre as espécies que foram coletadas em cada coletor de sementes e os adultos arbóreos imediatamente adjacentes aos coletores, ou seja, dentro de cada parcela de 20 x 20 m onde cada coletor de semente foi instalado, para cada formação florestal.

Para verificar a existência de correlação entre a abundância de sementes coletadas e a abundância de indivíduos adultos amostrados foi calculado o índice de correlação de Spearman (r_s) entre a abundância das sementes de espécies que também ocorreram como adultos e a abundância dos respectivos adultos, para as três formações florestais.

Em todas as comparações com os adultos foram consideradas apenas as morfoespécies de sementes classificadas até o nível específico (ver Tabela 1).

Resultados

Caracterização da chuva de sementes

Durante o período de fevereiro de 2007 a janeiro de 2008 foram capturadas nos 30 coletores instalados no interior da RAS 2416 sementes ($161,1 \pm 128,8$ sementes.m⁻²; média \pm desvio padrão) pertencentes a 38 (morfo)espécies. A RAA totalizou 1851 sementes ($123,4 \pm 107,4$ sementes.m⁻²) pertencentes a 37 (morfo)espécies; e na RB foram coletadas 4423 sementes ($294,9 \pm 164,0$ sementes.m⁻²), pertencentes a 28 (morfo)espécies, aproximadamente o dobro de sementes quando comparado à RAS e à RAA. Entretanto, o número médio de sementes foi significativamente diferente apenas entre a RAA e a RB ($p = 0,005$; $p = 0,056$ para RAS x RB; $p = 0,362$ para RAS x RAA; Figura 2a).

Quanto ao número médio de espécies, diferença significativa foi encontrada também apenas entre a RAA e a RB, com 30% mais espécies na RAA do que na RB ($p = 0,004$; $p = 0,087$ para RAS x RB; $p = 0,296$ para RAS x RAA; Figura 2b).

Considerando a síndrome de dispersão, a maior proporção de sementes e de espécies coletadas durante o período de estudo nas três formações florestais pertence ao grupo das zoocóricas (mais de 90%). Não foi coletada nenhuma espécie anemocórica na RAS, sendo que na RAA e na RB esta síndrome está representada por apenas duas e uma espécie, respectivamente. A autocoria também está representada por apenas uma espécie nas três formações (Tabela 1).

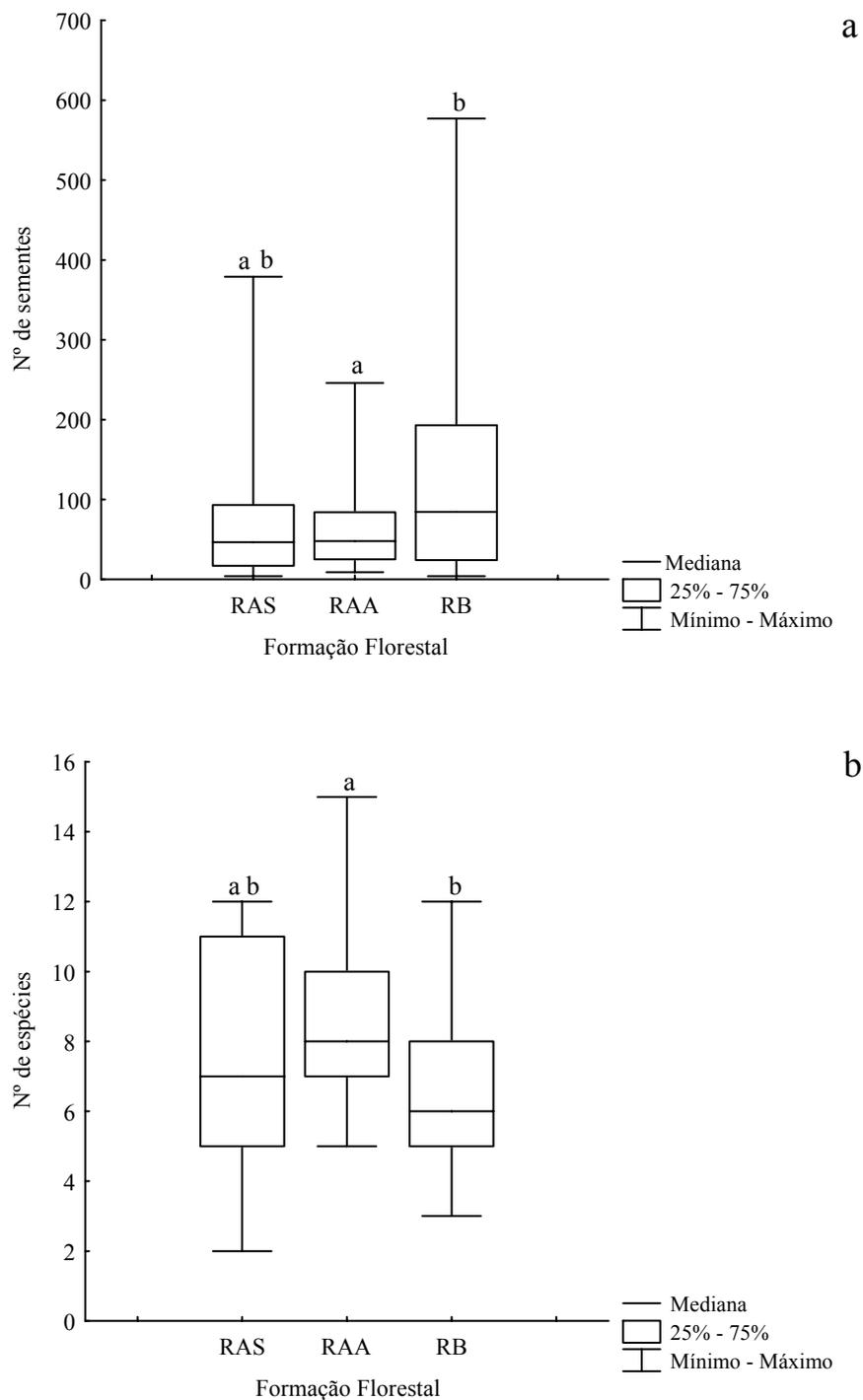


Figura 2. *Box-plot* do (a) número de sementes e (b) de espécies da chuva de sementes amostrada entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008, por coletor ($n = 30$) nas três formações florestais de restinga, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa. Letras diferentes indicam diferença significativa ($\alpha < 0,05$).

Composição florística, abundância e diversidade de espécies

Na RAS, as 38 morfoespécies amostradas pertencem a 20 famílias, sendo que oito espécies são exclusivas dessa formação florestal (Tabela 1). Na RAA, as 37 morfoespécies pertencem a 16 famílias e oito morfoespécies são exclusivas (Tabela 1). Já na RB, as 28 morfoespécies pertencem a 16 famílias, sendo seis espécies exclusivas a essa formação florestal (Tabela 1).

As famílias com maior riqueza na RAS e na RAA não se destacaram em número de sementes, no geral (Figura 3a e b). Já na RB, as duas famílias com maior número de sementes também apresentaram maior riqueza (Figura 3c). Nas três florestas a família que apresentou maior riqueza de espécies foi Myrtaceae. Na RAS, as famílias com maior número de sementes foram Lauraceae seguido por Aquifoliaceae e Araliaceae (Figura 3a); na RAA, foram Araliaceae, Arecaceae e Lauraceae (Figura 3b); e na RB foram Aquifoliaceae, Myrtaceae e Clusiaceae (Figura 3c).

O dendrograma de similaridade florística mostrou a separação dos coletores de chuva de sementes em dois grandes grupos (Figura 4). O primeiro grupo foi formado quase exclusivamente pelos coletores da RAS e da RAA, com apenas quatro coletores da RB integrando esse grupo. A análise de MRPP mostrou que não há diferenças entre a RAS e a RAA ($A = 0,0028$; $p = 0,230$), corroborando a ocorrência dos coletores desses dois ambientes no mesmo grupo. Já o segundo grupo foi formado pelos demais coletores da RB e mais três coletores da RAS. O resultado da análise de MRPP indicou que existem diferenças significativas entre RAS e RB ($A = 0,0726$; $p < 0,001$) e RAA e RB ($A = 0,1112$; $p < 0,001$), evidenciando, portanto, a baixa similaridade florística e a diferente estruturação em relação à abundância das espécies entre RB e RAS/RAA.

As curvas de abundância mostram que as espécies da RAS e da RAA estão distribuídas de forma mais equitativa quando comparado com a RB (Figura 5). Na RB, duas espécies representam mais de 70 % do número total das sementes coletadas (Figura 5c). Já na RAS e na RAA, seis e cinco espécies, respectivamente, representam mais de 70 % do número total das sementes coletadas (Figura 5a e b). Há, portanto, uma maior dominância de espécies na RB. Além disso, a maior parte das espécies mais abundantes das três formações florestais são também as espécies mais frequentes,

ou seja, elas ocorreram na maioria dos coletores (Figura 6). A comparação entre os índices de diversidade de Shannon mostrou que a RAS e a RAA apresentam uma diversidade de espécies significativamente maior do que a RB ($p \leq 0,001$; Tabela 2). Não houve diferença entre RAS e RAA ($p = 0,51$).

Tabela 1. Composição florística para cada uma das formações florestais de restinga e o respectivo número de sementes amostrado na chuva de sementes, entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Todas as espécies são zoocóricas exceto as identificadas por # (anemocórica) e por * (autocórica). RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa.

Família	Espécie	Nº de sementes			
		RAS	RAA	RB	Total
Annonaceae	Annonaceae sp.	2	3	1	6
	<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.	11	1	15	27
	<i>Rollinea sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.	3	3	5	11
	<i>Xylopia langsdorffiana</i> A.St.-Hil. & Tul.	109	59	0	168
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> sp.	0	11	9	20
	<i>Ilex theezans</i> Mart.	509	47	1718	2274
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	365	523	36	924
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	147	299	5	451
	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	3	17	15	35
Bignoniaceae	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC. #	0	0	3	3
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	0	0	2	2
Celastraceae	<i>Maytenus robusta</i> Reissek	4	1	0	5
Cecropiaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	2	3	0	5
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	180	195	357	732
	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	0	6	0	6
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) Schult.	23	6	159	188
Euphorbiaceae	Euphorbiaceae sp.	0	0	2	2
Lauraceae	Lauraceae sp.3	2	0	0	2
	Lauraceae sp.4	1	0	0	1
	Lauraceae sp.5	0	1	0	1
	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	1	1	0	2
	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	517	258	230	1005
	<i>Ocotea</i> sp.	0	1	0	1
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.	79	37	8	124
Meliaceae	<i>Cabrlea canjerana</i> (Vell.) Mart.	4	0	0	4
Mimosaceae	<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes *	7	43	11	61

Tabela 1. Cont.

Família	Espécie	Nº de sementes			
		RAS	RAA	RB	Total
Mimosaceae	Mimosaceae sp. #	0	4	0	4
Myrsinaceae	<i>Rapanea</i> sp.	7	0	3	10
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	0	2	0	2
Myrtaceae	<i>Gomidesia affinis</i> (Cambess.) D. Legrand	8	31	0	39
	<i>Gomidesia fenzliana</i> O. Berg	57	11	1456	1524
	<i>Gomidesia schaueriana</i> O. Berg	7	3	3	13
	<i>Gomidesia</i> sp.	3	3	24	30
	<i>Marliera racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	4	4	0	8
	<i>Myrcia grandiflora</i> (O. Berg) Nied.	0	1	0	1
	<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	3	5	3	11
	<i>Myrcia rostrata</i> DC.	0	0	31	31
	<i>Myrcia</i> sp.	1	9	1	11
	Myrtaceae sp.1	0	0	3	3
	Myrtaceae sp.11	7	0	0	7
	Myrtaceae sp.17	2	1	0	3
	Myrtaceae sp.5	0	0	5	5
	<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	71	35	55	161
	<i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> Proença	8	0	34	42
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	1	0	0	1
Podocarpaceae	<i>Podocarpus selowii</i> Klotzsch ex Endl.	22	0	0	22
Rubiaceae	Rubiaceae sp.	145	9	0	154
Sapotaceae	<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	57	158	0	215
	<i>Pouteria beuarepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	0	3	0	3
	<i>Pouteria</i> sp.	0	1	0	1
Theaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	42	56	229	327
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	1	0	0	1
Total		2416	1851	4423	8690

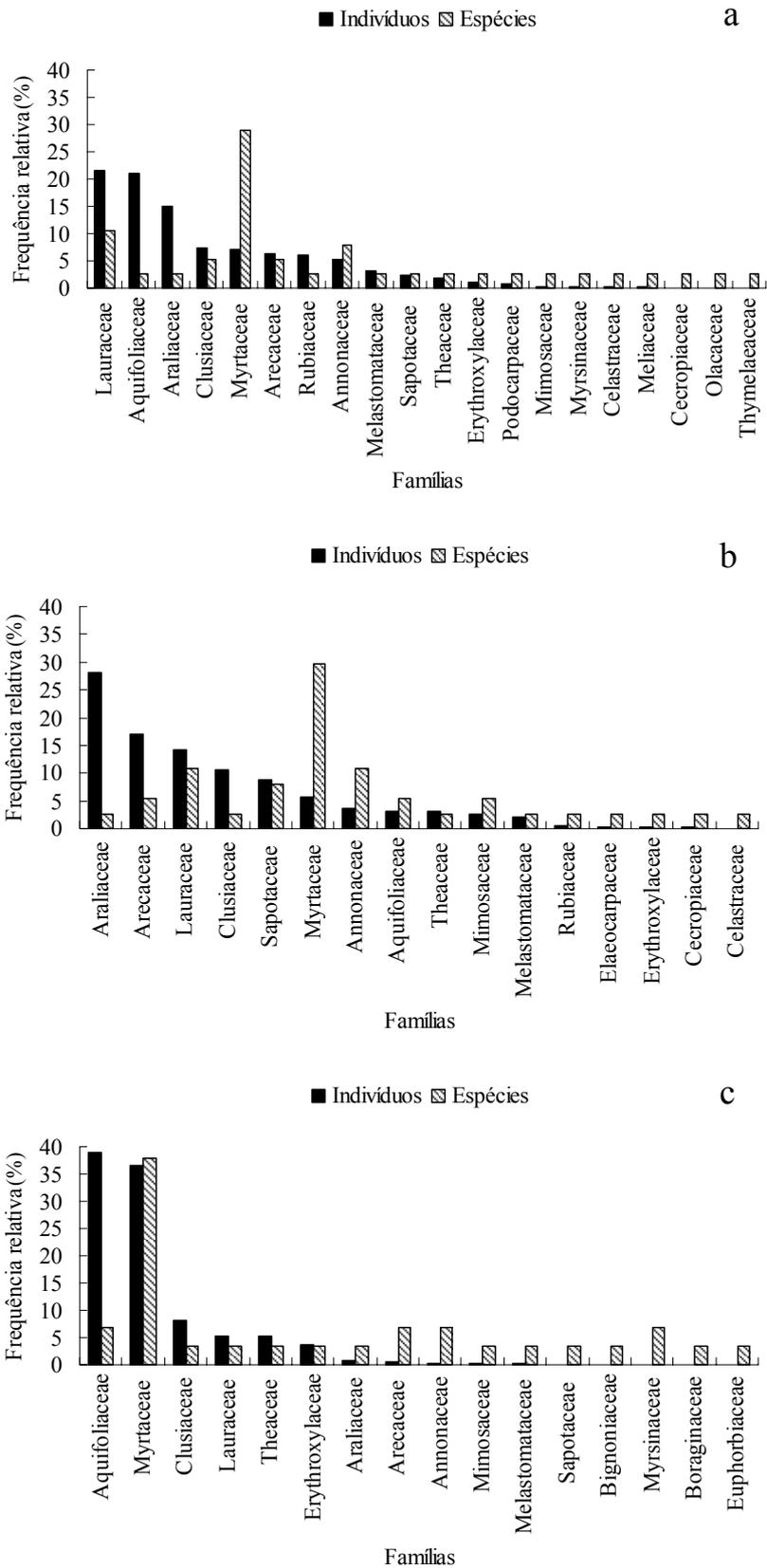


Figura 3. Frequência relativa de indivíduos e espécies, em relação às Famílias, amostradas entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008 na chuva de sementes da (a) RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; (b) RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada e (c) RB = Floresta de Restinga Baixa, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

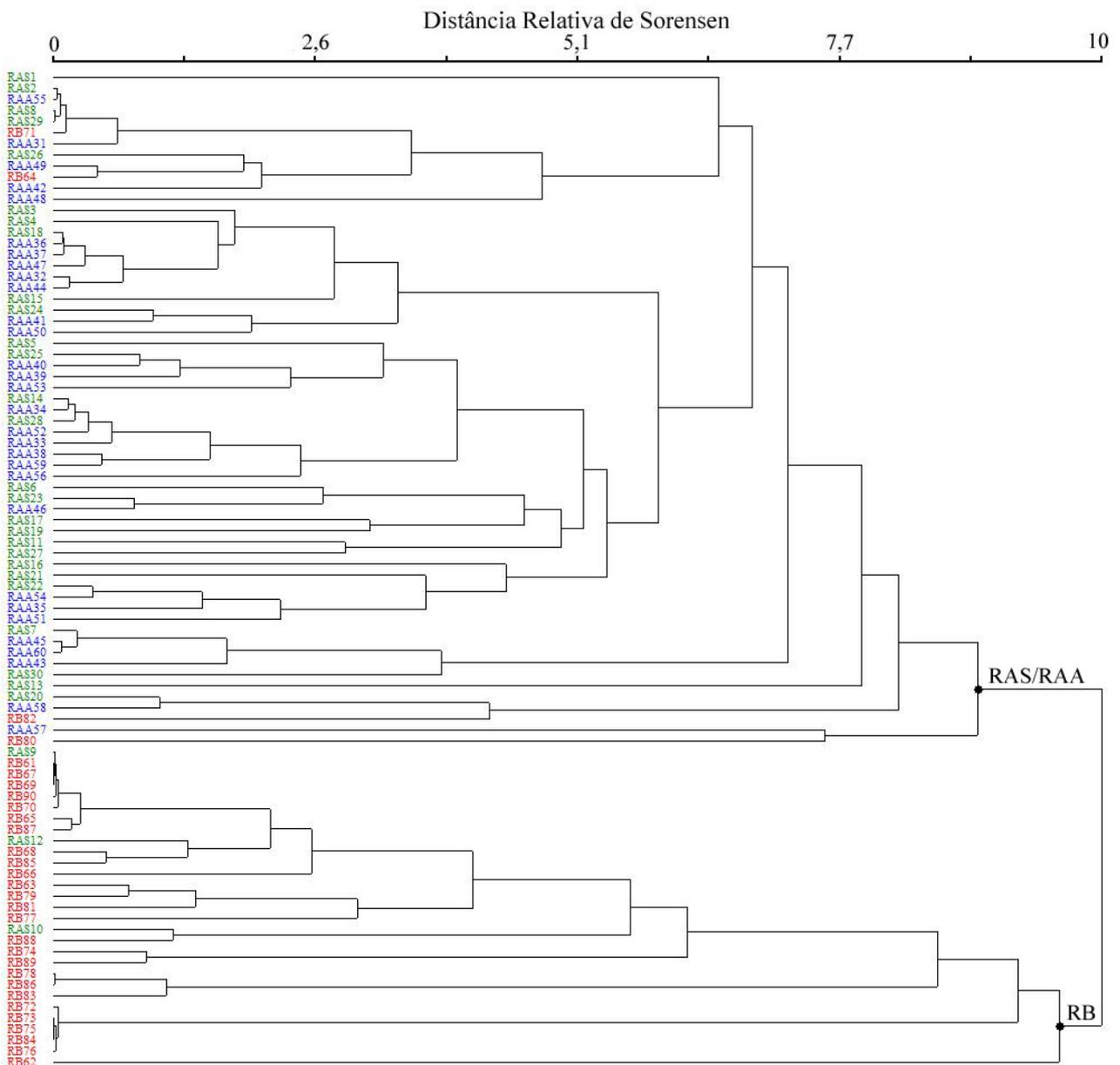


Figura 4. Dendrograma de similaridade florística obtido pelo método de ligação de média de grupo (UPGMA), com base na Distância Relativa de Sorensen dos 30 coletores de sementes instalados na de Floresta de Restinga Alta Seca (RAS), Floresta de Restinga Alta Alagada (RAA) e Floresta de Restinga Baixa (RB), respectivamente, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

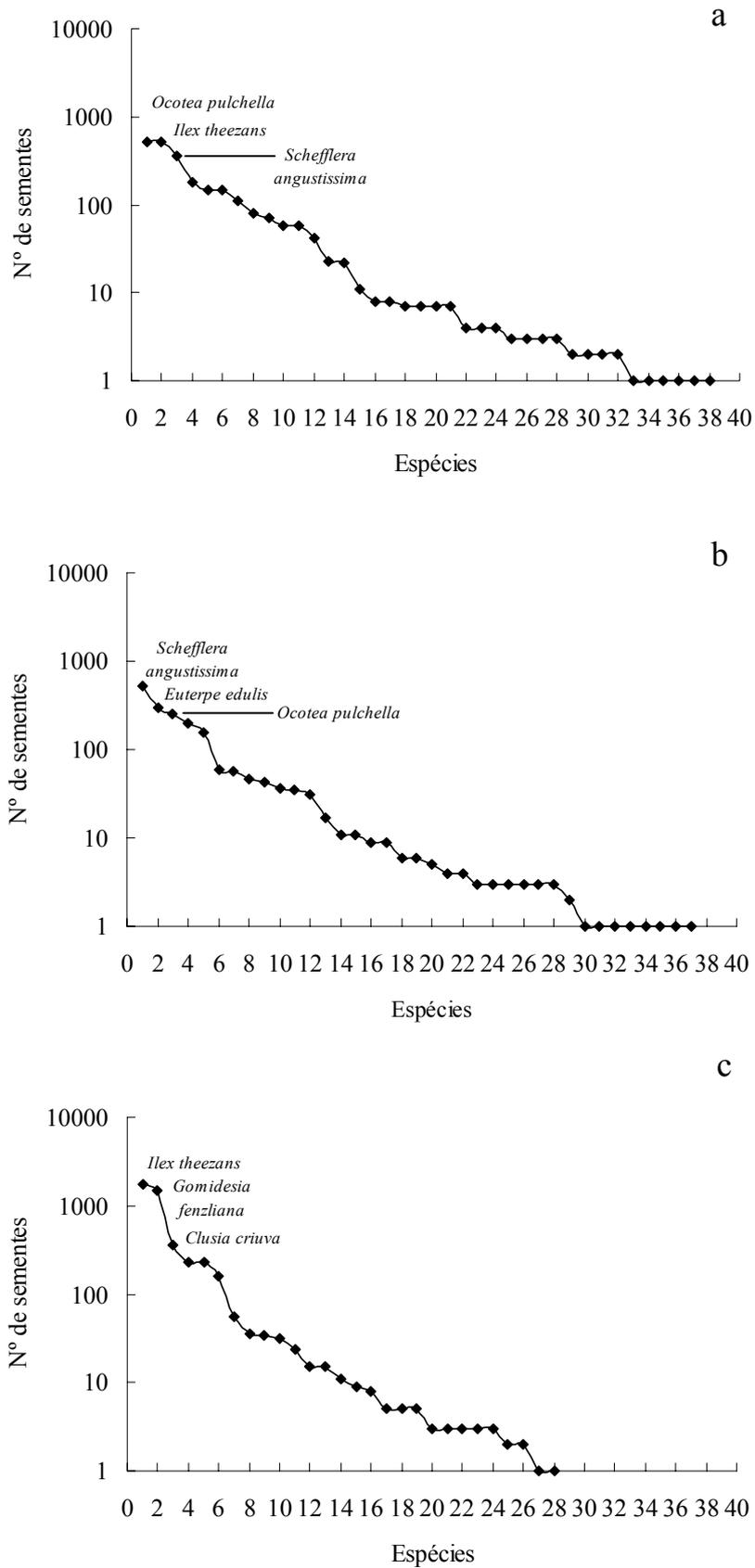


Figura 5. Curvas de abundância das espécies amostradas na chuva de sementes entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008 da (a) RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; (b) RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; e (c) RB = Floresta de Restinga Baixa, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

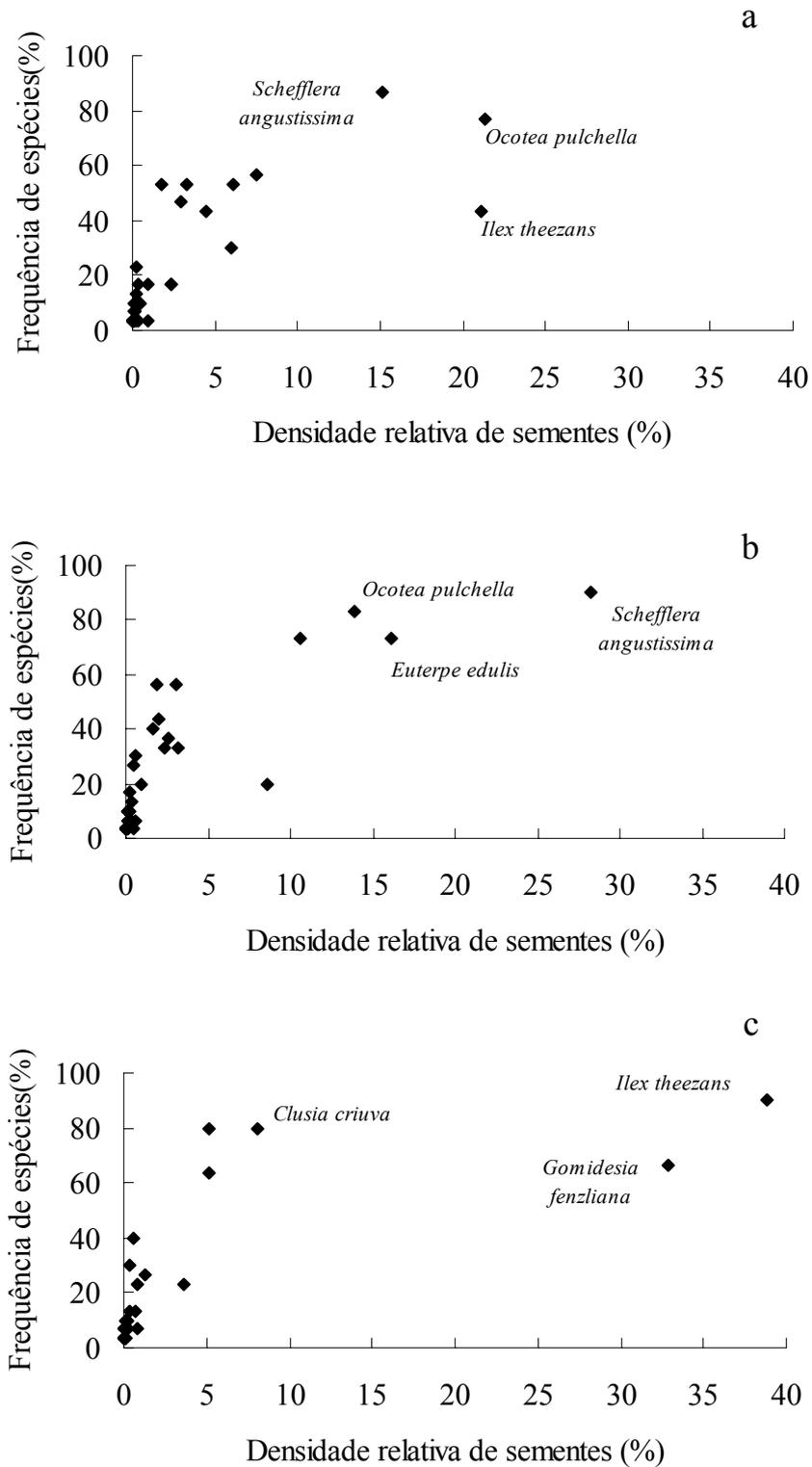


Tabela 2. Índice de diversidade de Shannon (H') médio da chuva de sementes das três formações florestais de restinga estudadas na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Letras diferentes indicam diferenças significativas com $p \leq 0,001$. dp = desvio padrão da média. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa.

Formação Florestal	$H' \pm dp$
RAS	$1,36 \pm 0,55^a$
RAA	$1,43 \pm 0,32^a$
RB	$0,88 \pm 0,42^b$

Varição temporal da chuva de sementes

As sementes foram capturadas durante todo o ano nas três formações florestais. Entretanto, o número de sementes.m⁻² capturadas mensalmente nos coletores atingiu valores mais altos entre os meses de fevereiro a junho de 2007 para a RAS; fevereiro a maio de 2007 para a RAA, e entre maio e julho de 2007 na RB (Figura 7a). O menor número de sementes.m⁻² foi registrado no mês de outubro de 2007 para a RAS ($3,27 \pm 0,50$) e para a RAA ($1,27 \pm 0,25$); e setembro de 2007 para RB ($1,93 \pm 0,30$; Figura 7a).

Em relação ao número de espécies.m⁻² capturadas mensalmente nos coletores, a RAS apresentou valores mais altos entre os meses de fevereiro e julho de 2007, semelhante ao encontrado para número de sementes.m⁻² (Figura 7b). Na RAA o maior número de espécies.m⁻² ocorreu entre fevereiro e agosto de 2007; e na RB entre maio e agosto de 2007, seguindo o mesmo padrão observado para número de sementes.m⁻² (Figura 7b). Os menores valores de número de espécies.m⁻² foram observados em setembro ($0,40 \pm 0,16$) e dezembro ($0,40 \pm 0,73$) de 2007 na RAS; setembro ($0,27 \pm 0,16$) e outubro ($0,27 \pm 0,11$) de 2007 na RAA; e dezembro de 2007 na RB ($0,20 \pm 0,11$; Figura 7b).

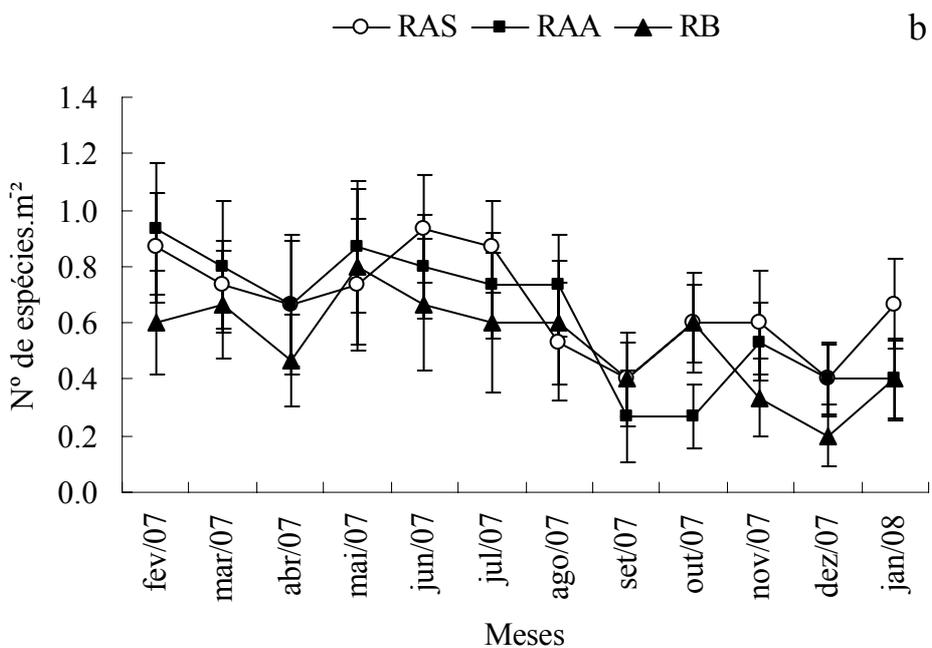
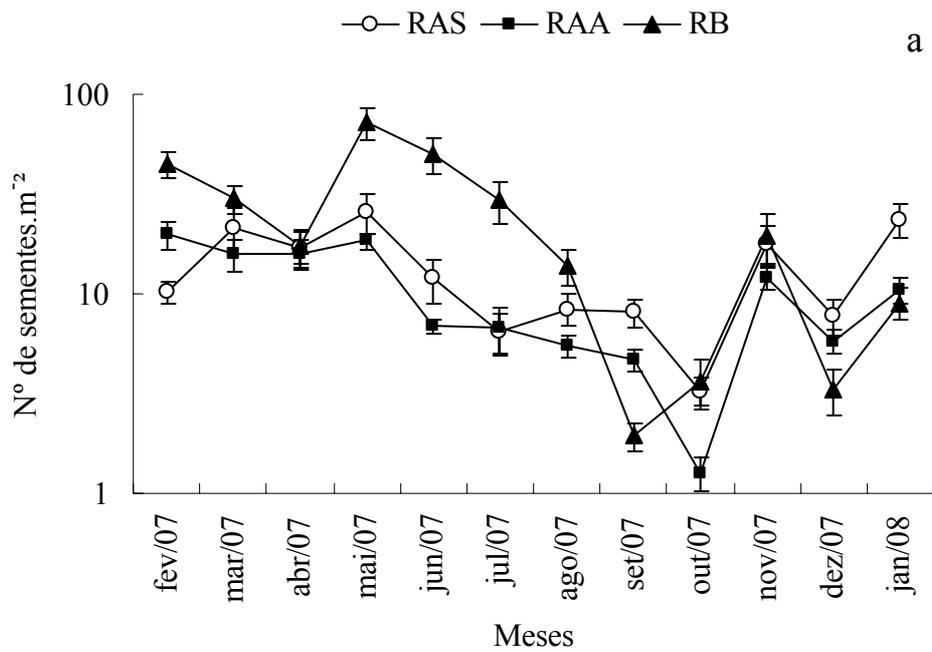


Figura 7. Variação mensal no número de (a) sementes e de (b) espécies amostradas por m^2 , entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008, nas três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Barras verticais representam o erro padrão da média. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa.

O número de sementes e de espécies amostrados na chuva de sementes da RAS, da RAA e da RB não apresentou correlação com a precipitação, temperatura média mensal e temperaturas máxima e mínima absolutas durante o período de estudo ($p > 0,05$ para todas as correlações). Entretanto, quando considerado os meses anteriores ao da coleta houve correlação positiva, no geral alta, e significativa do número de sementes e de espécies com a temperatura média e com a temperatura mínima absoluta nas três florestas, com um atraso de dois a quatro meses (Tabela 3). A temperatura máxima absoluta só apresentou correlação com o número de espécies da RAA e o número de sementes da RB, considerando cinco meses anteriores ao da coleta (Tabela 3). Já a precipitação esteve correlacionada apenas com o número de sementes da RAA (três meses anteriores) e com o número de espécies da RAA e da RB (um mês anterior; Tabela 3).

Tabela 3. Correlações de Spearman (r) entre o número de sementes e de espécies que caíram nos coletores de sementes e as variáveis climáticas para o período de maior deposição de sementes e de espécies nas três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. Entre parênteses, número de meses anteriores à coleta de sementes em que o número de sementes e/ou o número de espécies apresentou maior correlação com a variável climática. # = valor médio da variável climática no mês em que apresentou a maior correlação com o número de sementes e/ou de espécies; * = valor médio da variável climática no próprio mês da coleta de dados. $T_{média}$ = temperatura média; T_{maxabs} = temperatura máxima absoluta; T_{minabs} = temperatura mínima absoluta; Prec. = precipitação, NS = não significativo; $\alpha < 0,05$. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa.

Variáveis climáticas	RAS		RAA		RB	
	Nº de sementes	Nº de espécies	Nº de sementes	Nº de espécies	Nº de sementes	Nº de espécies
$T_{média}$ (°C)	$r = 0,70$ (2) 25 [#] - 23*	$r = 0,76$ (3) 25 [#] - 23*	$r = 0,90$ (2) 25,5 [#] - 24*	$r = 0,74$ (2) 25,5 [#] - 21*	$r = 0,76$ (3) 25 [#] - 19*	0,66 (4) 25 [#] - 18*
T_{maxabs} (°C)	NS	NS	NS	0,73 (5) 34 (35)	0,63 (5) 33 (37)	NS
T_{minabs} (°C)	$r = 0,66$ (2) 18 [#] - 14*	$r = 0,71$ (3) 18 [#] - 14*	$r = 0,80$ (2) 19 [#] - 15*	$r = 0,61$ (4) 16 [#] - 12*	$r = 0,67$ (3) 18 [#] - 7*	$r = 0,66$ (4) 18 [#] - 8*
Prec. (mm)	NS	NS	$r = 0,61$ (3) 293 [#] - 215*	$r = 0,59$ (1) 255 [#] - 197*	NS	$r = 0,66$ (1) 185 [#] - 171*

Comparação com a comunidade arbórea adulta

Todas as espécies amostradas na chuva de sementes das três formações florestais estão representadas na comunidade arbórea adulta (ver Apêndice 1 com a listagem das espécies da comunidade arbórea adulta). Considerando as florestas separadamente, na RAS das 29 espécies de sementes, apenas uma (*Daphnopsis racemosa*) não foi amostrada na comunidade arbórea adulta desta floresta. Entretanto, essa mesma espécie foi amostrada na RAA e também da RB. Na RAA, das 25 espécies de sementes, uma única espécie não foi amostrada como adulto nesta floresta (*Rollinia sericea*), mas foi amostrada na RAS. Por sua vez, na RB das 18 espécies de sementes, duas não foram amostradas como adulto (*Tabebuia cassinoides* e *Rollinia sericea*), mas foram amostradas na RAS e na RAA. O índice de Sorensen calculado entre as espécies da chuva de sementes e a comunidade arbórea adulta mostrou uma elevada similaridade florística entre os estágios ontogenéticos de 44% na RAS, 41% na RAA e 45% na RB. Esses valores foram também muito semelhante entre as florestas.

Quando a comparação é feita entre a composição de espécies de sementes com os adultos imediatamente adjacentes ao seu respectivo coletor, a similaridade aumenta com $67\% \pm 22\%$ (média \pm desvio padrão) das espécies de sementes também presentes como adulto. Na RAS a média foi de $64\% \pm 20\%$; na RAA de $55\% \pm 20\%$ e na RB de $83\% \pm 17\%$. Esses valores foram significativamente diferentes entre RAS/RAA e RB ($p < 0,001$), com uma maior correspondência das espécies de sementes com as espécies de adultos na RB.

A abundância das sementes das espécies da chuva e a abundância dos respectivos adultos apresentaram uma correlação positiva e significativa nas três formações florestais (RAS: $r_{\text{Spearman}} 0,57$, $p = 0,0017$; RAA: $r_{\text{Spearman}} 0,44$, $p = 0,034$; RB: $r_{\text{Spearman}} 0,86$, $p < 0,001$). Logo, as espécies arbóreas adultas mais abundantes também apresentaram um maior número de sementes durante o período de estudo, principalmente na RB em que o r_{Spearman} foi extremamente elevado.

Discussão

A chuva de sementes em três formações florestais de restinga

Em todas as análises, RAS e RAA mostraram ser fisionomias sem diferenças significativas em relação à densidade de sementes, diversidade, abundância de espécies e composição florística. Desse modo, as diferenças edáficas desses dois ambientes parecem não ser suficientes para condicionar diferentes fluxos de sementes entre as duas florestas. Essa semelhança já era esperada visto que as duas áreas são adjacentes e pertencem a uma mesma unidade de vegetação (Floresta de Restinga Alta).

Já na RB, a maior densidade de sementes observada em relação à RAS e à RAA se deve, principalmente, ao elevado número de sementes de *Ilex theezans* e *Gomidesia fenzliana* coletadas durante o período de estudo. Essas duas espécies representam mais de 70% das sementes coletadas nesse ambiente (3174 das 4423 sementes no total). Em relação aos adultos, *Ilex theezans* é a espécie mais comum e *Gomidesia fenzliana* é a sexta espécie mais comum na RB (M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). Segundo Foster (1982), se for considerado coletor por coletor, as amostras podem ser influenciadas pelas espécies mais abundantes. Dessa forma, a presença de adultos reprodutivos dessas duas espécies abundantes na área pode explicar a alta densidade de sementes encontrada, haja vista a alta correspondência de espécies entre a chuva de sementes e os adultos imediatamente adjacentes a cada coletor na RB.

Comparando este estudo com outras formações florestais de restinga, vimos que em uma floresta de restinga não inundável (equivalente à RAS) e em uma floresta de restinga inundável (equivalente à RAA) na Ilha do Mel, PR (ver Tabela 4), Marques (2002) encontrou uma densidade de sementes aproximadamente nove e sete vezes maior do que a encontrada para a RAS e a RAA, respectivamente. Já Guedes e Silva (2003) que também trabalhou em uma floresta de restinga alta (equivalente à RAS) e em uma floresta paludosa (equivalente à RAA) em Bertioga, SP, obteve densidades de sementes mais próximas à da RAS e à da RAA, porém em uma menor área amostral (Tabela 4).

Esta maior densidade de sementes encontrada por Marques (2002) pode ser um reflexo da inclusão de todas as formas de vida na triagem das sementes. Por outro lado, a fenologia de frutificação das espécies das florestas estudadas por Marques (2002) também pode ser responsável pelos resultados obtidos, já que pode ter ocorrido uma maior produção de frutos nessas florestas do que nas florestas do presente estudo e nas florestas do trabalho de Guedes e Silva (2003). Comparando com outras florestais tropicais, as densidades obtidas nas três formações florestais de restinga da Ilha do Cardoso encontram-se dentro dos padrões observados. Penhalber & Mantovani (1997) obtiveram uma densidade de 331,6 sementes.m².ano⁻¹ em um fragmento de floresta ombrófila densa montana de São Paulo; Pivello *et al.* 2006 encontraram 1032 sementes m² em 11 meses de coleta em três fragmentos de floresta ombrófila densa montana em Cotia, grande São Paulo; Grombone-Guaratini & Rodrigues (2002) encontraram 147,08 sementes.m².ano⁻¹ em um fragmento de floresta semidecidual do Estado de São Paulo; em uma floresta tropical africana Clark & Poulsen (2001; ver também Clark *et al.* 2004) coletaram 204 sementes.m².ano⁻¹; Hardesty & Parker (2002) coletaram 297 sementes.m².ano⁻¹ nessa mesma floresta só que em um outro estudo; e Au *et al.* (2006) encontraram 129 sementes.m².ano⁻¹ em uma floresta tropical de Hong Kong. Entretanto, uma comparação mais precisa é difícil devido às diferentes metodologias utilizadas em cada trabalho.

A diversidade na RB foi menor quando comparada com a RAS e a RAA. A menor diversidade se deve, provavelmente, a alta dominância de duas espécies na chuva de sementes dessa fisionomia (*I. theezans* e *G. fenzliana*) o que não é observado na RAS e na RAA nas quais as sementes estão distribuídas mais equitativamente entre as espécies. Por outro lado, a menor diversidade da chuva de sementes da RB pode ser apenas um reflexo da comunidade arbórea adulta adjacente. A Floresta de Restinga Baixa é menos diversa, menos complexa e apresenta uma maior dominância de espécies do que a Floresta de Restinga Alta (Araújo & Lacerda 1987, Sugiyama 1998, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). Como existe uma alta correspondência entre as espécies da chuva de sementes da RB com a vegetação adjacente, a diversidade de sementes dessa floresta

seguiria o mesmo padrão observado na comunidade arbórea adulta. O mesmo é válido para a RAS e a RAA: a maior diversidade nessas florestas é um reflexo da maior diversidade da comunidade arbórea adulta e consequência da alta semelhança entre as espécies da chuva e os adultos. As duas florestas de restinga estudadas por Marques (2002) apresentaram valores de diversidade muito menores quando comparados aos índices obtidos no presente estudo e no trabalho de Guedes e Silva (2003). As sementes coletadas nas florestas de restinga da Ilha do Mel não estão distribuídas de forma equitativa entre as espécies, de acordo com o índice de equabilidade muito baixo obtido nessas florestas (Tabela 4). Como o índice de Shannon é influenciado tanto pela abundância relativa das espécies quanto pela riqueza (Magurran 1996), áreas com grande riqueza de espécies, mas com dominância de poucas delas tendem a ter baixo índice de diversidade de Shannon quando comparado com áreas onde os indivíduos estão distribuídos de maneira mais homogênea entre as espécies. De fato, analisando os índices de diversidade de Shannon de cada fisionomia florestal de restinga na Tabela 4, observa-se que os maiores valores de Shannon estão acompanhados pelos maiores valores de equabilidade e não, necessariamente, pelo maior número de espécies amostradas.

Com relação à síndrome de dispersão, mais de 95% das sementes e das espécies que compõem a chuva de sementes das três formações florestais de restinga da Ilha do Cardoso são zoocóricas. A dispersão de sementes é um dos principais fatores que influenciam a composição de uma floresta e também a regeneração de áreas florestais perturbadas (Gorchov *et al.* 1993; Tabarelli & Peres 2002). Entre 50 e 93% das espécies de plantas tropicais utilizam vetores animais para a disseminação de suas sementes (Howe & Smallwood 1982, Clark & Poulsen 2001), o que implica que a zoocoria tem enorme importância para a manutenção e estruturação de florestas tropicais. Além disso, Clark & Poulsen (2001) afirmam que o comportamento e as preferências alimentares dos agentes dispersores podem influenciar a distribuição das sementes pela floresta e, conseqüentemente, a abundância e a diversidade da comunidade. As espécies de estágios tardios da sucessão florestal geralmente são dispersas por animais, especialmente aves, enquanto que espécies

de fases sucessionais iniciais são comumente dispersas pelo vento. Em florestas tropicais o predomínio de um ou de outro na comunidade pode indicar seu estágio sucessional e/ou seu grau de conservação (Harper 1977, van der Pijl 1982, Terborgh 1990, Guevara & Laborde 1993, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993, Wheelwright 1993). Espera-se, portanto, que florestas conservadas e sem impacto aparente apresentem predomínio de zoocoria e pouca anemocoria, como é o caso das três formações florestais de restinga da Ilha do Cardoso. A alta proporção de sementes e de espécies zoocóricas também foi observada por Marques (2002), nas duas florestas de restinga da Ilha do Mel, PR, e por Guedes e Silva (2003) nas duas florestas de restinga de Bertioga, SP.

Myrtaceae foi a família com maior riqueza de espécies nas três áreas estudadas. Este mesmo padrão foi observado por Guedes e Silva (2003) nas duas formações florestais de restinga estudadas em Bertioga, SP. Lauraceae foi a segunda família mais rica na RAS e na RAA e também nas florestas estudadas por Guedes e Silva (2003). A grande riqueza de espécies da família Myrtaceae também foi observada na comunidade arbórea adulta em algumas florestas de restinga, inclusive na área do presente estudo (Cesar & Monteiro 1995, Sugiyama 1998, Assumpção & Nascimento 2000, Assis *et al.* 2004, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados).

Apesar de o maior número de sementes e de espécies ter sido amostrado entre o meio da estação chuvosa e o início da estação seca na RAS e na RAA, e nos meses mais frios e secos na RB, não houve correlação com a precipitação e as temperaturas média, máxima e mínima absolutas durante o período de estudo. Como o clima da Ilha do Cardoso é pouco sazonal (Setzer 1946, Thornthwaite 1948), Talora & Morrellato (2000) sugerem que esta baixa sazonalidade oferece condições pouco restritivas para o desenvolvimento e amadurecimento dos frutos durante todo o ano, podendo explicar a coleta de sementes durante o ano inteiro e a não correlação com os dados de temperatura e pluviosidade. Além disso, de acordo com Snow (1965) e Hilty (1980) a produção contínua de frutos e a predominância de dispersão zoocórica seria uma estratégia para a manutenção de recursos aos animais dispersores de sementes. Entretanto, Marques *et al.* (2004) sugerem que as plantas podem apresentar respostas fenológicas atrasadas em relação a determinados estímulos

ambientais e por isso não apresentariam correlação com as variáveis climáticas do próprio mês de observação. De fato, o número de sementes e de espécies coletado na chuva de sementes das três formações florestais só esteve correlacionado com as variáveis climáticas de um a cinco meses anteriores ao da coleta de dados. Analisando somente os meses nos quais houve a maior coleta de sementes e de espécies em cada floresta e os dados das variáveis climáticas dos meses anteriores que apresentaram correlação com a chuva de sementes foi possível verificar que o número de sementes e de espécies esteve sempre correlacionado com os meses em que as temperaturas média e mínima absoluta (nas três florestas) e precipitação (na RAA e na RB) eram maiores do que no próprio mês de coleta. Desse modo, o estímulo para a produção dos frutos parece ter ocorrido no início da estação quente e úmida para as três formações florestais (de um a cinco meses antes que os da coleta de sementes) em que, provavelmente, deve ter iniciado a floração. Nossa hipótese é que a floração deve ser estimulada por temperaturas mais elevadas e maior precipitação. Com isso, o maior número de frutos começou a cair nos coletores no meio da estação quente e úmida na RAS e na RAA e na estação fria e seca na RB. Para a RAA, a precipitação parece ser uma variável importante relacionada com a produção de frutos. Como essa fisionomia é condicionada pelo regime hídrico local, onde o lençol freático aflora praticamente o ano inteiro, é possível que a maior precipitação de um a três meses anteriores ao pico de frutificação também estimule a floração e, conseqüentemente, a produção de frutos. Em trabalho sobre fenologia de espécies de dossel e sub-bosque de duas florestas de restinga na Ilha do Mel, PR, Marques & Oliveira (2004) observaram um padrão semelhante ao das florestas do presente estudo. Nestas florestas de restinga, picos de frutos imaturos e maduros se sucederam no final de estação superúmida e estiveram correlacionados a maiores comprimento do dia, temperatura e precipitação de dois a quatro meses anteriores (início da estação quente e úmida), época que, segundo os dados de fenologia dos autores, se deu o início da floração.

Comparação com a comunidade arbórea adulta

Durante o período de estudo a chuva de sementes das três formações florestais de restinga da Ilha do Cardoso foi composta apenas por espécies presentes na comunidade arbórea adulta local. A composição da chuva de sementes deve refletir, portanto, as espécies que frutificaram nas proximidades dos coletores (Saulei & Swaine 1988). Quando considerado cada coletor separadamente e a vegetação imediatamente adjacente, ou seja, dentro da parcela onde estava instalado, a RAS e a RAA obtiveram uma menor correspondência, mas ainda sim alta, da chuva de sementes com os adultos do que a RB. Como mais de 90% das sementes e das espécies da chuva dessas florestas são zoocóricas, os dispersores de sementes devem exercer um papel fundamental no padrão de deposição de sementes na RAS e na RAA, levando sementes de uma parcela a outra e, conseqüentemente, aumentando o espalhamento das espécies e diminuindo a correspondência com os adultos imediatamente adjacentes. Além disso, analisando a curva de abundância das espécies de sementes, vemos que a RAS e a RAA apresentam mais espécies raras do que a RB. O maior número de espécies raras nas florestas altas também pode ser responsável pela menor correspondência com os adultos, uma vez que a amostragem dessas espécies é mais difícil.

Entretanto, apesar da total correspondência entre as espécies da chuva de sementes e as espécies da comunidade arbórea, 70% das espécies arbóreas adultas não foram encontradas nos coletores da chuva de sementes. A ausência das sementes de 70% das espécies de adultos locais nos coletores sugere que a maioria das espécies ou dos indivíduos pode não ter se reproduzido ao longo do ano de estudo. Alguns autores indicam que muitas espécies tropicais se reproduzem supra-anualmente (Foster 1982, van Schaik *et al.* 1993). De fato, algumas espécies muito abundantes no banco de plântulas das florestas estudadas, como *Calophyllum brasiliense*, na RAS e na RAA, e *Myrcia bicarinata*, na RB (Obs. Pess.), praticamente não frutificaram durante o período de estudo, sugerindo que as mesmas não se reproduzem todos os anos. Além da biologia das espécies, outros fatores podem contribuir para a não reprodução dos indivíduos adultos, como condições climáticas anômalas (el Niño, por exemplo), baixa precipitação ou baixa produtividade generalizada de frutos.

Como não há o acompanhamento da fenologia reprodutiva das espécies a longo prazo nas áreas de estudo, não é possível saber se a produção de frutos entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008 foi abaixo do normal. As condições climáticas também não apresentaram anomalias neste período (P. Sentelhas dados não publicados). Além disso, como os coletores representam apenas uma amostra do que realmente chega de sementes em cada floresta, algumas espécies podem não ter sido coletadas porque são raras, ou porque simplesmente, devido ao acaso, não caíram nos coletores. A distribuição espacial dos coletores, o esforço amostral e a ação dos dispersores também podem ter contribuído para que 70% das espécies da comunidade arbórea adulta não tenham sido amostradas nos coletores de sementes.

Os resultados dos estudos que comparam a chuva de sementes com a vegetação adjacente têm-se mostrado muito controversos. Grombone-Guaratini & Rodrigues (2002) encontraram uma alta similaridade entre a chuva de sementes e a comunidade ao redor dos coletores de uma floresta semidecidual de São Paulo, com aproximadamente 70% de propágulos autóctones. Jensen (1998) também observou uma alta similaridade (> 90%) entre a chuva de sementes e os adultos. Por outro lado, Drake (1998) encontrou uma baixa similaridade entre a chuva e os adultos em uma floresta havaiana e Hardesty & Parker (2002) também encontraram uma baixa similaridade entre a chuva de sementes e os adultos devido à falha na reprodução das espécies locais e à chegada de sementes oriundas de dispersão de longa distância, em uma floresta tropical africana. Já a chuva de sementes estudada por Saulei & Swaine (1988) em uma floresta tropical de Papua Nova Guiné era composta tanto por espécies presentes na proximidade quanto por espécies vindas de locais distantes.

Ao contrário do que Hardesty & Parker (2002) encontraram, a abundância de adultos está positivamente correlacionada com a abundância de sementes na RAS, na RAA e na RB. Logo, as espécies mais abundantes como adultos também foram as mais abundantes como sementes. A abundância na comunidade arbórea adulta parece prever, portanto, a abundância da chuva de sementes nas florestas de restinga estudadas. As espécies mais abundantes da chuva também ocorreram na maioria dos coletores nas áreas de estudos. De acordo com Harper (1977), a maioria

das sementes é depositada muito próxima à planta-mãe e, conseqüentemente, nem todos os locais adequados para a germinação estariam acessíveis e disponíveis para a colonização (Nathan & Muller-Landau 2000). Para Satterthwaite (2007), locais onde a população de uma determinada espécie for densa (e a deposição de sementes for agregada) serão primariamente limitados em relação a locais adequados para a germinação das sementes; por outro lado, locais afastados do adensamento de uma determinada espécie serão primariamente limitados em relação à chegada de sementes. Como as espécies mais abundantes como adultos também foram as espécies com maior número de sementes nas três florestas é possível que a distribuição das sementes nas três formações florestais de restinga estudadas seja agregada. Dessa forma, as espécies devem ser limitadas, principalmente, em relação a locais adequados para a germinação das suas sementes, de acordo com Satterthwaite (2007). A limitação a locais adequados para a germinação das sementes tem conseqüências importantes para a estruturação da comunidade de plântulas subsequente, uma vez que só germinarão as sementes que forem depositadas em locais biótica (pressão por herbívoros, patógenos e fungos) e abioticamente (disponibilidade de luz, água e temperatura) adequados para a sua germinação.

Conclusões

Apesar do pouco tempo de estudo, alguns padrões importantes para a estruturação das comunidades das três florestas estudadas emergiram. A RAS e a RAA apresentaram uma chuva de sementes com diversidade e composição florística semelhantes, se distinguindo da RB (com menor diversidade de espécies). A chuva de sementes das três formações é composta predominantemente por espécies zoocóricas indicando a importância dos agentes dispersores no padrão de deposição das sementes e de estruturação destas florestas. Além disso, foi possível observar que os padrões sazonais de frutificação das espécies estão relacionados com as variáveis climáticas de meses anteriores aos da coleta de dados. A chuva de sementes das três florestas é composta apenas por espécies presentes na comunidade arbórea adulta adjacente. Sugerimos, portanto, que as

semelhanças e as diferenças de diversidade, de composição florística e de estrutura entre a chuva de sementes da RAS, da RAA e da RB observadas são um reflexo da diversidade, da composição florística e da estrutura da comunidade de espécies arbóreas local das três formações florestais, haja vista a alta correspondência das espécies da chuva de sementes com as espécies arbóreas. Ainda, a maior correspondência encontrada entre as espécies de sementes e as espécies arbóreas adjacentes da RB se deve ao maior número de espécies raras na RAS e na RAA e também à ação dos dispersores de sementes que levam espécies de um coletor a outro nessas florestas. Uma outra hipótese importante sugerida nesse trabalho é que as espécies arbóreas das três formações florestais são limitadas principalmente quanto ao local seguro para germinação de suas sementes e não em relação à dispersão, devido à deposição agregada e próxima à planta-mãe das sementes. Desse modo, as sementes chegam às florestas, mas só germinam se são depositadas em locais biótica e abioticamente adequados. É importante ressaltar também que as variações de abundância, de distribuição espacial das espécies, de composição florística, de diversidade e de correspondência com os adultos observadas na chuva de sementes das três formações florestais de restinga podem ser influenciadas pela autocorrelação espacial entre as parcelas e os coletores de sementes, respectivamente, devido ao esforço amostral e à distância entre as amostras, e que esse efeito deve ser investigado.

Tabela 4. Comparação entre trabalhos sobre chuva de sementes em Florestas de Restinga do litoral do Estado de São Paulo e litoral do Estado do Paraná. Densidade = sementes.m².ano⁻¹; S = n° de espécies; H' (J) = índice de diversidade de Shannon (equilíbrio).

Estudo	Fisionomia	Densidade	S	H' (J)	Metodologia
Presente estudo (Faria & Oliveira 2008)	Floresta de Restinga Alta Seca (Ilha do Cardoso, Cananéia, SP)	161,1	38	2,40 (0,66)	12 meses 30 coletores de 0,5 m ² Sementes de espécies arbóreas
Presente estudo (Faria & Oliveira 2008)	Floresta de Restinga Alta Alagada (Ilha do Cardoso, Cananéia, SP)	123,4	37	2,31 (0,64)	12 meses 30 coletores de 0,5 m ² Sementes de espécies arbóreas
Presente estudo (Faria & Oliveira 2008)	Floresta de Restinga Baixa (Ilha do Cardoso, Cananéia, SP)	294,9	28	1,69 (0,51)	12 meses 30 coletores de 0,5 m ² Sementes de espécies arbóreas
Guedes e Silva (2003)	Floresta Paludosa sobre substrato turfo (Bertioga, SP)	74,2	30	2,69 (0,79)	12 meses 24 coletores de 0,25 m ² Sementes de espécies arbustivo-arbóreas
Guedes e Silva (2003)	Floresta de Restinga Alta (Bertioga, SP)	201,0	28	1,38 (0,41)	12 meses 24 coletores de 0,25 m ² Sementes de espécies arbustivo-arbóreas
Marques (2002)	Floresta não inundável (Ilha do Mel, PR)	923,3	55	0,39 (0,10)	24 meses 60 coletores de 0,25 m ² Sementes de todas as formas de vida
Marques (2002)	Floresta inundável (Ilha do Mel, PR)	765,5	75	0,91 (0,21)	24 meses 60 coletores de 0,25 m ² Sementes de todas as formas de vida

Referências bibliográficas

- ARAÚJO, D.S.D. & LACERDA, L.D. 1987. A natureza da restinga. *Ciência Hoje* 6(33): 42-48.
- ASSIS, A.M., PEREIRA, O.J. & THOMAZ, L.D. 2004. Fitossociologia de uma floresta de restinga no Parque Estadual Paulo César Vinha, Setiba, município de Guarapari (ES). *Revista Brasileira de Botânica* 27(2):349-361.

- ASSUMPÇÃO, J. & NASCIMENTO, M.T. 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **14**:301-315.
- AU, A.Y.Y, CORLETT, R.T. & HAU, B.C.H. 2006. Seed rain into upland communities in Hong Kong, China. *Plant Ecology* **186**:13-22.
- BARROSO, G.M., MORIM, M.P., PEIXOTO, A.L. & ICHASO, C.L.F. 1999. *Frutos e sementes – morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas*. Viçosa: Editora da Universidade Federal de Viçosa.
- BEGON, M, TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. 4ª edição. Porto Alegre: Artmed.
- BIONDINI, M.E., BONHAM, C.D. & REDENTE, E.F. 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. *Vegetatio* **60**:25-36.
- BLANK, S., SEITER, C. & BRUCE, P. 2000. *Resampling Stats Add-in for Excell software*. Resampling Stats Inc.
- CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba – SP. *Naturalia* **20**:89-105.
- CLARK, C.J. & POULSEN, J.R. 2001. The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* **33**(4):606-620.
- CLARK, C.J., POULSEN, J.R., CONNOR, E.F. & PARKER, V.T. 2004. Fuiting trees as dispersal foci in a semi-deciduous tropical forest. *Oecologia* **139**:66-75.
- COUTO, O.S. & CORDEIRO, R.M.S. 2005. *Manual de reconhecimento de espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo*. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, Departamento do Estado de Proteção de Recursos Naturais – DEPRN – São Paulo.

- DRAKE, D.R. 1998. Relationships among the seed rain, seed bank and vegetation of a Hawaiian forest. *Journal of Vegetation Science* **9**:103-112.
- FOSTER, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado Island. In: Leigh, E.G., Rand, A.S. & Windsor, D.M. (Eds.). *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- GORCHOV, D. L., CORNEJO, F., ASCORRA, C. & JARAMILLO, M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* **107/108**:339-349.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- GROMBONE-GUARATINI, M.T. & RODRIGUES, R.R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **18**:759-774.
- GUEDES E SILVA, D.C. 2003. *Florística, estrutura e informações sobre a regeneração natural de fragmentos de floresta de restinga no município de Bertioga – SP*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- GUEVARA, S. & LABORDE, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* **107/108**:319-338.
- HARDESTY, B.D. & PARKER, V.T. 2002. Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology* **164**:49-64.
- HARMS, K.E., WRIGHT, S.J., CALDERÓN, O., HERNÁNDEZ, A. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**:493-495.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Londres: Academic Press.
- HILTY, S.L. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica* **12**(4):292-306.

- HOWE, H.F & SMALWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**:201-228.
- HUTCHINGS, M.J. 1986. The structure of plant populations. In: Crawley, M.J. (Org.). *Plant ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- JENSEN, K. 1998. Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relations to above-ground vegetation. *Flora* **193**:345-359.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores Brasileiras*. Nova Odessa: Editora Plantarumm.
- LORENZI, H. 1998. *Árvores Brasileiras*. Vol. 2. Nova Odessa: Editora Plantarumm.
- MAGURRAN, A.E. 1996. *Ecological diversity and its measurement*. Londres: Chapman and Hall.
- MANLY, B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Glasgow: Chapman & Hall.
- MARQUES, M.C.M. 2002. *Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR*. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- MARQUES, M.C.M., ROPER, J.J. & SALVALAGGIO, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life forms in a Subtropical Forest in Southern Brazil. *Plant Ecology* **173**:203- 213.
- MARQUES, M.C.M. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies de dossel e do sub-bosque de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **27**(4):713-723.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. & SOTO-CASTRO, A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* **107/108**:299-318.
- McCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1999. PC-ORD. *Multivariate analysis of ecological data, Version 4.20*. MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon.
- MULLER-LANDAU, H.C., WRIGHT, J.P., CALDERÓN, O., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical

- forest. In: Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation*. Wallingford: CABI Publishing.
- 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.
- PENHALBER, E.F. & MANTOVANI, W. 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Botânica* **20**:205-220.
- PIVELLO, V.R., PETENON, D., JESUS, F.M., MEIRELLES, S.T., VIDAL, M.M., ALONSO, R.A.S., FRANDO, G.A.D.C. & METZGER, J.P. 2006. Chuva de sementes em fragmentos de Floresta Atlântica (São Paulo, SP, Brasil), sob diferentes situações de conectividade, estrutura florestal e proximidade da borda. *Acta Botânica Brasilica* **20**(4):845-859.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- SAMPAIO, D., SOUZA, V.C., OLIVEIRA, A.A., PAULA-SOUZA, J. & RODRIGUES, R.R. 2005. *Árvores da restinga – Guia de Identificação*. São Paulo: Editora Neotrópica.
- SATTERHWAITE, W.H. 2007. The importance of dispersal in determining seed versus safe site limitation of plant populations. *Plant Ecology* **193**:113-130.
- SAULEI, S.M. & SWAINE, M.D. 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *Journal of Ecology* **76**(4):1133-1152.
- SETZER, J. 1946. *Contribuição para o estudo do Clima do Estado de São Paulo*. São Paulo: Escolas Profissionais Salesianas.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.
- SNOW, D.W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* **15**:274-281.
- STATSOFT, Inc. 2001. *STATISTICA (data analysis software system), version 6*. www.statsoft.com.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* **11**:119-159.

- TABARELLI, M. & PERES, C.A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic Forest: implications for Forest regeneration. *Biological Conservation* **106**: 165-176.
- TALORA, D.C. & MORELLATO, L.P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **23**(1): 13-26.
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal-commentary. In: Bawa, K.S. & Handley, M. (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Paris: The Parthenon Group.
- THORNTHWAITE, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* **38**:55-94.
- VAN DER PIJL, A. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 2nd edition. Berlin: Springer-Verlag.
- VAN SCHAIK, C.P., TERBORGH, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**:353-377.
- WANG, B.C. & SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* **17**(8):379-385.
- WHEELWRIGHT, N. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds and heritability. *Vegetatio* **107/108**:163-17.
- WRIGHT, S.J., MULLER-LANDAU, H.C., CALDERÓN, O. & HERNANDEZ, A. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* **86**(4):848-860.
- ZIMMERMAN, G.M., GOETZ, H. & MIELKE Jr., P.W. 1985. Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. *Ecology* **66**:606-611.

Apêndice 1. Composição florística da comunidade arbórea adulta de cada uma das três formações florestais de restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa. Fonte: Banco de dados do projeto temático BIOTA/FAPESP “Diversidade, dinâmica e conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes” - Processo nº 1999/09635-0 para RAS e RAA; M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados para a RB.

Família	Espécie	RAS	RAA	RB
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	X	X	X
Annonaceae	<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.	X	X	X
	<i>Rollinia sericea</i> (R.E. Fr.) R.E. Fr.	X		
	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	X	X	
	<i>Xylopia langsdorffiana</i> A.St.-Hil. & Tul.	X	X	X
Apocynaceae	<i>Malouetia arborea</i> (Vell.) Miers	X		
Aquifoliaceae	<i>Ilex amara</i> (Vell.) Loes.	X	X	X
	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	X	X	X
	<i>Ilex theezans</i> Mart.	X	X	X
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	X	X	X
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	X	X	
	<i>Bactris setosa</i> Mart.	X		
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	X	X	X
	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	X	X	X
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	X	X	
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	X	X	X
	<i>Tabebuia alba</i> (Cham.) Sandwith	X	X	
	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	X	X	
Boraginaceae	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	X		
Cecropiaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> (Schott) Rizzini	X	X	
	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	X	X	X
Celastraceae	<i>Maytenus robusta</i> Reissek	X	X	X
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum brasiliense</i> Mart. Ex Miq.		X	
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	X	X	X
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	X	X	X
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	X	X	X
	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	X	X	X
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	X	X	
Cunoniaceae	<i>Weinmannia paulliniifolia</i> Pohl. Ex Ser.	X		X
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.		X	
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) Schult.	X	X	X
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	X	X	
	<i>Aparisthium cordatum</i> (Juss.) Baill.	X	X	
	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	X	X	
	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	X	X	X
Fabaceae	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) J.F. Macbr.	X	X	X

Apêndice 1 Cont.

Família	Espécie	RAS	RAA	RB	
Fabaceae	<i>Hymenolobium janeirense</i> Kuhlms.	X	X		
	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	X	X	X	
Humiriaceae	<i>Humiriastrum dentatum</i> (Casar.) Cuatrec.	X	X	X	
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	X	X		
	<i>Aniba viridis</i> Mez	X	X		
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	X	X		
	<i>Nectandra grandiflora</i> Nees & C. Mart. ex Nees	X	X	X	
	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees	X	X		
	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Baitello	X	X		
	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	X	X		
	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	X	X	X	
	<i>Ocotea pulchra</i> Vattimo	X			
	<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Baitello	X	X		
	<i>Persea cf. pyrifolia</i> Nees & Mart. ex Nees			X	
	Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A.Juss.	X	X	X
	Melastomataceae	<i>Miconia chartacea</i> Triana		X	
<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne		X	X	X	
<i>Miconia saldanhaei</i> Cogn.		X			
<i>Tibouchina trichopoda</i> (DC.) Baill.			X		
Meliaceae	<i>Cabrarea canjerana</i> (Vell.) Mart.	X			
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	X	X		
Mimosaceae	<i>Abarema brachystachya</i> (DC.) Barneby & J. W. Grimes	X	X	X	
	<i>Abarema langsdorffii</i> (Benth.) Barneby & J. W. Grimes	X	X		
	<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes	X	X	X	
Monimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i> Peixoto	X			
	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins		X		
Myrsinaceae	<i>Cybianthus peruvianus</i> (A. DC.) Miq.	X	X	X	
	<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez			X	
	<i>Rapanea guianensis</i> Aubl.	X		X	
	<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez	X	X	X	
	<i>Rapanea venosa</i> (A. DC.) Mez	X	X	X	
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	X	X	X	
	<i>Calyptrocalyx concinna</i> DC.	X	X	X	
	<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	X			
	<i>Eugenia stigmatica</i> DC.	X	X		
	<i>Eugenia sulcata</i> Spring	X	X	X	
	<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	X	X	X	
	<i>Gomidesia affinis</i> (Cambess.) D. Legrand	X	X		
	<i>Gomidesia fenzliana</i> O. Berg	X	X	X	
	<i>Gomidesia schaueriana</i> O. Berg	X	X	X	
	<i>Marlierea racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	X	X		
	<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	X			
	<i>Myrcia bicarinata</i> (O. Berg) D. Legrand	X	X	X	

Apêndice 1 Cont.

Família	Espécie	RAS	RAA	RB
Myrtaceae	<i>Myrcia glabra</i> (O. Berg) D. Legrand	X	X	X
	<i>Myrcia grandiflora</i> (O. Berg) Nied.	X	X	
	<i>Myrcia insularis</i> Gardner		X	
	<i>Myrcia multiflora</i> DC.	X	X	X
	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.		X	
	<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	X	X	X
	<i>Myrcia rostrata</i> DC.	X		X
	<i>Neomitranthes glomerata</i> (D. Legrand) D. Legrand		X	
	<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	X	X	X
	<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	X	X	X
	<i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> Proença	X	X	X
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	X	X	X
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> (A. DC.) Baill.	X		
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	X	X	
	<i>Ximenia americana</i> L.	X		
Oleaceae	<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) P.S Green	X	X	
Podocarpaceae	<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch ex Endl.	X		
Rubiaceae	<i>Alibertia myrciifolia</i> Spruce ex K. Schum.	X	X	X
	<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	X	X	X
	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	X	X	X
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	X	X	
Sapotaceae	<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	X		
	<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	X	X	X
	<i>Pouteria beaurepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	X	X	X
Styracaceae	<i>Styrax glaber</i> Sw.	X	X	
Symplocaceae	<i>Symplocos laxiflora</i> Benth.		X	
Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i> (Schrad) Kobuski	X	X	X
	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	X	X	X
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.		X	X

Capítulo 2

Estrutura da comunidade de plântulas em três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

**Estrutura da comunidade de plântulas em três formações florestais de restinga
na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil**

Mariana Brando Balázs da Costa Faria e Alexandre Adalardo de Oliveira

Resumo

A comunidade de plântulas de três formações florestais de restinga (Floresta de Restinga Alta Seca – RAS e Alagada – RAA e Floresta de Restinga Baixa - RB) da Ilha do Cardoso foi descrita através de 30 conjuntos de três parcelas de 1 x 1 m em cada local de estudo (90 m² por floresta). A RAS apresentou 864 indivíduos, pertencentes a 57 espécies; a RAA, 822 indivíduos pertencentes a 57 espécies e a RB, 1633 indivíduos pertencentes a 52 espécies. A RB apresentou um número médio de indivíduos, número médio de espécies e diversidade significativamente maiores quando comparados com a RAS e RAA ($p < 0,001$). Não foram encontradas diferenças significativas entre RAS e RAA. A análise de MRPP mostrou que RB é floristicamente diferente de RAS e de RAA ($A = 0,1577$; $p < 0,001$) e que não há diferenças entre RAS e RAA ($A = 0,0016$; $p = 0,275$). Os padrões encontrados de diversidade e densidade de plântulas foram o oposto do que foi previsto, já que a Floresta de Restinga Alta é conhecida por ser uma formação mais complexa e com maior diversidade, em relação aos adultos arbóreos, do que a Floresta de Restinga Baixa. Sugerimos que a comunidade de plântulas dessas florestas seja estruturada de formas distintas devido a filtros ecológicos que limitam a germinação e o estabelecimento de plântulas. Predizemos também que a inversão de valores de diversidade das comunidades de plântulas e adultos deve-se a processos dependentes da densidade decorrentes do estabelecimento diferenciado na fase de plântula.

Palavras-chave: plântula, recrutamento de plântulas, floresta de restinga, floresta tropical, diversidade, estrutura de comunidades.

Abstract

The seedling community in three types of restinga forest (Tall Restinga Forest – TR, Tall Seasonal Swamp Restinga Forest – TSR and Short Restinga Forest - SR) in Ilha do Cardoso was described

using 30 groups of three 1 x 1 m plots of in each edaphic environment (90 m² per forest). The TR presented 864 individuals and 57 species; TSR, 822 individuals and 57 species and SR, 1633 individuals and 52 species. The SR achieved average numbers of individuals, species and diversity significantly higher than TRF and TSR ($p < 0,001$). No significant difference was found between TR and TSR. The MRPP analysis showed that SR community structure is different from TR ($A = 0,1410$; $p < 0,001$) and TSR ($A = 0,1999$; $p < 0,001$) and there are no differences between TR and TSR ($A = 0,0027$; $p = 0,237$). The patterns of seedling diversity and density found in this study were the opposite of what we had predicted, because the Tall Restinga Forest is known to be a more complex vegetation, with higher values of richness and diversity for adult trees when compared to Short Restinga Forest. We suggest that the seedling communities of these forests are distinguished primarily by ecological filters that limit germination and seedling establishment and secondarily by the density dependent processes that act changing diversity values between Tall and Short Restingas.

Key-words: seedling, seedling recruitment, restinga forest, tropical forest, diversity, community structure.

Introdução

A heterogeneidade ambiental tem sido utilizada para explicar a coexistência de espécies em florestas tropicais e, conseqüentemente, a sua alta diversidade (Tilman & Pacala 1993, Webb & Peart 2000). Entretanto, o alto número de espécies encontrado em pequenas áreas (um hectare) sugere que a heterogeneidade ambiental é insuficiente para explicar a diversidade local de espécies arbóreas (Webb & Peart 2000, Harms et al. 2001). Desse modo, o papel do habitat no controle da distribuição e diversidade de espécies, e também nos padrões de regeneração de florestas tropicais tem sido estudado através de pequenas áreas espaciais (Baraloto & Goldberg 2004, Norden et al. 2007), geralmente se concentrando no estágio de plântula, por ser um estágio crítico na dinâmica de populações (Clark 1986).

Um dos principais mecanismos de manutenção da diversidade do componente arbóreo em florestas tropicais é a variabilidade no recrutamento das plântulas, resultante da interação de diversos fatores, como as variações no número de sementes produzido e/ou disperso e os processos pós-dispersão (Kobe 1999, Nathan & Muller-Landau 2000, Wright 2002). Diferenças no sucesso de estabelecimento pós-dispersão ocorrem devido a diferenças nas taxas de germinação entre as espécies, competição, herbivoria, microtopografia, características químicas e físicas do solo, disponibilidade de nutrientes, disponibilidade de luz e estresse hídrico e microclimático, que alteram a sobrevivência e o desempenho das plântulas (Webb & Peart 2000, Harms & Paine 2003, Gómez-Aparicio et al. 2005, Alves & Metzger 2006).

De acordo com Kollmann (2000), os padrões de estabelecimento de plântulas são afetados principalmente por diferenças entre microhabitats. Assim, uma avaliação de qual microhabitat, sob que determinadas condições, constitui um local adequado para o estabelecimento de plântulas é essencial para o entendimento da estrutura espacial e dinâmica de populações de plantas (Gómez-Aparicio et al. 2005).

Na Ilha do Cardoso, três tipos de Floresta de Restinga são caracterizadas tanto por diferenças edáficas, quanto florísticas e estruturais do componente arbóreo adulto (Sugiyama 1998, Gomes 2005, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). Nestas florestas, pouco se sabe sobre o seu componente regenerante (plântulas). O objetivo do presente estudo foi verificar se, na comunidade de plântulas de Florestas de Restinga, diferenças estruturais e edáficas também estão relacionadas a variações na composição e na diversidade da guilda local de plântulas de espécies arbóreas.

Material e métodos

Área de estudo

Ver item Área de Estudo na página 9.

Coleta e análise dos dados

Para a caracterização da comunidade de plântulas de espécies arbóreas da RAS, RAA e RB foram alocados 30 conjuntos de três parcelas de 1 x 1 m (Figura 1), em cada local de estudo (unidade amostral = 3 m²), totalizando 90 m² de área amostral por formação florestal. Cada parcela de plântula do conjunto foi estabelecida a uma distância de 2 m em relação a coletor de sementes central (Capítulo 1), no interior de uma parcela de 20 x 20 m (Figura 2). Todos os indivíduos ≤ 50 cm de altura foram determinados e contados. As determinações foram feitas no local, sem a retirada dos indivíduos, em novembro de 2006 na RAS e na RAA e em março de 2007 na RB.



Figura 1. Parcelas de plântulas. A) Vista geral de parcela de plântulas instalada em Floresta de Restinga Alta Seca; B) Detalhe de parcela de plântula em Floresta de Restinga Alta Seca; C) Detalhe de parcela de plântula em Floresta de Restinga Alta Alagada; D) Detalhe de parcela de plântula em Floresta de Restinga Baixa.

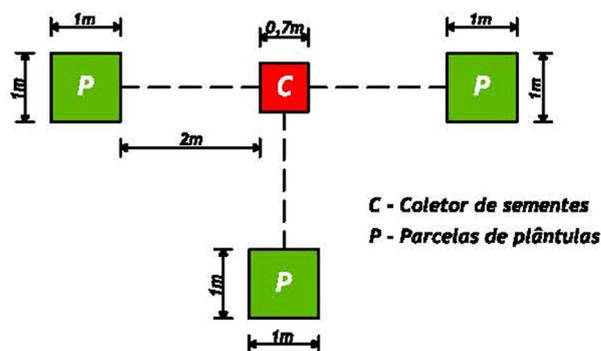


Figura 2. Configuração espacial do conjunto de coletor de sementes e três parcelas de plântulas instalado nas Florestas de Restinga estudadas na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

Testes de permutação (Manly 1997) foram utilizados para verificar se o número médio de indivíduos e de espécies amostradas para cada formação florestal realmente diferiam entre si. Os dados originais de número de indivíduos e de espécies de cada unidade amostral, em cada formação florestal foram aleatorizados 1000 vezes sem reposição entre as três áreas. As diferenças entre as médias observadas foram comparadas com a distribuição nula produzida por essas aleatorizações. A significância das diferenças entre as médias observadas foi estimada pela proporção dos dados gerados pela aleatorização que apresentasse valores de diferenças entre as médias iguais ou maiores do que as diferenças observadas. As aleatorizações foram feitas através do Resampling Add-In for Excell v2.0 (Blank *et al.* 2000).

Para retirar o efeito da densidade de indivíduos nas estimativas de riqueza foram feitas simulações de amostra de indivíduos para cada ambiente estudado, obtendo uma riqueza média ponderada por indivíduos. A partir do conjunto total de indivíduos amostrados em cada formação florestal, foi calculada a riqueza média esperada a partir de 1000 re-amostragens com reposição de um número pré-determinado de indivíduos (37; número médio de indivíduos por 3 m² considerando os três ambientes juntos). Para essa análise foi empregado o comando “riqueza” (A.A. de Oliveira) produzido na linguagem R (R Development Core Team 2007). Os valores médios obtidos foram confrontados com os intervalos de confiança de 95% da distribuição produzida pela simulação.

A comparação entre as três formações florestais em relação à diversidade de espécies foi feita através do índice de diversidade de Shannon, baseado em logaritmos naturais e pelos diagramas de

Whittaker (Magurran 1996). Para verificar se os valores obtidos de diversidade de Shannon para cada ambiente realmente diferiam entre si, foram feitos testes de permutação (Manly 1997), aleatorizando 1000 vezes sem reposição os índices de Shannon obtidos para cada conjunto de parcelas de plântulas entre as três formações florestais.

Para comparar as parcelas de cada floresta quanto à similaridade florística foi feito um dendrograma de similaridade. A significância dos grupos formados pelo dendrograma foi testada através do Procedimento de Permutação de Resposta Múltipla, conhecido como MRPP (Biondini *et al.* 1985, Zimmerman *et al.* 1985, McCune & Mefford 1999). O teste foi feito a partir de uma matriz de dados de abundância das espécies em cada área e testou se as composições de plântulas dos grupos são mais similares entre si do que seria esperado caso as amostras estivessem distribuídas ao acaso entre todas as áreas. Esta estatística, denominada “A”, varia de zero a um, e tem valor máximo quando todas as áreas têm a mesma composição de espécies de plântulas (Biondini *et al.* 1985, Zimmerman *et al.* 1985, McCune e Mefford 1999). Tanto o dendrograma quanto a análise de MRPP foram feitos excluindo as espécies que ocorreram em apenas uma unidade amostral e utilizando como medida de distância a Distância Relativa de Sorensen (Greig-Smith 1983) e a média de grupo (UPGMA) como método de agrupamento (Sneath & Sokal 1973). As análises foram feitas utilizando o programa PC-ORD v4.20 (McCune & Mefford 1999).

Resultados

Densidade e diversidade de plântulas

A RB apresentou em média o dobro de plântulas do que a RAS e a RAA ($p < 0,001$; Tabela 1). Em relação ao número total de espécies amostradas, ambas RAS e RAA apresentaram 57 espécies, enquanto a RB apresentou 52 espécies (Tabela 1). Entretanto, quando considerada a riqueza média por unidade amostral, encontramos, o dobro de espécies na RB do que na RAS e na

RAA ($p < 0,001$; Tabela 1). A riqueza média ponderada por indivíduos foi significativamente maior na RB do que em ambas as restingas altas, que não diferiram entre si (Tabela 1).

A comparação entre os índices de diversidade de Shannon mostrou que RB apresenta uma diversidade de espécies significativamente maior do que RAS e RAA ($p < 0,001$; Tabela 1). As curvas de abundância da RAS e da RAA (Figura 3a e b) mostram que há uma maior concentração das plântulas amostradas em duas espécies. Já na RB, os indivíduos amostrados estão distribuídos de forma mais equitativa (Figura 3c), demonstrando a baixa dominância de espécies quando comparada à RAS e à RAA.

Tabela 1. Comparação entre os parâmetros avaliados no levantamento da comunidade nas três formações florestais de restinga, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. (N = número de indivíduos; $N_{\text{médio}}$ = número médio de indivíduos \pm desvio padrão; S = número total de espécies; $S_{\text{médio}}$ = número médio de espécies \pm desvio padrão; $S_{\text{est}37}$ = riqueza média estimada para um número comum de indivíduos (37) com seus respectivos intervalos de confiança (IC sup (95%) e IC inf (95%)); $H'_{\text{médio}}$ = índice de diversidade de Shannon médio \pm desvio padrão. Unidade amostral = 3 m². Letras diferentes denotam diferenças significativas ($p < 0,001$ para $N_{\text{médio}}$, $S_{\text{médio}}$ e $H'_{\text{médio}}$).

Parâmetros	RAS	RAA	RB
N	864	822	1633
$N_{\text{médio}}$	28,80 \pm 24,45 ^a	27,36 \pm 23,17 ^a	54,43 \pm 16,72 ^b
S	57	57	52
$S_{\text{médio}}$	7,07 \pm 3,93 ^a	6,16 \pm 2,51 ^a	14,36 \pm 2,87 ^b
$S_{\text{est}37}$	11 ^a	9 ^a	16 ^b
IC sup (95%)	15	13	20
IC inf (95%)	7	5	12
$H'_{\text{médio}}$	1,35 \pm 0,52 ^a	1,19 \pm 0,52 ^a	2,16 \pm 0,35 ^b

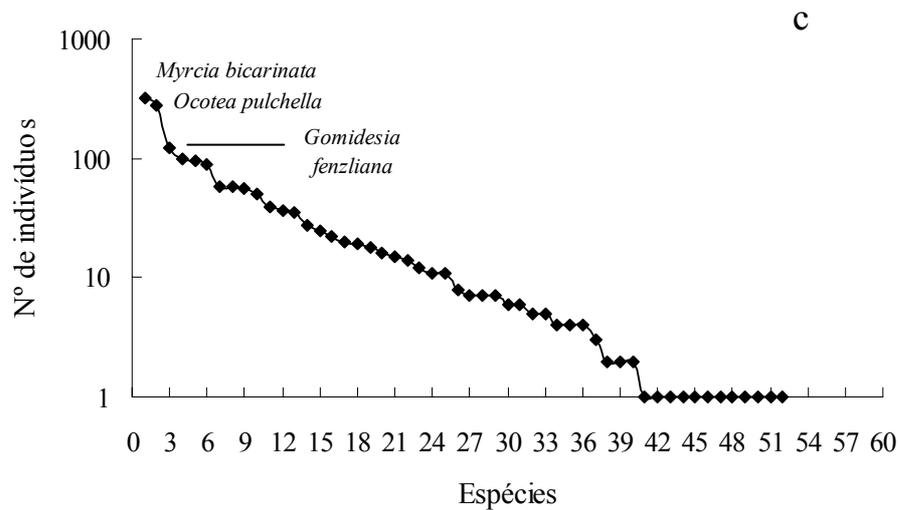
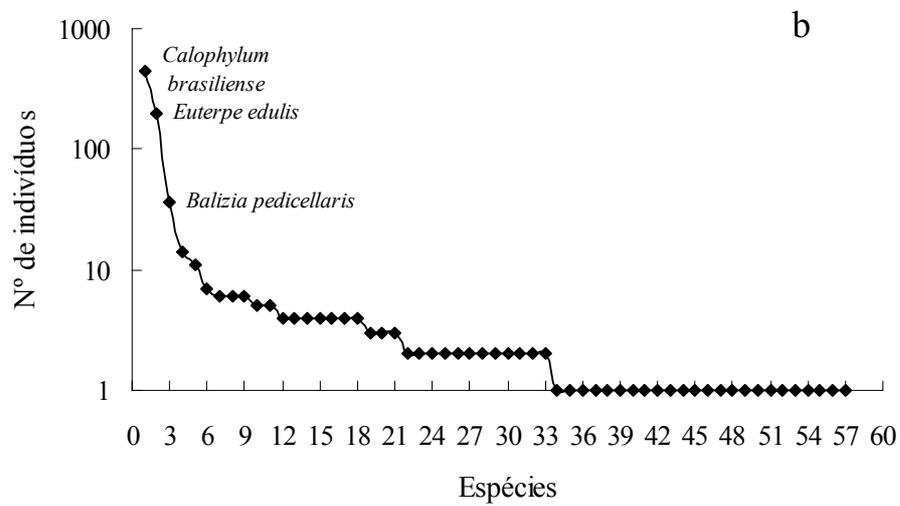
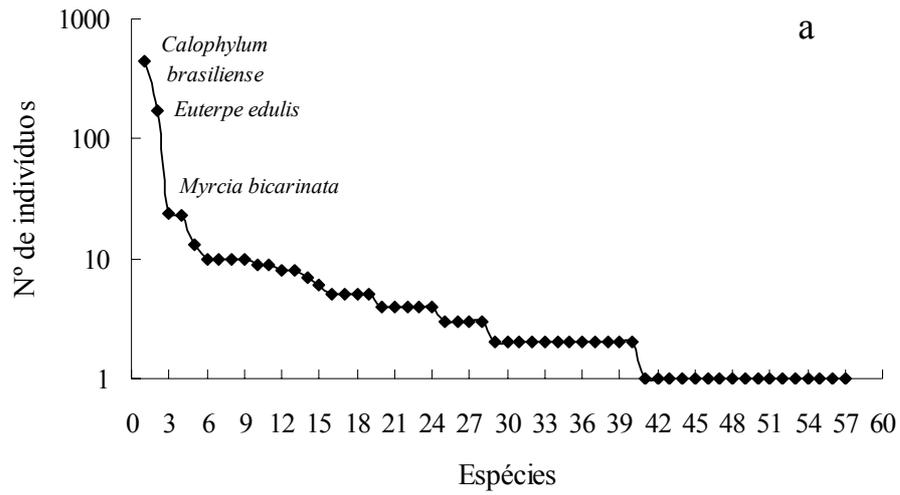


Figura 3. Curvas de abundância das espécies amostradas nas parcelas de plântulas em novembro de 2006 e em março de 2007 da (a) RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; (b) RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; e (c) RB = Floresta de Restinga Baixa, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

Composição florística

Na RAS, as 57 espécies amostradas pertencem a 26 famílias, sendo que três espécies são exclusivas desse ambiente (Tabela 2). Na RAA, as 57 espécies pertencem a 28 famílias e 11 espécies são exclusivas (Tabela 2). Já na RB, as 52 espécies pertencem a 25 famílias, sendo 13 espécies exclusivas a essa fisionomia (Tabela 2).

As famílias com maior riqueza na RAS e na RAA não se destacaram em número de indivíduos, no geral (Figura 4a e b). Já na RB, as famílias com maior riqueza também apresentaram maior número de indivíduos (Figura 4c). Nas três florestas a família que apresentou maior riqueza de espécies foi Myrtaceae. Na RAS e na RAA, as famílias com maior número de indivíduos foram Clusiaceae e Arecaceae (Figura 4a e b). Na RB, Myrtaceae também apresentou o maior número de indivíduos (Figura 4c).

O dendrograma de similaridade florística mostrou a separação das parcelas do levantamento de plântulas em dois grandes grupos (Figura 5). O primeiro grupo foi formado quase exclusivamente pelas parcelas da RAS e RAA, com apenas uma parcela da RB integrando esse grupo. A análise de MRPP mostrou que não há diferenças entre esses dois ambientes ($A = 0,0027$; $p = 0,237$), corroborando a ocorrência das parcelas desses dois ambientes no mesmo grupo. Já o segundo grupo, foi formado pelas demais parcelas da RB e mais três parcelas da RAS. O resultado da análise de MRPP indicou que existem diferenças significativas entre RAS e RB ($A = 0,1410$; $p < 0,001$) e RAA e RB ($A = 0,1999$; $p < 0,001$), evidenciando, portanto, a baixa similaridade florística e a diferente estruturação em relação à abundância das espécies entre RB e RAS/RAA. Há ainda um terceiro grupo formado apenas por duas parcelas da RAS: parcelas 13 e 28. A ocorrência desse grupo externo aos outros dois formados se deve, provavelmente, ao pequeno número de indivíduos nas duas parcelas (oito indivíduos na 28 e sete indivíduos na 13) e ao fato de cinco indivíduos, dos oito da parcela 28, serem da mesma espécie e a única em comum com a parcela 13.

Tabela 2. Composição florística para cada um dos ambientes edáficos de Floresta de Restinga e o respectivo número de indivíduos amostrado no levantamento da comunidade de plântulas na Ilhado Cardoso, Cananéia, SP.

Família	Espécie	RAS	RAA	RB
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	5	14	0
Annonaceae	<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.	5	4	11
	<i>Xylopia langsdorffiana</i> A.St.-Hil. & Tul.	1	6	20
Aquifoliaceae	<i>Ilex amara</i> (Vell.) Loes.	9	2	19
	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	7	2	7
	<i>Ilex theezans</i> Mart.	4	1	100
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	2	5	10
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	0	1	0
	<i>Bactris setosa</i> Mart.	1	1	0
	<i>Bactris vulgaris</i> Barb. Rodr.	1	4	0
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	173	199	56
	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	23	11	94
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	0	0	1
Celastraceae	<i>Maytenus robusta</i> Reissek	10	2	14
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	0	0	1
Clethraceae	<i>Clethra scabra</i> Pers.	2	0	1
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	452	440	90
	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	0	0	18
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	1	4	0
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) Schult.	1	1	6
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	2	4	4
	<i>Aparisthium cordatum</i> (Juss.) Baill.	4	1	0
	<i>Croton sphaerogynus</i> Baill.	0	1	0
	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	3	3	3
Fabaceae	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) J.F. Macbr.	2	4	0
Humiriaceae	<i>Humiriastrum dentatum</i> (Casar.) Cuatrec.	3	1	2
Indeterminada	Morfo 03	0	1	0
	Morfo 08	0	1	0
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	3	6	1
	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	1	0	0
	<i>Nectandra grandiflora</i> Nees & C. Mart. ex Nees	0	0	1
	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	2	0	0
	<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez	0	4	0
	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	9	6	282
	<i>Ocotea pulchra</i> Vattimo	2	3	0
	<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Benth. & Hook. f.	0	2	0
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A.Juss.	1	0	7
Melastomataceae	<i>Miconia chartacea</i> Triana	2	0	1
	<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	5	1	7
	<i>Miconia saldanhaei</i> Cogn.	0	0	4
	<i>Miconia</i> sp.	0	0	58
Meliaceae	<i>Cabrarea canjerana</i> (Vell.) Mart.	1	1	0
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	1	1	1
Mimosaceae	<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes	9	38	2
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	1	1	0
Myrsinaceae	<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	0	0	2

Tabela 2. Cont.

Família	Espécie	RAS	RAA	RB	
Myrsinaceae	<i>Rapanea umbellata</i> (Mart.) Mez	1	0	0	
	<i>Rapanea venosa</i> (A. DC.) Mez	6	3	37	
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	1	0	15	
	<i>Calypttranthes concinna</i> DC.	10	0	35	
	<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	1	1	0	
	<i>Eugenia stigmatorosa</i> DC.	1	1	0	
	<i>Eugenia sulcata</i> Spring	13	7	39	
	<i>Eugenia umbelliflora</i> O. Berg	0	1	0	
	<i>Gomidesia affinis</i> (Cambess.) D. Legrand	2	1	1	
	<i>Gomidesia fenzliana</i> O. Berg	1	0	122	
	<i>Gomidesia schaueriana</i> O. Berg	5	1	16	
	<i>Marliera racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	1	2	0	
	<i>Myrcia bicarinata</i> (O. Berg) D. Legrand	24	0	317	
	<i>Myrcia glabra</i> (O. Berg) D. Legrand	10	2	5	
	<i>Myrcia grandiflora</i> (O. Berg) Nied.	0	0	1	
	<i>Myrcia macrocarpa</i> Barb. Rodr.	0	0	6	
	<i>Myrcia multiflora</i> DC.	1	0	27	
	<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg) Kiaersk.	8	0	5	
	<i>Myrcia rostrata</i> DC.	4	5	66	
	Myrtaceae sp.1		0	1	0
		<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	0	0	11
	<i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> Proença	0	0	25	
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	2	2	25	
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> (A. DC.) Baill.	0	1	0	
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	0	4	0	
Oleaceae	<i>Chionanthus filiformis</i> (Vell.) P.S Green	8	2	0	
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.	0	0	1	
Podocarpaceae	<i>Podocarpus sellowii</i> Klotzsch ex Endl.	3	1	0	
Rubiaceae	<i>Alibertia myrciifolia</i> Spruce ex K. Schum.	2	1	1	
	<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	4	2	8	
	<i>Posoqueria latifolia</i> Roem. & Schult.	2	1	0	
Sapindaceae	<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	4	2	0	
Sapotaceae	<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	0	2	0	
	<i>Pouteria beaurepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	0	1	4	
Theaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	2	2	50	
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	0	0	1	
Total		864	822	1633	

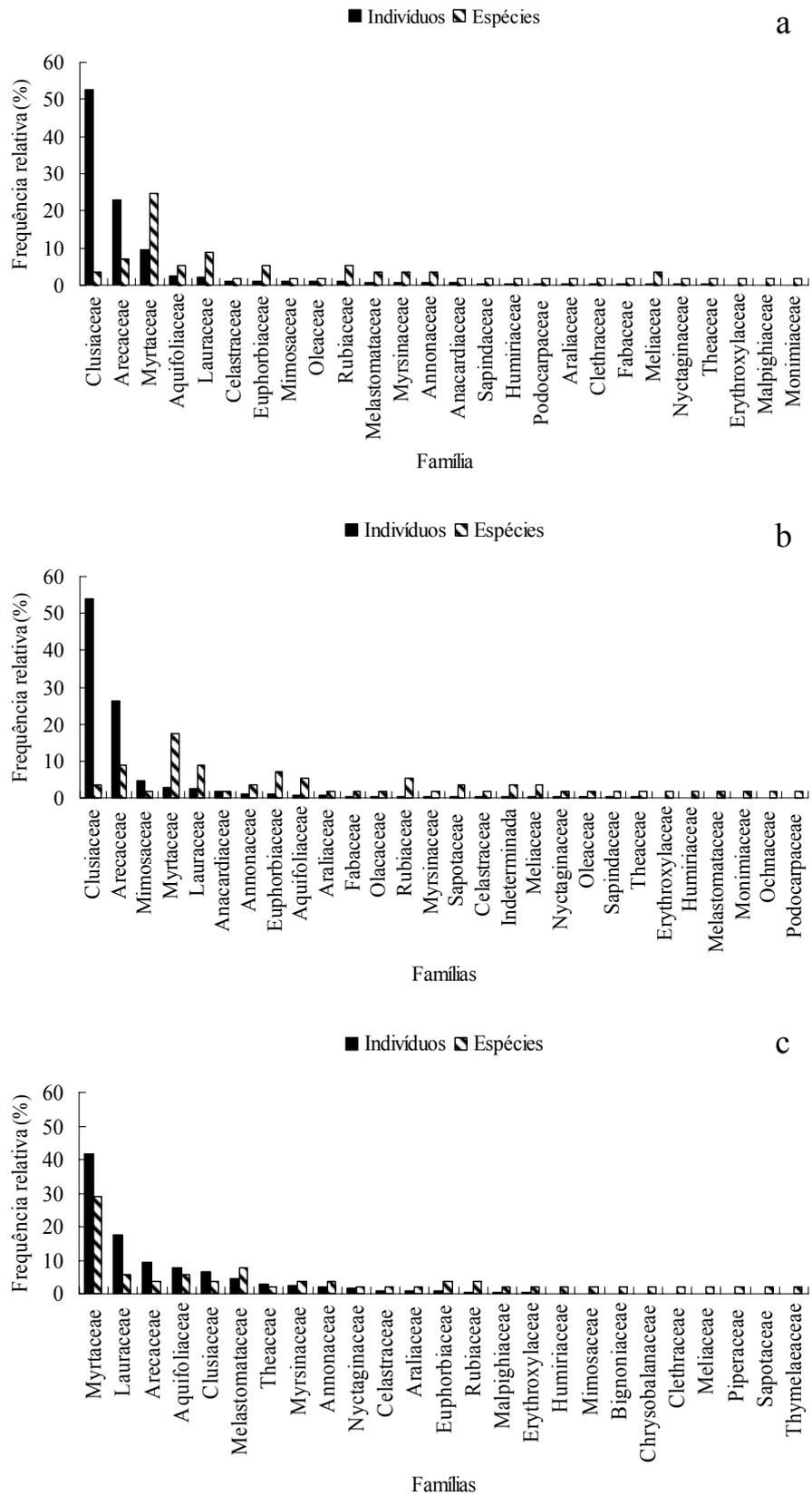


Figura 4. Frequência relativa de indivíduos e espécies, em relação às Famílias, amostrados no levantamento das comunidades de plântulas da (a) RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; (b) RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada e (c) RB = Floresta de Restinga Baixa, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

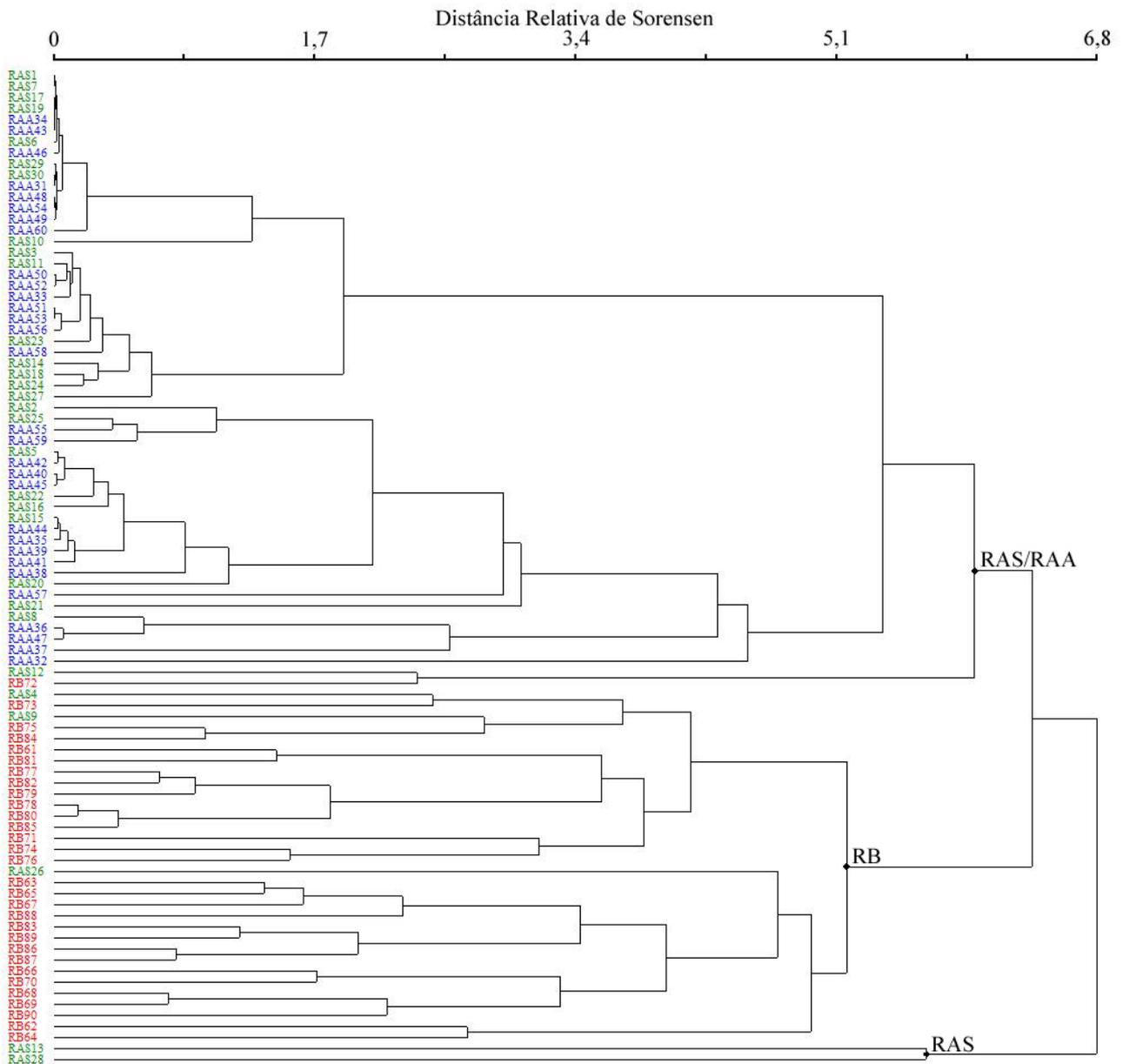


Figura 5. Dendrograma de similaridade florística obtido pelo método de ligação de média de grupo (UPGMA), com base na Distância Relativa de Sorensen nas 30 parcelas de plântulas de Floresta de Restinga Alta Seca (RAS), Floresta de Restinga Alta Alagada (RAA) e Floresta de Restinga Baixa (RB), respectivamente, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

Discussão

Em todas as análises, RAS e RAA mostraram ser fisionomias sem diferenças significativas em relação à densidade de plântulas, diversidade, abundância de espécies e composição florística. Desse modo, as diferenças edáficas desses dois ambientes parecem não ser suficientes para condicionar duas comunidades de plântulas estruturalmente distintas entre si e, conseqüentemente, não são boas preditoras da comunidade de plântulas dessas florestas. RAS e RAA, portanto, podem ser consideradas como sendo a mesma fisionomia, e serão chamadas apenas por RA.

Entretanto, quando a RA é comparada com a RB, emergem duas comunidades de plântulas florística e estruturalmente diferentes entre si. No entanto, os resultados obtidos aqui são opostos aos encontrados para a comunidade adulta (Sugiyama 1998, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). Para os adultos de espécies arbóreas é sabido que a RA possui maior diversidade do que a RB (César & Monteiro 1995, Sugiyama 1998, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). Entretanto, as análises mostraram que a RB apresenta uma maior densidade e diversidade de plântulas do que a RA.

Uma explicação para o padrão de densidade e diversidade de plântulas encontrado seria a maior disponibilidade de luz na RB do que na RA, já que a RB possui um dossel mais baixo e aberto do que a RA (Araújo & Lacerda 1987, Sugiyama 1998). Como a luz é um recurso que limita a germinação de sementes e o recrutamento de muitas plântulas de espécies arbóreas no sub-bosque de florestas (Nicotra *et al.* 1999, Harms *et al.* 2004, Itoh *et al.* 2004, Norden *et al.* 2007), a maior luminosidade pode levar a um aumento no recrutamento de plântulas e, conseqüentemente, a um aumento na densidade. A RB, portanto, seria um ambiente menos limitante para a germinação das sementes de espécies arbóreas e posterior estabelecimento das plântulas do que a RA, levando ao padrão observado de maior densidade e diversidade de espécies do que na RA.

Além disso, uma baixa densidade e diversidade de plântulas na RA pode ser devida à limitação na chegada de sementes (Hubbell *et al.* 1999, Muller-Landau *et al.* 2002, Svenning & Wright 2005). A comunidade de plântulas é primariamente dependente do fluxo de sementes

oriundo dos indivíduos adultos em reprodução. Qualquer variação fenológica, portanto, dos indivíduos reprodutivos da comunidade leva a variações tanto de densidade e diversidade, quanto de composição florística (Rathcke & Lacey 1985). Diversos autores têm demonstrado variações supra- anuais na produção de frutos e sementes e sua influência no recrutamento das populações de uma floresta (Penhalber & Mantovani 1997, Nathan & Muller-Landau 2000, Grombone-Guaratini & Rodrigues 2002, Wright *et al.* 2005, Comita *et al.* 2007b, entre outros). Por outro lado, os resultados da chuva de sementes dessas três formações florestais, entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008, mostraram que essas florestas são primariamente limitadas em relação a locais adequados para a germinação e não à chegada de sementes (ver Capítulo 1). Desse modo, só germinariam as sementes depositadas em locais onde as condições bióticas (pressão de herbívoros, fungos e patógenos) e abióticas (luz, água e temperatura) fossem adequadas para tal.

A mortalidade alta e precoce das sementes e das plântulas por patógenos, predadores de sementes e herbívoros, principalmente devido a fatores dependentes da densidade, também pode influenciar na estruturação das comunidades de plântulas em florestas tropicais (Janzen 1970, Connell 1971, Leigh 2004, Paine *et al.* 2008). Os efeitos dependentes da densidade afetam o recrutamento de plântulas de uma determinada espécie, em locais onde muitas espécies coespecíficas estão presentes, levando a uma distribuição menos agregada da espécie (Ahumada *et al.* 2004, Itoh *et al.* 2004, John & Sukumar 2004, Muller-Landau *et al.* 2004, Wills *et al.* 2004). Alguns autores sugerem também que o recrutamento e estabelecimento de plântulas não são afetados apenas pela alta densidade de coespecíficos, mas também pela alta densidade de todas as espécies de um determinado local (Wills *et al.* 2004). Apesar de os efeitos dependentes da densidade estarem geralmente relacionados à mortalidade por patógenos ou predadores, também podem estar relacionados à intensa competitividade interespecífica (Paine *et al.* 2008). Por apresentar uma maior densidade de plântulas, a RB estaria mais sujeita aos efeitos dependentes da densidade, principalmente por competição, do que a comunidade de plântulas da RA.

A inversão no padrão de densidade e diversidade entre as plântulas e os adultos de espécies arbóreas das Florestas de Restinga Alta e Baixa se deve, provavelmente, a eventos nas fases seguintes do ciclo de vida das espécies. De acordo com Schupp (1995) e Comita *et al.* (2007a), diferenças nas associações dos diferentes estágios ontogenéticos de uma espécie a um determinado habitat sugerem que condições inicialmente adequadas ao estabelecimento e sobrevivência de plântulas podem não ser adequadas à sobrevivência em fases do ciclo de vida posteriores, portanto, preferências a um habitat podem diferir entre estágios do desenvolvimento de uma mesma espécie. Com isso, fatores como condições edáficas, estresse hídrico, competição, herbivoria, patógenos (Baraloto & Goldberg 2004) poderiam funcionar como filtros nessas comunidades na passagem dos indivíduos do estágio de plântulas a adultos, alterando assim, os valores de densidade e diversidade entre as Restingas Baixa e Alta.

Nas três formações florestais de restinga estudadas a composição de plântulas consiste basicamente de espécies amostradas anteriormente em censos da comunidade de árvores adulta (De Grande & Lopes 1981, Sugiyama 1998, Sampaio *et al.* 2005, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados), sendo resultado da chuva de sementes dos indivíduos adultos reprodutivos da comunidade (Capítulo 1). Comita *et al.* (2007b) encontraram o mesmo padrão em estudo realizado na Ilha de Barro Colorado, Panamá.

As Florestas de Restinga Alta e Baixa são fisionomias floristicamente diferentes entre si (Araújo & Lacerda 1987, César & Monteiro 1995, Sugiyama 1998, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). De acordo com os resultados obtidos, as comunidades de plântulas da RA e da RB também são floristicamente diferentes, corroborando o que já é conhecido para a comunidade de adultos dessas florestas. Embora floristicamente diferenciadas, tanto a RA quanto a RB, Myrtaceae foi a família com maior número de espécies. Essa grande riqueza de espécies em Florestas de Restinga já foi documentada em alguns trabalhos de fitossociologia (Cesar & Monteiro 1995, Sugiyama 1998, Assumpção & Nascimento 2000, Assis *et al.* 2004).

As espécies mais abundantes e altamente dominantes foram as mesmas na RAS e na RAA (*Calophyllum brasiliense* e *Euterpe edulis*). Além disso, as curvas da RAS e da RAA são praticamente idênticas com poucas diferenças em relação às espécies amostradas. É interessante notar que *Myrcia bicarinata* é a terceira espécie mais abundante na RAS, entretanto, essa espécie não foi amostrada na RAA, apesar da similaridade florística. Provavelmente, *Myrcia bicarinata* não é tolerante a ambientes encharcados, como é o caso da RAA, se desenvolvendo melhor na RAS e na RB, na qual é a espécie mais abundante, onde os solos são mais secos. Já na RB, as espécies estão distribuídas de forma mais equitativa. Essa maior equabilidade se reflete, conseqüentemente, no maior índice de diversidade de Shannon apresentado pela RB (Magurran 1996).

Poucos são os estudos sobre a estrutura da comunidade de plântulas em florestas brasileiras, principalmente em Floresta de Restinga. A Tabela 3 faz uma comparação deste estudo com alguns trabalhos com comunidade de plântulas em florestas neotropicais.

No único trabalho (não publicado) encontrado sobre plântulas de Floresta de Restinga, Marques (2002) estudou uma floresta não inundável (equivalente à RAS) e uma floresta inundável (equivalente à RAA) na Ilha do Mel, litoral norte do Estado do Paraná. Apesar das diferentes metodologias utilizadas (Tabela 3), Marques (2002) encontrou uma maior densidade de plântulas e maior riqueza de espécies (35) na floresta inundável, um padrão diferente ao observado neste estudo. Além disso, as espécies mais importantes na floresta não inundável e na inundável também foram diferentes das mais importantes deste estudo: *O. pulchella*, *Ilex pseudobuxus*, *Tapirira guianensis* para a floresta não inundável; *T. guianensis*, *O. pulchella* e *C. brasiliense* para floresta inundável (Marques 2002). Mesmo com a proximidade entre a Ilha do Cardoso e a Ilha do Mel e as similaridades regionais – ambas se encontram no complexo estuarino lagunar Iguape-Cananéia-Paranaguá – a comparação dos resultados de ambos os estudos sugerem que essas florestas são diferentes estruturalmente quanto à comunidade de plântulas e que essa diferença pode refletir na comunidade de adultos futura dessas florestas, como sugerido por Nathan & Muller-Landau 2000 e Comita *et al.* 2007a.

Analisando os dados apresentados na Tabela 3, as florestas de restinga foram as fitofisionomias que apresentaram a maior densidade de plântulas por m². As florestas de restinga são florestas tropicais que apresentam dossel mais baixo e mais aberto quando comparado com a Floresta Ombrófila Densa (Araújo & Lacerda 1987, Sugiyama 1998, Mantovani 2003) e, conseqüentemente, uma maior disponibilidade de luz. A mesma relação proposta, portanto, para maior densidade de plântulas em Floresta de Restinga Baixa quando comparado com Floresta de Restinga Alta pode ser estabelecida entre as florestas de restinga e as florestas ombrófilas densas. Sendo a luz um fator limitante para o recrutamento de plântulas de espécies tropicais (Nicotra *et al.* 1999; Itoh *et al.* 2004; Norden *et al.* 2007), as florestas de restinga seriam fisionomias menos limitantes do que as florestas ombrófilas densas, levando, assim, a uma maior densidade de plântulas. Harms *et al.* (2004) e Norden *et al.* (2007) também encontraram relação entre maior luminosidade e recrutamento maior e mais diverso de plântulas, da mesma forma que Webb & Peart (2000) encontraram associação positiva entre maior disponibilidade de luz e plântulas de algumas espécies de florestas tropicais.

Modelo de estruturação das comunidades

A partir dos resultados obtidos e analisados neste trabalho, concluímos que as comunidades de plântulas da Floresta de Restinga Alta e baixa da Ilha do Cardoso são estruturalmente diferentes entre si. As Florestas de Restinga Alta, em relação aos adultos de espécies arbóreas, são formações mais complexas, com maior diversidade (total) e diversidade média por parcela (Banco de dados do Projeto Parcelas Permanentes) e disponibilidade de nutrientes do que as Florestas de Restinga Baixa (Araújo & Lacerda 1987, Sugiyama 1998, Mantovani 2003, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). Desse modo, seria natural esperar que a comunidade de plântulas dessas florestas seguisse o mesmo padrão já descrito para os indivíduos adultos. Este trabalho, no entanto, mostrou que a comunidade de plântulas da Floresta de Restinga Baixa na Ilha do Cardoso é mais diversa e apresenta maior densidade de indivíduos, apesar de a floresta ser menos complexa estruturalmente e

se desenvolver sobre um solo com menor disponibilidade de nutrientes (Sugiyama 1998). Sugerimos, dessa forma, um modelo hipotético de estruturação dessas comunidades.

Considerando que não haja limitação na dispersão de sementes (Capítulo 1) e pressupondo que a pressão por patógenos e predadores de sementes seja a mesma nas duas florestas, na Floresta de Restinga Baixa as sementes chegam e encontram condições altamente favoráveis à germinação devido à maior disponibilidade de luz. Não havendo limitação na germinação das sementes, quanto ao fator luz, as plântulas se estabelecem, resultando na maior densidade e diversidade de plântulas observada na RB. Após a fase de plântula, quando os recursos das sementes se esgotarem, os juvenis passam a depender dos nutrientes do solo para sobreviver. De acordo com Sugiyama (1998), a RA apresenta três vezes mais matéria orgânica (e, portanto, provavelmente mais nutrientes), do que a RB. Como a densidade de plântulas é alta e a disponibilidade de nutrientes no solo é pequena, espera-se encontrar uma maior competição entre os juvenis desse local e, possivelmente, uma mortalidade diferenciada entre melhores e piores competidores (Tilman 1994, Paine *et al.* 2008). A exclusão competitiva funcionaria, então, como um filtro biótico na passagem do estágio de plântula para jovem e adulto, reduzindo a densidade e diversidade de espécies da Floresta de Restinga Baixa. Desse modo, a RB que inicialmente é um ambiente mais benéfico para o estabelecimento e sobrevivência das plântulas devido a uma maior disponibilidade de luz, pode ser um ambiente mais limitante para os estágios posteriores na ontogenia das espécies.

Nesse modelo, contrariamente, a Floresta de Restinga Alta seria um ambiente que limitaria a germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas devido à menor disponibilidade de luz. Essa limitação na germinação e no estabelecimento das plântulas faz com que a RA tenha uma menor densidade e diversidade de plântulas quando comparada com a RB. A diversidade de espécies encontrada nos adultos da Floresta de Restinga Alta deve ser decorrente de eventos estocásticos (Hubbell 2001) como a chegada de sementes a locais adequados ao estabelecimento das plântulas e à abertura de clareiras, por exemplo (Hubbell & Foster 1986, Denslow 1987, Dalling *et al.* 1998), e também pela ausência de competidores superiores em determinados locais,

permitindo a colonização por competidores inferiores, de acordo com a hipótese da limitação de recrutamento (Hurt & Pacala 1995). Além disso, nosso modelo prevê que as plântulas estabelecidas teriam maior chance de sobrevivência, tendo em vista a menor densidade de plântulas e a maior disponibilidade de recursos desse ambiente. Paine *et al.* (2008) também sugerem que a baixa densidade de plântulas/juvenis no sub-bosque de florestas tropicais com dossel fechado e pouca disponibilidade de luz leva a uma competitividade irrelevante (*sensu* Paine *et al.* 2008) entre as mesmas. Na competitividade irrelevante os indivíduos estão isolados pela distância e, dessa forma, as interações entre os eles são reduzidas. Nesse caso, a densidade e a taxa de crescimento dos indivíduos são diminuídas por outros fatores diferentes da competição. Para Paine *et al.* (2008), se a competição entre plântulas/juvenis é fraca ou ausente, outros processos prevaleceriam na estruturação do sub-bosque dessas florestas, como eventos estocásticos, competitividade entre os adultos e as plântulas/juvenis, necessidades do nicho fundamental ou interações com consumidores. Assim, se a menor competição entre indivíduos do mesmo estágio ontogenético leva ao estabelecimento de mais espécies, a diversidade de adultos nessas florestas seria aumentada (Paine *et al.* 2008).

Tendo em vista o modelo hipotético aqui levantado, apresentamos previsões testáveis em relação à estruturação dessas comunidades:

1. Há menor limitação na germinação das sementes e no estabelecimento das plântulas na Floresta de Restinga Baixa quando comparado com a Floresta de Restinga Alta, devido à disponibilidade de luz;
2. Há uma maior competição e uma mortalidade diferenciada de juvenis na Floresta de Restinga Baixa quando comparado com a Floresta de Restinga Alta;
3. A sobrevivência de juvenis da Floresta de Restinga Alta é independente da identidade e maior do que na Floresta de Restinga Baixa.

Diferente de outros modelos de estruturação de florestas tropicais (Begon *et al.* 2007), o aqui apresentado estabelece que a hierarquia de importância dos fatores relacionados à estruturação das

comunidades pode variar tanto espacialmente (entre florestas distantes apenas 1000 m), como na cronosequência da comunidade (Floresta de Restinga Baixa e Alta; Araújo & Lacerda 1987, Mantovani 2003) e também na ontogenia dos indivíduos (de plântulas a adultos). Na Floresta de Restinga Baixa, eventos determinísticos, relacionados a melhores condições para germinação das sementes e estabelecimento das plântulas devido à maior disponibilidade de luz e, posteriormente, à exclusão competitiva pela falta de nutrientes no solo, seriam os responsáveis pela inversão nos padrões de diversidade entre as plântulas e a comunidade de adultos dessa floresta. Já na Floresta de Restinga Alta, eventos estocásticos seriam mais importantes para a germinação de sementes e estabelecimento das plântulas. No estágio juvenil, no entanto, a menor competitividade e a maior disponibilidade de nutrientes seriam os responsáveis pela maior diversidade de espécies na comunidade adulta do que na comunidade de plântulas quando comparado com a Floresta de Restinga Baixa. É interessante notar que as importâncias relativas tanto dos eventos determinísticos como dos estocásticos diferem entre os estágios ontogenéticos e também entre as Florestas de Restinga Alta e Baixa da Ilha do Cardoso.

Tabela 3. Comparação entre os trabalhos sobre comunidade de plântulas em florestas neotropicais.

Estudo	Nº de plântulas	Densidade (plântulas.m ⁻²)	Fitofisionomia (Localidade)	Metodologia
Presente estudo	865	9,60	Floresta Alta de Restinga (RAS) (Ilha do Cardoso, Cananéia, SP)	90 parcelas de 1 m ² plântulas < 50 cm espécies arbóreas pontual
Presente estudo	821	9,13	Floresta Alta de Restinga sujeita a alagamento (RAA) (Ilha do Cardoso, Cananéia, SP)	90 parcelas de 1 m ² plântulas < 50 cm espécies arbóreas pontual
Presente estudo	1634	18,14	Floresta Baixa de Restinga (RB) (Ilha do Cardoso, Cananéia, SP)	90 parcelas de 1 m ² plântulas < 50 cm espécies arbóreas pontual
Norden <i>et al.</i> (2007)	4705	12,71	Floresta Ombrófila Densa (Guiana Francesa)	370 parcelas de 1 m ² plântulas < 100 cm espécies arbóreas 20 meses de acompanhamento
Comita <i>et al.</i> (2007b)	60056	3,1	Floresta Ombrófila Densa (Ilha de Barro Colorado, Panamá)	19634 parcelas de 1 m ² plântulas > 20 cm e DAP < 1 cm espécies arbóreas, herbáceas e lianas pontual
Alves & Metzger (2006)	742	6,18	Floresta Ombrófila Densa Montana (Cotia, SP, Brasil)	120 parcelas de 1 m ² /área plântulas > 20 cm e DAP < 1 cm espécies arbóreas pontual
Harms <i>et al.</i> (2004)	1680	5,6	Floresta Ombrófila Densa (Km 41 PDBFF, Manaus, Brasil)	300 parcelas de 1 m ² plântulas entre 10-50 cm espécies arbóreas, herbáceas e lianas pontual
Harms <i>et al.</i> (2004)	1830	6,1	Floresta Ombrófila Densa (Ilha de Barro Colorado, Panamá)	300 parcelas de 1 m ² plântulas entre 10-50 cm espécies arbóreas, herbáceas e lianas pontual

Tabela 3. Cont.

Estudo	Nº de plântulas	Densidade (plântulas.m ⁻²)	Fitofisionomia (Localidade)	Metodologia
Harms <i>et al.</i> (2004)	330	1,1	Floresta Ombrófila Densa (Estação Biológica de La Selva, Costa Rica)	300 parcelas de 1 m ² plântulas entre 10-50 cm espécies arbóreas, herbáceas e lianas pontual
Harms <i>et al.</i> (2004)	1920	6,4	Floresta Ombrófila Densa (Estação Biológica de Cocha Cashu, Peru)	300 parcelas de 1 m ² plântulas entre 10-50 cm espécies arbóreas, herbáceas e lianas pontual
Marques (2002)	2072	22,51	Floresta de Restinga não inundável (Ilha do Mel, PR)	30 parcelas de 4 m ² plântulas ≤ 30 cm espécies arbóreas 2 anos de acompanhamento
Marques (2002)	7426	61,88	Floresta de Restinga inundável (Ilha do Mel, PR)	30 parcelas de 4 m ² plântulas ≤ 30 cm espécies arbóreas 2 anos de acompanhamento
Harms <i>et al.</i> (2000)	13068	5,45	Floresta Ombrófila Densa (Ilha de Barro Colorado, Panamá)	600 parcelas de 1 m ² plântulas < 50 cm espécies arbóreas 4 anos de acompanhamento

Referências bibliográficas

- AHUMADA, J.A., HUBBELL, S.P., CONDIT, R. & FOSTER, R.B. 2004. Long-term tree survival in neotropical forest – The influence of local biotic neighborhood. *In*: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- ALVES, L.F. & METZGER, J.P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* **6**(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n2/pt/abstract?article+bn00406022006> (acesso em 24/01/2008).

- ARAÚJO, D.S.D. & LACERDA, L.D. 1987. A natureza da restinga. *Ciência Hoje* **6**(33): 42-48.
- ASSIS, A.M., PEREIRA, O.J. & THOMAZ, L.D. 2004. Fitossociologia de uma floresta de restinga no Parque Estadual Paulo César Vinha, Setiba, município de Guarapari (ES). *Revista Brasileira de Botânica* **27**(2):349-361.
- ASSUMPÇÃO, J. & NASCIMENTO, M.T. 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **14**:301-315.
- BARALOTO, C. & GOLDBERG, D.E. 2004. Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia* **141**:701-712.
- BEGON, M, TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. 4ª edição. Porto Alegre: Artmed.
- BIONDINI, M.E., BONHAM, C.D. & REDENTE, E.F. 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. *Vegetatio* **60**:25-36.
- BLANK, S., SEITER, C. & BRUCE, P. 2000. *Resampling Stats Add-in for Excell software*. Resampling Stats Inc.
- CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba – SP. *Naturalia* **20**:89-105.
- CLARK, D.A. 1986. Regeneration of canopy trees in tropical wet forest. *Trends in Ecology and Evolution* **1**(6):150-154.
- COMITA, L.S., CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007a. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* **95**:482-492.
- COMITA, L.S., AGUILAR, S., PÉREZ, R., LAO, S. & HUBBELL, S.P. 2007b. Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. *Journal of Vegetation Science* **18**:163-174.

- CONNEL, J.H. 1971. *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- DALLING, J.W., HUBBELL, S.P. & SILVERA, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **86**:674-689.
- DE GRANDE, D.A. & LOPES, E.A. 1981. Plantas da restinga da Ilha do Cardoso (São Paulo, Brasil). *Hoehnea* **9**:1-22.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:431-451.
- GOMES, F.H. 2005. *Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso-SP*. Tese de doutorado, Escola Superior de Agronomia Luis de Queiroz, Piracicaba.
- GÓMEZ-APARICIO, L., GÓMEZ, J.M. & ZAMORA, R. 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* **93**:1194-1202.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- GROMBONE-GUARATINI, M.T. & RODRIGUES, R.R. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **18**:759-774.
- HARMS, K.E., WRIGHT, S.J., CALDERÓN, O., HERNÁNDEZ, A. & HERRE, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* **404**:493-495.
- HARMS, K.E., CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* **89**:947-959.
- HARMS, K.E. & PAINE, C.E.T. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Revista Ecosistemas* **3**: <http://www.revistaecosistemas.net> (acesso em 24/01/2008).

- HARMS, K.E., POWERS, J.S, & MONTGOMERY, R.A. 2004. Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four neotropical forests. *Biotropica* **36**(1):40-51.
- HUBBELL, S.P & FOSTER, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a tropical forest. *In*: Crawley, M. (Ed.). *Plant ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- HUBBELL, S.P, FOSTER, R.B., O'BRIEN, S.T., HARMS, K.E, CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S.J & LAO, S.L. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* **283**:554-557.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- HURTT, G.C. & PACALA, S. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* **176**:1-12.
- ITOH, A.; ROKUJO, N.; KANZAKI, M.; YAMAKURA, T.; LAFRANKIE, J.V.; ASHTON, P.S. & LEE, H.S. 2004. An approach for assessing species-specific density-dependence and habitat effects in recruitment of a tropical rain forest tree. *In*: Losos, E. & Leigh, E. G. (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivories and the number of trees species in tropical forests. *American Naturalist* **104**:501-528.
- JOHN, R. & SUKUMAR, R. 2004. Distance- and density-related effects in a tropical dry deciduous forest tree community at Mudumalai, Southern India. *In*: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- KOBE, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* **80**(1):187-201.
- KOLLMANN, J. 2000. Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of special scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**(1):29-51.

- LEIGH, E. 2004. The diversity of tropical trees: the role of pest pressure – introduction. *In*: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- MAGURRAN, A.E. 1996. *Ecological diversity and its measurement*. Londres: Chapman and Hall.
- MANLY, B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Glasgow: Chapman & Hall.
- MANTOVANI, W. 2003. A degradação dos biomas brasileiros. *In*: Ribeiro, W.C. (Org.). *Patrimônio Ambiental Brasileiro*. Uspiana: Brasil 500 anos. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. Imprensa Oficial do Estado de São Paulo.
- MARQUES, M.C.M. 2002. *Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. 1999. PC-ORD. *Multivariate analysis of ecological data, Version 4.20*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- MULLER-LANDAU, H.C., WRIGHT, J.P., CALDERÓN, O., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. *In*: Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (Eds.). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation*. Wallingford: CABI Publishing.
- MULLER-LANDAU, H.C., DALLING, J.W., HARMS, K.E., WRIGHT, S.J., CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2004. Seed dispersal and density-dependent seed and seedling survival in *Trichilia tuberculata* and *Miconia argentea*. *In*: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- 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.

- NICOTRA, A.B., CHAZDON, R.L. & IRIARTE, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* **80**:1908-1926.
- NORDEN, N., JÉRÔME, C., CAUBÈRE, A., CHÂTELET, P., FERRONI, N., FORGET, P.-M. & THÉBAUD, C. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology* **95**:507-516.
- PAINE, C.E.T, HARMS, K.E., SCHNITZER, S.A. & CARSON, W.P. 2008. Weak competition among tropical tree seedlings: implications for species coexistence. *Biotropica* **40**(4):432-440.
- PENHALBER, E.F. & MANTOVANI, W. 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. *Revista Brasileira de Botânica* **20**:205-220.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2007. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org> (acesso em 04/02/2008).
- SAMPAIO, D., SOUZA, V.C., OLIVEIRA, A.A., PAULA-SOUZA, J. & RODRIGUES, R.R. 2005. *Árvores da restinga – Guia de Identificação*. São Paulo: Editora Neotrópica.
- SCHUPP, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **82**(3):399-409.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* **11**:119-159.
- SVENNING, J.C. & WRIGHT, S.J. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* **93**:853-862.
- TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**(1):2-16.

- TILMAN, D. & PACALA, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. *In*: Shulter, D. (Ed.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago: University of Chicago Press.
- WEBB, C.O & PEART, D.R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* **88**:464-478.
- WILLS, C., CONDIT, R., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. & MANOKARAN, N. 2004. Comparable Nonrandom forces act to maintain diversity in both a New World and an Old World rainforest plot. *In*: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- WRIGHT, J.S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130**:1-14.
- WRIGHT, J.S., MULLER-LANDAU, H.C., CALDERÓN, O. & HERNANDÉZ, A. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* **86**(4):848-860.
- ZIMMERMAN, G.M., GOETZ, H. & MIELKE Jr., P.W. 1985. Use of an improved statistical method for group comparisons to study effects of prairie fire. *Ecology* **66**:606-611.

Capítulo 3

A dinâmica de regeneração natural em três formações florestais de restinga na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil

**A dinâmica de regeneração natural em três formações florestais de restinga
na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP, Brasil**

Mariana Brando Balázs da Costa Faria e Alexandre Adalardo de Oliveira

Resumo

A dinâmica de regeneração natural de três formações florestais de restinga (Floresta de Restinga Alta Seca – RAS e Alagada – RAA e Floresta de Restinga Baixa - RB) na Ilha do Cardoso (Cananéia – SP) foi acompanhada entre fevereiro de 2007 e janeiro de 2008. A partir do modelo de estruturação das florestas estudadas proposto no Capítulo 2 testamos as seguintes hipóteses: 1) há menor limitação na germinação das sementes e no estabelecimento das plântulas na Floresta de Restinga Baixa quando comparado com a Floresta de Restinga Alta, devido à maior disponibilidade de luz (maior abertura de dossel); 2) a mortalidade já é dependente da densidade no estágio de plântulas? e 3) a diversidade da comunidade arbórea adulta está relacionada com a abertura de dossel e com o teor de matéria orgânica presente no solo? Os resultados mostraram que os maiores número, recrutamento e riqueza de plântulas estão relacionados com a maior abertura do dossel (maior disponibilidade de luz) e com as parcelas da RB. A RB, conseqüentemente, é um ambiente menos limitante para a germinação das sementes e o posterior estabelecimento das plântulas do que a RAS e a RAA. A mortalidade de plântulas, por sua vez, não apresentou relação com o número de indivíduos, mostrando que a mortalidade dependente da densidade começa a agir apenas no estágio juvenil quando os indivíduos não possuem mais as reservas cotiledonares. Quanto à diversidade da comunidade adulta, a melhora nas condições edáficas e a menor disponibilidade de luz parecem determinar a manutenção da maior diversidade na Floresta de Restinga Alta. Concluímos que a competição pelo aumento da densidade na fase de plântula/juvenil, associada à limitação de recursos, deve ser determinante para a maior dominância encontrada nos adultos da Floresta de Restinga Baixa. Além disso, os eventos estocásticos associados à dispersão, deposição e germinação das sementes e posterior estabelecimento das plântulas são pouco importantes nas

florestas com maior dominância, mas podem ser determinantes na manutenção da diversidade nas florestas mais diversas.

Palavras-chave: regeneração natural, floresta de restinga, floresta tropical, diversidade, estrutura de comunidades.

Abstract

The natural regeneration dynamics of three restinga forests (Tall Restinga Forest – TR, Tall Seasonal Swamp Restinga Forest – TSR and Short Restinga Forest - SR) in Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brazil) was accompanied between February 2007 and January 2008. We tested the following hypothesis, from de forests structuring model proposed in Chapter 2: 1) is there lower seed germination and seedling establishment limitation in Short Restinga Forest than in Tall Restinga Forest due to higher light availability (higher canopy openness)?; 2) is mortality already density-dependent in seedling stage?; and 3) is adult community diversity related with canopy openness and organic matter contents? The results showed that the higher number, recruitment and richness of seedlings are related with higher canopy openness and SR plots. SR, consequently, is a less limiting environment for seeds germination and seedlings establishment than TR and TSR. Seedling mortality, on the other hand, did not present relation with number of individuals, showing that density-dependent mortality begins to act just in the juvenile stage when the individuals do not have the cotyledon reserve anymore. In respect to the adult community diversity, the edaphic improvement and the lower light availability seem to determine Tall Restinga Forest higher diversity. We conclude that the competition due to seedling/juvenile density increase, associated with resource limitation, must be determinant for the higher adult species dominance in Short Restinga. Besides, the stochastic events associated with seed dispersion, deposition and germination and posterior seedling establishment are little important in forests with higher dominance, but could be determinants for diversity maintenance in more diverse forests.

Key-words: natural regeneration, restinga forest, tropical forest, diversity, community structure.

Introdução

A dinâmica de regeneração natural de uma floresta é um ciclo complexo com muitas etapas e processos que compreendem desde a produção de frutos e sementes pelos indivíduos adultos; a disponibilidade de frutos para os agentes dispersores e sua dispersão; a chuva de sementes; a germinação de sementes, até o recrutamento e estabelecimento das plântulas, dos juvenis e dos indivíduos arbóreos adultos (Wang & Smith 2002, Muller-Landau *et al.* 2002, Harms & Paine 2003).

Ao longo do ciclo de regeneração, os indivíduos (sejam sementes, plântulas ou juvenis) passam por diversos filtros ecológicos até conseguirem ser recrutados como adultos. Desse modo, a composição da comunidade arbórea adulta depende de uma série de eventos determinísticos e estocásticos aos quais os indivíduos estão sujeitos (Hubbell 2001).

Os estágios mais críticos na história de vida das plantas e na dinâmica de populações são a dispersão de sementes e o estabelecimento de plântulas, devido às suas altas taxas de mortalidade e vulnerabilidade (Harper 1977, Terborgh 1990, Wang & Smith 2002, Muller-Landau *et al.* 2002, Harms & Paine 2003, Gómez-Aparicio *et al.* 2005). A dispersão de sementes (e conseqüentemente a chuva de sementes) é reconhecida por ter um profundo efeito na estrutura da vegetação, pois liga o final do ciclo reprodutivo das plantas adultas com o estabelecimento de seus descendentes. A dinâmica da dispersão de sementes, portanto, tem influência em processos que vão desde a colonização de novos habitats, mantendo a diversidade em florestas tropicais, com implicações também na sucessão, regeneração e até na conservação das populações de plantas (Wang & Smith 2002). Além disso, as taxas de crescimento da população e suas abundâncias podem ser limitadas, pois nem todos os locais adequados para a germinação de uma determinada espécie serão alcançados pelas suas sementes (Muller-Landau *et al.* 2002).

O estudo dos respectivos processos que compõem o ciclo de regeneração natural de uma floresta se faz necessário para o entendimento da dinâmica de estruturação das comunidades vegetais e da manutenção da diversidade em florestas tropicais, e essa dinâmica pode variar tanto

espacialmente, quanto temporalmente e também de comunidade para comunidade (Muller-Landau *et al.* 2002).

A vegetação sobre a restinga é formada por mosaicos vegetacionais distintos, sob influência marinha e fluvio-marinha, e pode apresentar fisionomias diversas, refletindo condições de umidade e fertilidade do solo (Araújo & Lacerda 1987). A complexidade desses ecossistemas aumenta na medida em que estão mais distantes do oceano, sendo a composição florística determinada por fatores ambientais locais como a topografia, as condições edáficas, a profundidade do lençol freático, bem como pelas diferentes interações biológicas entre os indivíduos que compõem os ecossistemas (Araújo & Lacerda 1987).

Na Ilha do Cardoso ocorrem três formações florestais de restinga com características edáficas, florísticas e estruturais distintas (Sugiyama 1998, Gomes 2005, M.B.B.C. Faria *et al.* dados não publicados). As florestas de restinga apresentam uma elevada similaridade florística com a floresta ombrófila densa de encosta, por esta ter sido a fonte de espécies original das restingas e não ter ocorrido especiação, e também pela proximidade dessas florestas. A Floresta de Restinga Baixa é uma fisionomia que ocorre mais próximo ao mar logo após a restinga arbustiva e é menos diversa do que as outras formações florestais de restinga (Mantovani 2003). Logo em seguida, há a ocorrência dos dois tipos principais de formações florestais da restinga. Quando estas florestas situam-se sobre os cordões arenosos, em solos bem drenados, tem-se a Floresta de Restinga Alta com uma grande diversidade de espécies (Araújo & Lacerda 1987, Mantovani 2003). Quando as florestas situam-se entre cordões arenosos, sujeitos a alagamentos permanentes ou periódicos, estabelece-se a Floresta Paludosa (Araújo & Lacerda 1987, Mantovani 2003) – aqui tratada como Floresta de Restinga Alta Alagada.

As três florestas estão localizadas muito próximas umas das outras, estão sob as mesmas condições climáticas e apresentam um mesmo conjunto potencial de espécies originário da floresta ombrófila densa de encosta. Entretanto, sendo distintas florística e estruturalmente, filtros bióticos e/ou abióticos, provavelmente, devem agir ao longo do processo de regeneração natural, de forma

que haja limitação à ocorrência de determinadas espécies e facilitação de outras em cada formação florestal de restinga.

Esse trabalho teve o objetivo, portanto, de acompanhar durante um ano a dinâmica de regeneração natural (a partir de dados da chuva de sementes e do recrutamento de plântulas) dessas três formações florestais de restinga. Para tanto, testaremos parte do modelo de estruturação das florestas de restinga estudadas proposto no Capítulo 2.

Assim, será verificado se:

1. Há menor limitação na germinação das sementes e no estabelecimento das plântulas na Floresta de Restinga Baixa quando comparado com a Floresta de Restinga Alta, devido à disponibilidade de luz (maior abertura de dossel)?
2. A mortalidade é dependente da densidade já no estágio de plântulas?
3. A diversidade da comunidade arbórea adulta está relacionada com a abertura de dossel e com o teor de matéria orgânica presente no solo?

A partir do modelo proposto, esperamos que:

1. Haja uma relação positiva e significativa entre as maiores densidade, riqueza e diversidade de plântulas encontradas na RB (Capítulo 2) com as maiores aberturas do dossel. Esperamos também que a RB apresente a maior abertura do dossel e o maior recrutamento de plântulas;
2. A mortalidade de plântulas seja maior na RB já que há uma maior densidade de indivíduos do que na RAS e na RAA;
3. Haja um aumento da diversidade no sentido plântula → adulto na RAS e na RAA, e que esse aumento esteja relacionado com o maior teor de matéria orgânica e a menor abertura do dossel.

Material e métodos

Área de estudo

Ver item Área de Estudo na página 9.

Coleta de dados

Chuva de sementes

Para a caracterização da chuva de sementes foram distribuídos 90 coletores quadrados de 0,5 m² suspensos a 80 cm do solo, construídos com estrutura em PVC e tela de nylon com malha de 1 mm, entre as três áreas de estudo (RAS, RAA e RB), totalizando 30 coletores para cada tipo florestal de restinga. Em cada área os coletores foram instalados no centro de 30 parcelas de 20 x 20 m, escolhidas aleatoriamente.

A cada 30 dias, durante um ano (fevereiro de 2007 a janeiro de 2008), todo o material depositado nos coletores foi coletado e levado ao laboratório para secagem (em estufa a uma temperatura de 60°C até peso constante) e triagem.

Todos os frutos/sementes de espécies arbóreas com tamanho superior a 1 mm (tamanho da malha de nylon do coletor) encontrados nos coletores foram separados em morfoespécies, para posterior identificação, e para cada coletor foram anotados: o número de espécies e o número total de sementes. Foram desconsiderados da amostra todos os frutos/sementes predados e os frutos/sementes imaturos, por não possuírem importância significativa na chuva, uma vez que sua germinação não é viável. A contagem de frutos maduros foi multiplicada pelo número total de sementes por fruto e somada à contagem de sementes simples para se obter a estimativa total de número de sementes que caíram nos coletores.

Estabelecimento de plântulas

Para comparar o estabelecimento de plântulas entre as três florestas foram alocadas 3 parcelas de 1 x 1 m localizadas a aproximadamente 2,0 m de cada 3 lados de cada coletor de semente instalado (Figura 1), totalizando 90 parcelas de plântulas em cada floresta e unidade amostral de 3 m². O primeiro levantamento de plântulas foi feito em novembro de 2006 na RAS e na RAA e em março de 2007 na RB. Todas as plântulas de espécies arbóreas ≤ 50 cm foram marcadas, medidas (altura) e identificadas. Após o primeiro levantamento, a cada seis meses, durante um ano, foram

feitos novos censos, nos quais foram marcadas e identificadas as novas plântulas recrutadas e anotadas as que haviam morrido. Optamos por utilizar esse desenho amostral, pois outros pesquisadores e grupos de pesquisa em Florestas Tropicais (principalmente o Smithsonian Tropical Research Institute – Centre for Tropical Forest Science) já desenvolveram e desenvolvem trabalhos com este desenho, que se tem mostrado eficiente, e também por permitir comparações futuras com essas outras florestas.

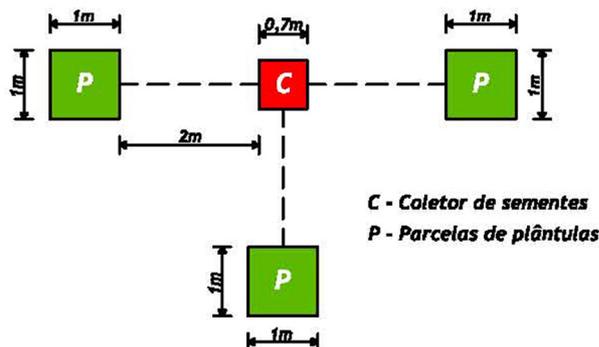


Figura 1. Configuração espacial do conjunto de coletor de sementes e três parcelas de plântulas (estação de coleta de dados) instalado nas Florestas de Restinga estudadas na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

Comunidade arbórea adulta

A caracterização da comunidade arbórea adulta da RAS e da RAA foi feita a partir dos dados previamente coletados na parcela permanente do PEIC, do Projeto Parcelas Permanentes na qual essas florestas estão localizadas. Para a RB foram utilizados os dados de M.B.B.C. Faria *et al.* (dados não publicados). Nas três florestas foram identificados todos os indivíduos arbóreos com $DAP \geq 5$ cm, em parcelas de 20 x 20 m, onde os coletores e as parcelas de plântulas foram instalados.

Medidas ambientais

O habitat local de regeneração de cada estação de coleta de dados e/ou de cada formação florestal foi caracterizado a partir da abertura do dossel e do teor de matéria orgânica presente no solo. Sabemos por dados de literatura (Araújo & Lacerda 1987, César & Monteiro 1995, Sugiyama 1998, Mantovani 2003) que a Floresta de Restinga Baixa é uma floresta mais baixa e aberta e com

menor teor de matéria orgânica do que a Floresta de Restinga Alta e, portanto, teoricamente, há uma maior disponibilidade de luz e menor disponibilidade de nutrientes. Como a luz é um recurso que limita a germinação de sementes e o recrutamento de muitas plântulas de espécies arbóreas no sub-bosque de florestas (Nicotra *et al.* 1999, Harms *et al.* 2004, Itoh *et al.* 2004, Norden *et al.* 2007), a abertura do dossel é uma variável importante para a caracterização do ambiente de regeneração das florestas estudadas. Os solos das restingas por serem arenosos e com pouco teor de argila são muito pobres, pois apresentam baixa capacidade de retenção de água e de íons (Hay *et al.* 1981). A matéria orgânica presente no solo estimula a sua agregação e melhora suas propriedades físicas e químicas, sendo o colóide mais importante para a disponibilidade de nutrientes para as plantas nas restingas (Hay *et al.* 1981). A seguir serão descritas as metodologias de obtenção dessas variáveis.

Teor de matéria orgânica

Em julho de 2007 foram coletadas dez amostras desestruturadas de solo, de aproximadamente 1 Kg, entre 0 e 15 cm de profundidade em cada floresta. Com essas amostras foram feitas análises de teor de matéria orgânica de acordo com os métodos propostos por Meguro (2000). Foi utilizado o método de ignição no qual 5 g de solo seco a 105°C em um cadinho de porcelana (P1) foi submetido à incineração em uma mufla a 550°C, durante 2 horas. Após o esfriamento do cadinho em um dessecador, o mesmo foi pesado (P2). A diferença de peso $(P1 - P2/P1) \times 100 =$ porcentagem de matéria orgânica perdida por ignição.

Abertura de dossel

O ambiente de luz foi caracterizado através de fotografias hemisféricas obtidas no centro de cada estação de coleta de dados nas três formações florestais, em julho de 2007. Foi utilizada uma câmera digital Nikon Coolpix 8700 com uma lente grande-angular (olho de peixe) NIKON Fisheye Converter FC-E9 0,2x montada a 30 cm do solo em um tripé com nível de bolha. O topo da fotografia foi orientado para o norte magnético, determinado por uma bússola, e o tripé foi nivelado

em relação ao solo com o auxílio do nível de bolha e de um clinômetro. As fotografias foram tiradas em dias totalmente nublados, no modo manual com ISO 400 e abertura de obturador de F2,8. A velocidade do obturador variou entre 1/2 e 1/1000 conforme o horário do dia e abertura do dossel. Para cada estação de coleta de dados foi escolhida a fotografia com melhor contraste entre floresta e céu e menor super-exposição. As fotografias foram analisadas usando o programa Gap Light Analyser (GLA v2.0; Frazer *et al.* 1999). Os resultados das análises das fotografias fornecem uma boa estimativa da porcentagem de luz direta e difusa disponível nos locais (Nicotra *et al.* 1999). Para esse trabalho será utilizada a disponibilidade de luz direta, dada pela porcentagem de abertura do dossel.

Análise dos dados

Diversidade das florestas

Para testar a premissa de que a RA é uma floresta mais diversa do que a RB foi feito um teste de permutação (Manly 1997) com os dados de índice de diversidade de Shannon baseado em logaritmos naturais (Magurran 1996) obtidos para cada parcela de 20 x 20 m dos indivíduos arbóreos adultos. Os dados originais de diversidade de Shannon foram aleatorizados 1000 vezes sem reposição entre as três áreas. As diferenças entre as médias observadas foram comparadas com a distribuição encontrada pelas aleatorizações dos valores de diversidade. A significância das diferenças entre as médias observadas foi estimada pela proporção dos dados gerados pela aleatorização que apresentasse valores de diferenças entre as médias iguais ou maiores do que as diferenças observadas com $p < 0,05$. As aleatorizações foram feitas através do programa Resampling Add-In for Excell v2.0 (Blank *et al.* 2000). Diagramas de Whittaker (Magurran 1996) também foram utilizados para ilustrar as diferenças de estrutura entre as florestas.

No Apêndice 1 está apresentado um resumo com os dados de número de indivíduos, riqueza e diversidade de espécies para cada formação florestal e seus respectivos estágios ontogenéticos. A

significância das diferenças dos parâmetros avaliados entre as florestas e os estágios ontogenéticos foram verificadas através de testes de permutação.

Recrutamento e estabelecimento das espécies

A significância da emergência e da mortalidade (em porcentagem) de plântulas em cada formação florestal foi testada através de testes de permutação.

Para testar a hipótese de que já há uma mortalidade dependente da densidade no estágio de plântula foi feita uma regressão da porcentagem de plântulas mortas durante o período de estudo em função do número de plântulas por estação de coleta de dados.

As 15 espécies mais representativas (abundância relativa) da comunidade arbórea adulta de cada floresta (totalizando 29 espécies analisadas) foram utilizadas para avaliar o quanto cada espécie falha na ocupação dos sítios disponíveis para a regeneração (Marques 2002). Para tanto foram calculados os seguintes índices de limitação (de acordo com Marques 2002 e adaptado de Nathan & Muller-Landau 2000):

1. Limitação à dispersão (LD) = $\frac{\text{n}^\circ \text{ de coletores onde a espécie não ocorreu}}{\text{n}^\circ \text{ total de coletores}}$
2. Limitação à emergência (LEM) = $\frac{\text{n}^\circ \text{ de parcelas onde a espécie não ocorreu}}{\text{n}^\circ \text{ total de parcelas}}$
3. Limitação ao estabelecimento (LES) = $\frac{\text{n}^\circ \text{ de parcelas onde a espécie não ocorreu}}{\text{n}^\circ \text{ total de parcelas}}$

Para o cálculo da LD foram utilizados os dados da chuva de sementes; para a LEM foram usados os dados das plântulas e para a LES os dados dos adultos. Para Marques (2002), esta avaliação parte da premissa de que os fatores que limitam um estágio ontogenético podem não ser os mesmos no estágio seguinte (Schupp 1995, Comita *et al.* 2007).

Relacionando as plântulas e os adultos com o ambiente de regeneração

As premissas de que a Floresta de Restinga Baixa apresenta um dossel mais aberto e um menor teor de matéria orgânica no solo foram verificadas através de testes de permutação (Manly 1997).

A hipótese de que há menor limitação na germinação das sementes e no estabelecimento das plântulas na Floresta de Restinga Baixa quando comparado com a Floresta de Restinga Alta, devido à disponibilidade de luz (maior abertura de dossel) foi testada através da regressão do número de indivíduos, do recrutamento, da riqueza e da diversidade de espécies de plântulas em função da abertura do dossel.

Como os indivíduos adultos já estão estabelecidos, uma relação positiva e significativa entre a diversidade e as variáveis ambientais não significaria, necessariamente, que as florestas são mais diversas por causa da disponibilidade de luz e do maior teor de matéria orgânica no solo. Desse modo, para o teste da hipótese de que a diversidade da comunidade arbórea adulta está relacionada com a abertura de dossel e com o teor de matéria orgânica presente no solo foram calculadas as diferenças entre as diversidades dos adultos e as diversidades das plântulas para cada estação de coleta de dados ($DifH'$ ¹). As diversidades de adultos e plântulas (de cada parcela) foram padronizadas, subtraindo-as pela diversidade média e dividindo-as pelo desvio padrão. Então, com as diversidades padronizadas foi feita a diferença entre a diversidade dos adultos e a diversidade das plântulas e feitas regressões em função dos dados de abertura do dossel e teor de matéria orgânica. Ao fazer essa diferença, estaremos testando não a diversidade dos adultos, mas o aumento ou a diminuição da diversidade na passagem de plântula para adulto. Esperamos, assim, encontrar valores positivos para as diferenças na Floresta de Restinga Alta (mais diversa) e valores negativos na Floresta de Restinga Baixa (menos diversa). Para esta análise não foram incluídos os dados das parcelas da RAA, pois a condição alagada representa um parâmetro adicional para a compreensão dos resultados, principalmente em relação à matéria orgânica.

¹ $DifH' = ((H'_{adulto} - H'_{médio})/desvio\ padrão) - ((H'_{plântula} - H'_{médio})/desvio\ padrão)$

Todas as regressões e seus respectivos gráficos foram feitos no R (R Development Core Team 2007). Os comandos estão disponíveis na página <http://ecologia.ib.usp.br/labtrop/doku.php>.

Resultados

Diversidade das florestas

A RB de fato apresentou o menor índice de diversidade de Shannon em relação aos adultos quando comparada à RAS e à RAA (Figuras 2 e 3c), corroborando os dados de literatura. Após um ano de acompanhamento da dinâmica de regeneração natural das três florestas de restinga, a diversidade de plântulas permaneceu significativamente maior na RB em relação à RAS e à RAA (Figura 2), sugerindo que a inversão das diversidades entre plântulas e adultos parece ser um padrão consistente no tempo.

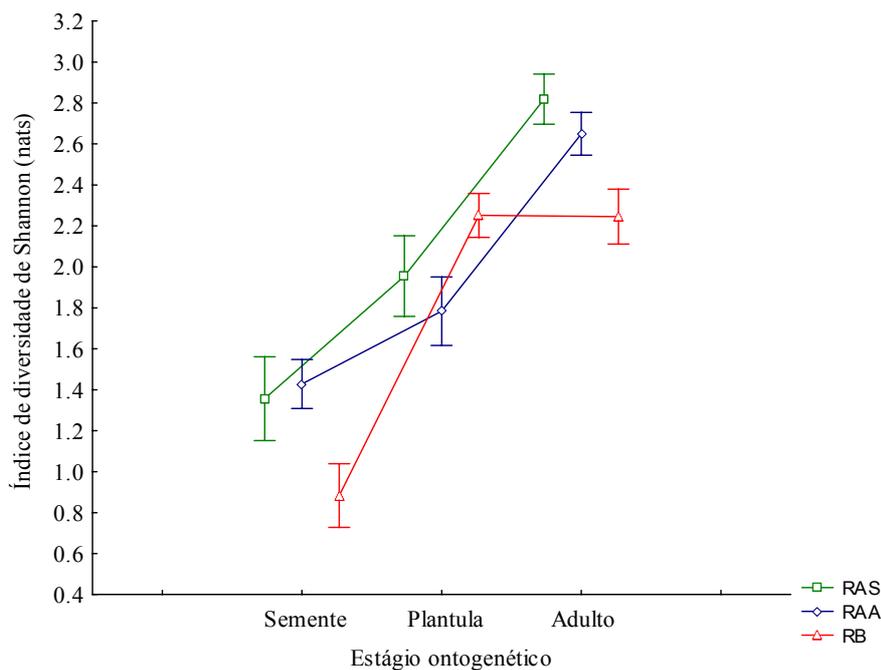


Figura 2. Diversidade de Shannon (nats) média em cada estágio ontogenético para cada floresta de restinga estudada na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; e RB = Floresta de Restinga Baixa. As barras representam o intervalo de confiança de 95%.

Quando comparamos as curvas de abundância dos três estágios ontogenéticos foi possível notar que para sementes e plântulas as curvas são semelhantes entre as florestas (Figura 3a e b). Por

outro lado, vimos que a curva dos adultos da RB é menor e mais inclinada (menor riqueza, maior dominância e menor diversidade) do que as curvas da RAS e da RAA (Figura 3c). É interessante notar também que as curvas dos adultos da RAS e da RAA são bem diferentes das de sementes e de plântulas. Na passagem de plântula para adulto na RAS e na RAA há um aumento acentuado na diversidade e na riqueza de espécies, seguido também de uma redução na dominância das espécies. Já na RB, as curvas das plântulas e dos adultos são muito similares, praticamente não havendo mudanças de diversidade, riqueza e dominância das espécies na passagem de um estágio para o outro. A RB que apresentava uma comunidade de plântulas mais diversa do que a RAS e a RAA, na passagem para o estágio de adulto resultou em uma floresta menos diversa e com maior dominância.

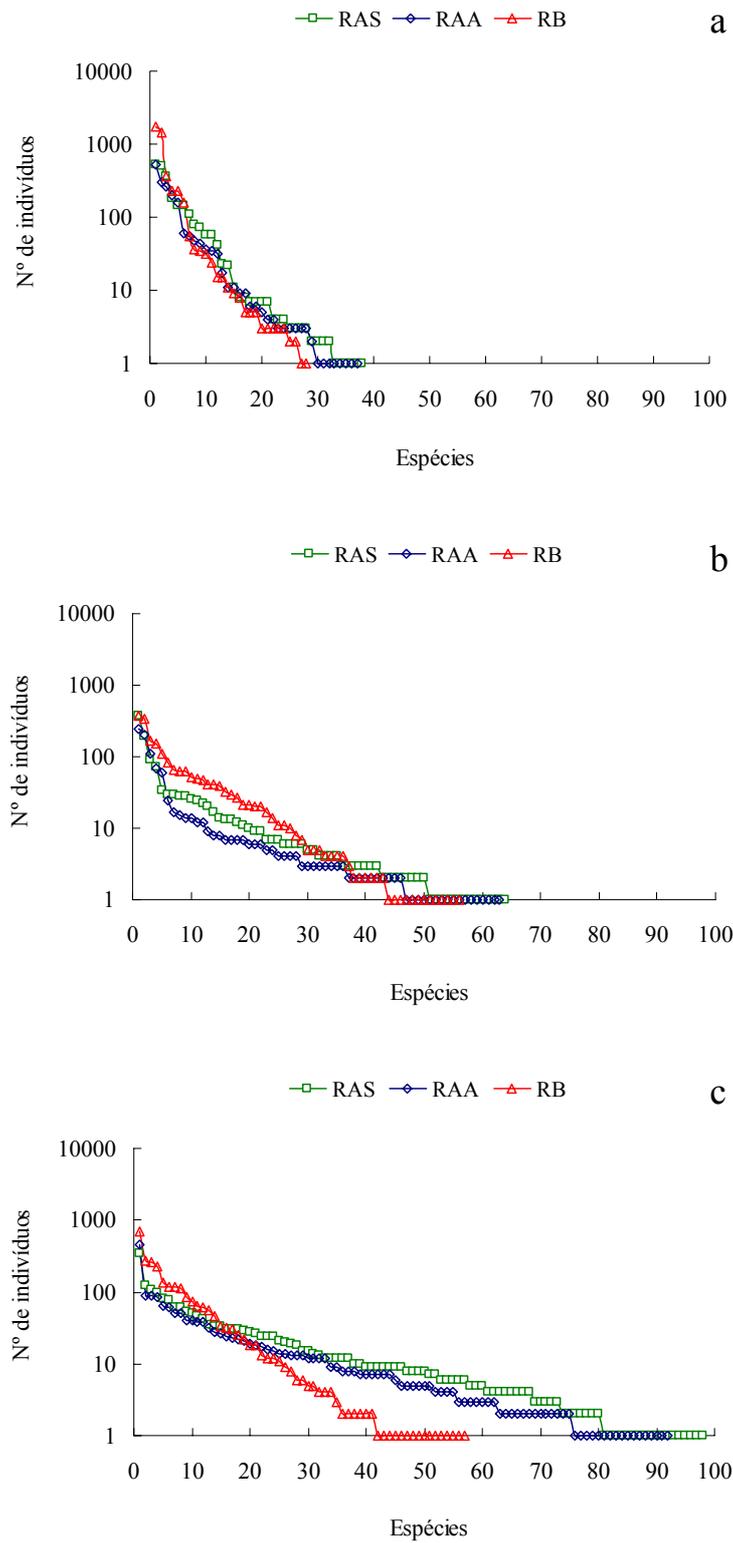


Figura 3. Curvas de abundância das espécies amostradas na (a) chuva de sementes, (b) na comunidade de plântulas e (c) na comunidade de adultos da RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; e RB = Floresta de Restinga Baixa, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.

Recrutamento e estabelecimento das plântulas

Durante o período de estudo, foram marcadas no total 1379 plântulas na RAS, 1242 na RAA e 2211 na RB (Tabela 1). A RB apresentou, em média, quase o dobro de recrutamento de plântulas ($73,7 \pm 30,93$) no período de estudo em relação à RAS ($45,96 \pm 27,98$; $p = 0,001$) e à RAA ($41,4 \pm 20,00$; $p < 0,001$). O maior número de plântulas recrutadas ocorreu entre o censo 1 e 2 na RAS e na RAA, e entre o censo 0 e o censo 1 na RB (Tabela 1). Ao final de um ano, morreram 14% das plântulas da RAS; 23% das plântulas da RAA e 10% das plântulas da RB (Tabela 1). Houve diferença significativa apenas entre a porcentagem de plântulas mortas entre a RAA e a RB ($p = 0,035$).

Tabela 1. Dados dos censos da comunidade de plântulas de espécies arbóreas de floresta de restinga, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa. Letras diferentes denotam diferença significativa com $p = 0,035$.

	Censo 0		Recenso 1		Recenso 2		Final		
	N0	Recrutadas	Mortas (%)	N1	Recrutadas	Mortas (%)	N2	Marcadas	Mortas (%)
RAS	864	247	162 (19)	949	268	26 (3)	1191	1379	188 (14) ^{ab}
RAA	822	209	246 (30)	785	211	40 (5)	955	1242	287 (23) ^a
RB	1633	358	183 (11)	1808	220	37 (2)	1991	2211	220 (10) ^b

A mortalidade de plântulas não apresentou relação com o número de plântulas nas florestas estudadas (Figura 4a).

A maior parte das 29 espécies analisadas é limitada tanto na dispersão, quanto na emergência e no estabelecimento nas três formações florestais de restinga (Figura 5). Na RAS, *Euterpe edulis* Mart., *Ocotea pulchella* (Nees) Mez e *Schefflera angustissima* (Marchal) Frodin são as espécies com a menor limitação no recrutamento (Figura 5a). Essas espécies são também umas das mais abundantes como sementes, plântulas e adultos nessa floresta. No caso de *Calophyllum brasiliense* Cambess., apesar de essa espécie apresentar pouca limitação à emergência e ao estabelecimento, a sua limitação na dispersão foi extremamente elevada nesse ano de estudo na RAS (apenas uma semente chegou aos coletores), mesmo sendo a espécie mais abundante como plântula e a sétima como adulto. Na RAA, além de *E. edulis*, *O. pulchella* e *S. angustissima*, *Xylopia langsdorffiana* A.

St.-Hill. & Tul. também apresentou pouca limitação ao recrutamento (Figura 5b). *E. edulis* não apresentou nenhuma limitação à emergência e ao estabelecimento; e *S. angustissima* praticamente não apresentou limitação ao recrutamento. *C. brasiliense* tem o mesmo padrão de limitação descrito na RAS. Na RB, as espécies com menor limitação ao recrutamento foram *Clusia criuva* Cambess., *Gomidesia fenzliana* O. Berg., *Ilex theezans* Mart. ex Reissek, *O. pulchella* e *Ternstroemia brasiliensis* Cambess. (Figura 5c). Essas espécies também são as mais comuns como semente, plântula e adulto nessa floresta. É interessante notar que espécies como *E. edulis*, *C. brasiliense*, *S. angustissima* e *X. langsdorffiana*, por exemplo, que possuem pouca limitação ao recrutamento na RAS e na RAA, apresentaram valores de limitação muito elevados na RB. Essa inversão está diretamente relacionada com as espécies características e mais comuns de cada formação florestal.

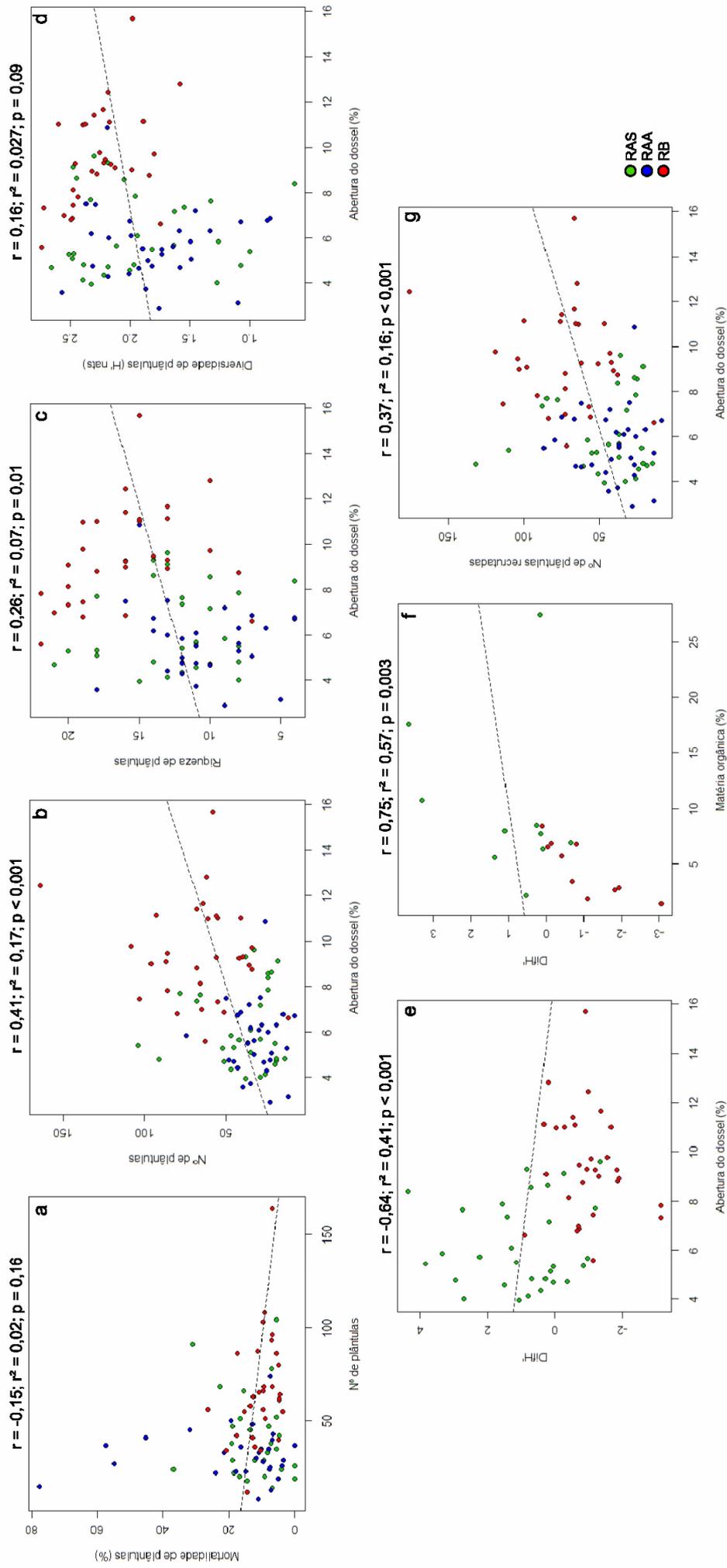


Figura 4. Resultados das regressões calculadas para os testes de hipóteses propostos de acordo com o modelo de estruturação das florestas de restinga estudadas na ilha do Cardoso, Cananéia, SP. r = Correlação de Pearson; $DIFH'$ = $((H'_{adultos} - H'_{médio}) / desvio\ padrão) - ((H'_{plântulas} - H'_{médio}) / desvio\ padrão)$; H' = Índice de diversidade de Shannon (nats). RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa.

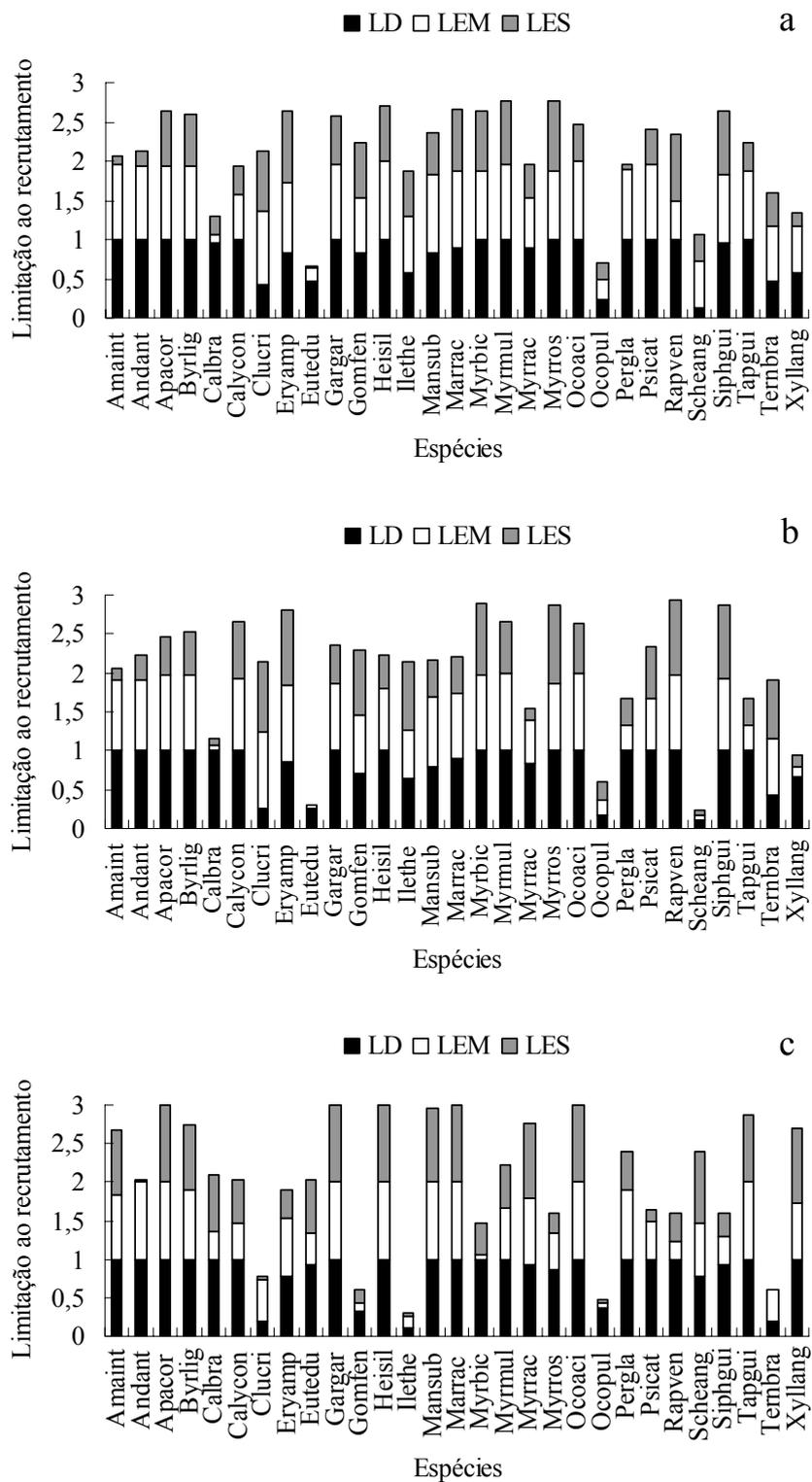


Figura 5. Limitação ao recrutamento das espécies mais representativas de cada floresta. a) RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; b) RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; c) RB = Floresta de Restinga Baixa. Os nomes completos das espécies e suas respectivas abreviações se encontram no Apêndice 2.

Relacionando as plântulas e os adultos com o ambiente de regeneração

A RB apresentou um dossel quase duas vezes mais aberto em média do que a RAS e a RAA (Tabela 2). A RAS apresentou o dobro de teor de matéria orgânica em relação à RB; e a RAA cinco vezes mais matéria orgânica do que a RB (Tabela 2). Esses resultados confirmam as premissas de que a RB apresenta um dossel mais aberto (maior disponibilidade de luz) e um menor teor de matéria orgânica.

Tabela 2. Resultados das análises das variáveis ambientais. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa.

Variável ambiental	Formação florestal			p
	RAS	RAA	RB	
Abertura de dossel (%)	6,20 ± 1,77 ^a	5,66 ± 1,58 ^a	9,50 ± 2,20 ^b	< 0,001
Teor de matéria orgânica (%)	10,07 ± 7,27 ^a	21,11 ± 25,38 ^a	4,63 ± 2,46 ^b	0,02 (RASxRB); 0,004 (RAAxRB)

A relação entre número de plântulas e a abertura do dossel foi positiva e significativa (Figura 4b). As maiores densidades (parcelas da RB, na maioria dos casos) estão relacionadas com os maiores valores de abertura do dossel. A mesma relação foi obtida para a riqueza de plântulas em função da abertura do dossel (Figura 4c). A diversidade de plântulas, por sua vez, não apresentou relação com a abertura do dossel (Figura 4d).

As diferenças de diversidade entre adultos e plântulas apresentaram uma relação negativa e significativa entre a abertura de dossel e positiva e significativa com o teor de matéria orgânica (Figura 4e, f). As diferenças positivas de diversidades, as menores porcentagens de abertura de dossel e as maiores porcentagens de teor de matéria orgânica foram encontradas para as parcelas da RAS.

O recrutamento de plântulas em um ano de estudo apresentou relação positiva e significativa com a abertura do dossel (Figura 4g).

Discussão

Os resultados obtidos mostraram que há uma seqüência decrescente na densidade de indivíduos no sentido semente → adulto. Por outro lado, conforme houve a redução no número de indivíduos entre cada estágio ontogenético, a comunidade ficou cada vez mais diversa. As mudanças entre os padrões observados de curvas de abundância sugerem que algum evento deve ter ocorrido de forma que a RAS e a RAA se tornaram florestas mais diversas e equitativas do que a RB, e que esse evento ocorreu na passagem de plântula/juvenil para adulto. Assim, as florestas se diferenciaram florística e estruturalmente no sentido semente → adulto, resultando em três comunidades arbóreas adultas distintas. A maioria das espécies é limitada em todas as etapas da regeneração nas três florestas. Além disso, as espécies com menor limitação ao recrutamento na RAS e na RAA não estão regenerando na RB, sendo o contrário também verdadeiro. *Euterpe edulis*, *Schefflera angustissima* e *Xylopia langsdorffiana* que são as espécies com pouca limitação ao recrutamento na RAS e na RAA, apresentaram valores elevados de limitação na RB, sugerindo que as condições bióticas e abióticas da RB não são adequadas para o estabelecimento dessas espécies. O mesmo é válido para *Clusia criuva*, *Gomidesia fenzliana*, *Ilex theezans* e *Ternstroemia brasiliensis*, espécies com pouca limitação ao recrutamento na RB e que apresentaram mais limitação na RAS e na RAA. Desta forma, a redução na densidade de indivíduos entre sementes, plântulas e adultos e a mudança de composição florística entre as florestas demonstra que as plantas de cada estágio ontogenético passam por filtros ecológicos resultando em uma alta mortalidade, principalmente nos estágios iniciais de semente e de plântulas, devido a sua maior vulnerabilidade (Harper 1977, Terborgh 1990, Schupp 1995, Wang & Smith 2002, Muller-Landau *et al.* 2002, Harms & Paine 2003, Gómez-Aparico *et al.* 2005). Já o aumento na diversidade no sentido semente → adulto, segundo Hurtt & Pacala (1995), é resultado da limitação de recrutamento dos indivíduos, que é definida pela falha da ocorrência de um juvenil viável em um local disponível para a sua ocupação. O efeito da limitação de recrutamento permite que espécies com menor habilidade competitiva ocupem locais onde espécies competidoras dominantes estão ausentes.

Consequentemente há uma regulação das abundâncias das espécies, tornando a comunidade mais equitativa (menor dominância) e mais diversa.

A confirmação de que a RB apresenta a maior abertura do dossel quando comparada às demais florestas, demonstra que há uma maior disponibilidade de luz para as plantas nesse local do que na RAS e na RAA. De fato, a abertura do dossel apresentou um efeito positivo e significativo sobre o recrutamento, densidade e riqueza (em 3 m²) de plântulas nas florestas estudadas, confirmando que os maiores valores apresentados por esses parâmetros na RB são consequência da maior disponibilidade de luz nesse ambiente. Isso corrobora a hipótese de que a RB é um ambiente menos limitante para a germinação das sementes de espécies arbóreas e posterior estabelecimento das plântulas do que a RAS e a RAA. A diversidade de plântulas, entretanto, não esteve relacionada com a abertura do dossel, indicando que o aumento na disponibilidade de luz não é acompanhado pelo aumento da diversidade.

O maior teor de matéria orgânica presente no solo encontrado na RAS e na RAA corrobora o que foi encontrado por Sugiyama (1998) na própria Ilha do Cardoso. A RB, portanto, é uma floresta com menor disponibilidade de nutrientes do que a RAS e a RAA. Sendo assim, é razoável esperar que em um ambiente pobre em nutrientes e com uma alta densidade de plântulas/juvenis a mortalidade dependente da densidade devido à competição por recursos seja elevada. Como não temos dados dos juvenis dessas florestas para testar se realmente existe uma mortalidade dependente da densidade na RB, verificamos se a mortalidade de indivíduos já no estágio de plântula estava relacionada à maior densidade de indivíduos. Como não houve relação entre a mortalidade de plântulas e o número de indivíduos, isso nos leva a pensar que a mortalidade dependente da densidade devido à disponibilidade de nutrientes só ocorre a partir do estágio de juvenil, já que as plântulas ainda têm os seus cotilédones para nutri-las. A maior mortalidade de plântulas na RAA quando comparada às demais florestas se deve, provavelmente, ao estresse hídrico ao qual as plântulas estão sujeitas nessa formação.

As relações negativas e positivas significativas entre as diferenças de diversidade dos adultos e das plântulas e a abertura do dossel e o teor de matéria orgânica, respectivamente, mostraram que a floresta mais diversa (RAS) de fato está relacionada com a menor abertura do dossel e o maior teor de matéria orgânica. Esse resultado fortalece a hipótese de que a mortalidade dependente da densidade no estágio juvenil devido à competição por recursos na RB funcionaria como um filtro biótico na passagem do estágio de plântula/jovem e adulto, reduzindo a diversidade de espécies da Floresta de Restinga Baixa. Já na RA (RAS e RAA), as plântulas estabelecidas teriam maior chance de sobrevivência, tendo em vista a menor densidade e a maior disponibilidade de recursos desse ambiente, levando a uma maior diversidade de espécies quando adultos. Conforme sugerido no Capítulo 2, a baixa densidade de plântulas/juvenis no sub-bosque de florestas tropicais com dossel fechado e pouca disponibilidade de luz levaria a uma competitividade irrelevante entre as mesmas (Paine *et al.* 2008), aumentando o estabelecimento das espécies e, conseqüentemente, a diversidade dessas florestas.

A partir do que foi discutido podemos concluir que a dinâmica de regeneração natural e seus respectivos filtros bióticos e abióticos são muito importantes para a estruturação das comunidades de Florestas de Restinga da Ilha do Cardoso. Além disso, o modelo de estruturação das comunidades proposto no Capítulo 2 pôde ser testado em alguns aspectos, mostrando que:

1. De fato os maiores recrutamento, densidade e riqueza estavam relacionados à maior abertura do dossel e que isto ocorreu principalmente nas parcelas da RB;
2. Não houve relação entre a mortalidade de plântulas e o número de indivíduos nas parcelas. A mortalidade dependente da densidade, portanto, só deve ocorrer a partir do estágio de juvenil quando os indivíduos necessitam dos nutrientes disponíveis no solo;
3. A melhora nas condições edáficas e a menor disponibilidade de luz parecem determinar a manutenção da maior diversidade no estágio adulto.

Os modelos de sucessão geralmente prevêm a mudança de performance das plantas conforme as condições e as quantidades de recursos se modificam ao longo do processo, geralmente sendo

mais importante a tolerância nas primeiras fases da sucessão, passando à habilidade competitiva nas fases mais avançadas (Gurevitch *et al.* 2006, Begon *et al.* 2007). No caso específico das restingas em questão, considerando que cada fitofisionomia seja um estágio de desenvolvimento seqüencial (Lacerda 1984), parece-nos que a competição pelo aumento da densidade na fase de plântula/juvenil, associada à limitação de recursos, deve ser determinante para a maior dominância encontrada nos adultos em uma fase intermediária de sucessão, como a Floresta de Restinga Baixa, por exemplo. Outro ponto importante é que os eventos estocásticos associados à dispersão, deposição e germinação das sementes e posterior estabelecimento das plântulas são pouco importantes nas florestas com maior dominância, mas podem ser determinantes na manutenção da diversidade nas florestas mais diversas (Capítulos 1 e 2). Essa inversão na hierarquia de importância de processos dependentes da densidade e estocásticos necessita ainda de investigação mais aprofundada, mas pode lançar luz no entendimento da estruturação das comunidades.

É importante ressaltar, ainda, que a inversão dos padrões de diversidade entre plântulas e adultos nas florestas estudadas pode ser devido a outros fatores diferentes dos que foram propostos nesse modelo de estruturação das comunidades. A mortalidade dependente da densidade na RB poderia ser explicada também pela ação de patógenos (fungos e bactérias) e herbívoros (Janzen 1970, Connell 1971, Ahumada *et al.* 2004, Itoh *et al.* 2004, John & Sukumar 2004, Leigh 2004, Muller-Landau *et al.* 2004, Wills *et al.* 2004, Paine *et al.* 2008). Entretanto, como o solo da RB é muito pobre em nutrientes, acreditamos que a mortalidade diferenciada dependente da densidade pela competição por recursos parece ser mais plausível para explicar a inversão da diversidade entre plântulas/juvenis e adultos.

A partir do que foi exposto os próximos trabalhos visando o entendimento da estruturação das Florestas de Restinga na Ilha do Cardoso devem ser experimentais e focados, principalmente, na passagem de semente para plântula, mostrando qual é o nível de limitação na germinação de sementes e no estabelecimento de plântulas nas Florestas de Restinga Alta e Baixa, e também, na

passagem de juvenil para adulto, testando a mortalidade dependente da densidade (tanto pela competição por recursos, quanto pela ação de patógenos e herbívoros).

Referências bibliográficas

- AHUMADA, J.A., HUBBELL, S.P., CONDIT, R. & FOSTER, R.B. 2004. Long-term tree survival in neotropical forest – The influence of local biotic neighborhood. *In*: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- ARAÚJO, D.S.D. & LACERDA, L.D. 1987. A natureza da restinga. *Ciência Hoje* **6**(33): 42-48.
- BEGON, M, TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. 4ª edição. Porto Alegre: Artmed.
- BLANK, S., SEITER, C. & BRUCE, P. 2000. *Resampling Stats Add-in for Excell software*. Resampling Stats Inc.
- CESAR, O. & MONTEIRO, R. 1995. Florística e fitossociologia de uma floresta de restinga em Picinguaba (Parque Estadual da Serra do Mar), Município de Ubatuba – SP. *Naturalia* **20**:89-105.
- COMITA, L.S., CONDIT, R. & HUBBELL, S.P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* **95**:482-492.
- CONNEL, J.H. 1971. *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. 1999. Gap Light Analyser (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission índices from true-color fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright c 1999: Millbrook, New York: Simon FASTER University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystems Studies.

- GOMES, F.H. 2005. *Gênese e classificação de solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso SP*. Tese de doutorado, Escola Superior de Agronomia Luis de Queiroz, Piracicaba.
- GÓMEZ-APARICIO, L., GÓMEZ, J.M. & ZAMORA, R. 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* **93**:1194-1202.
- GUREVITCH, J., SCHEINER, S.M. & GORDON, A.F. 2006. *The Ecology of Plants*. 2nd edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Incorporated.
- HARMS, K.E. & PAINE, C.E.T. 2003. Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. *Revista Ecosistemas* 3: <http://www.revistaecosistemas.net> (acesso em 24/01/2008).
- HARMS, K.E., POWERS, J.S. & MONTGOMERY, R.A. 2004. Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four neotropical forests. *Biotropica* **36**(1):40-51.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Londres: Academic Press.
- HAY, J. D., LACERDA, L. D. & TAN, A. L. 1981. Soil cation increase in a tropical sand dune ecosystem due to a terrestrial bromeliad. *Ecology* **62**(5): 1392-1395.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- HURTT, G.C. & PACALA, S. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* **176**:1-12.
- ITOH, A.; ROKUJO, N.; KANZAKI, M.; YAMAKURA, T.; LAFRANKIE, J.V.; ASHTON, P.S. & LEE, H.S. 2004. An approach for assessing species-specific density-dependence and habitat effects in recruitment of a tropical rain forest tree. In: Losos, E. & Leigh, E. G. (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivories and the number of trees species in tropical forests. *American Naturalist* **104**:501-528.

- JOHN, R. & SUKUMAR, R. 2004. Distance- and density-related effects in a tropical dry deciduous forest tree community at Mudumalai, Southern India. *In: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- LACERDA, L.D. 1984. Processos ecológicos. *In: Lacerda, L.D., Araújo, D.S.D., Cerqueira, R. & Turcq, B. (Orgs.). Restingas: origem, estrutura e processos*. Niterói: CEUFF.
- LEIGH, E. 2004. The diversity of tropical trees: the role of pest pressure – introduction. *In: Losos, E. & Leigh, E. G. (Eds.). Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- MAGURRAN, A.E. 1996. *Ecological diversity and its measurement*. Londres: Chapman and Hall.
- MANLY, B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. Glasgow: Chapman & Hall.
- MANTOVANI, W. 2003. A degradação dos biomas brasileiros. *In: Ribeiro, W.C. (Org.). Patrimônio Ambiental Brasileiro*. USPiana: Brasil 500 anos. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo. Imprensa Oficial do Estado de São Paulo.
- MARQUES, M.C.M. 2002. *Dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas da planície litorânea da Ilha do Mel, PR*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MEGURO, M. 2000. Métodos em Ecologia Vegetal. São Paulo: Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências.
- MULLER-LANDAU, H.C., WRIGHT, J.P., CALDERÓN, O., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. *In: Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation*. Wallingford: CABI Publishing.
- MULLER-LANDAU, H.C., DALLING, J.W., HARMS, K.E., WRIGHT, S.J., CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2004. Seed dispersal and density-dependent seed and

- seedling survival in *Trichilia tuberculata* and *Miconia argentea*. In: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.
- 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.
- NICOTRA, A.B., CHAZDON, R.L. & IRIARTE, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* **80**:1908-1926.
- NORDEN, N., JÉRÔME, C., CAUBÈRE, A., CHÂTELET, P., FERRONI, N., FORGET, P.-M. & THÉBAUD, C. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology* **95**:507-516.
- PAINE, C.E.T, HARMS, K.E., SCHNITZER, S.A. & CARSON, W.P. 2008. Weak competition among tropical tree seedlings: implications for species coexistence. *Biotropica* **40**(4):432-440.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2007. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org> (acesso em 04/02/2008).
- SCHUPP, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **82**(3):399-409.
- SUGIYAMA, M. 1998. Estudo de florestas da restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica* **11**:119-159.
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal-commentary. In: Bawa, K.S. & Handley, M. (Eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Paris: The Parthenon Group.
- WANG, B.C. & SMITH, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* **17**(8):379-385.
- WILLS, C., CONDIT, R., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. & MANOKARAN, N. 2004. Comparable Nonrandom forces act to maintain diversity in both a New World and an Old

World rainforest plot. In: Losos, E. & Leigh, E.G., (Eds.). *Tropical forests diversity and dynamism findings from a large-scale network*. Chicago: The University of Chicago Press.

Apêndice 1. Comparações entre cada estágio ontogenético em cada formação florestal de restinga (vertical) e entre cada formação florestal em cada estágio ontogenético (horizontal) na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. RAS = Floresta de Restinga Alta Seca; RAA = Floresta de Restinga Alta Alagada; RB = Floresta de Restinga Baixa; N = n^a de indivíduos; Nmédio = n^o médio de indivíduos em 0,5 m² para as sementes, 3 m² para as plântulas e 400 m² para os adultos. S = n^o de espécies; Smédio = n^o médio de espécies em 0,5 m² para a sementes, 3 m² para as plântulas e 400 m² para os adultos; H' = índice de diversidade de Shannon ± desvio padrão; J = equabilidade. Na vertical para o Índice de Shannon: letras diferentes denotam diferenças significativas com p<0,001.

Estágio ontogenético	Parâmetros	Formação florestal			p
		RAS	RAA	RB	
Sementes	N	2416	1851	4423	
	Nmédio	80,53±97,94 ^{ab}	61,70±49,05 ^a	147,43±164,01 ^b	0,009
	S	38	37	28	
	Smédio	7,76±3,00 ^{ab}	8,53±2,30 ^a	6,53±2,40 ^b	<0,001
	H'	1,36±0,55 ^{a/a}	1,43±0,32 ^{a/a}	0,88±0,42 ^{b/a}	≤0,001
	J	0,66	0,65	0,51	
Plântulas	N	1191	955	1991	
	Nmédio	38,80±22,43 ^{ab}	32,00±13,5 ^a	67,50±28,95 ^b	<0,001
	S	65	63	56	
	Smédio	12,33±3,83 ^a	10,47±3,44 ^b	15,97±3,93 ^c	<0,05
	H'	1,95±0,53 ^{a/b}	1,78±0,45 ^{a/b}	2,25±0,29 ^{b/b}	≤0,005
	J	0,66	0,65	0,72	
Adultos	N	1941	1676	2628	
	Nmédio	64,82±12,05 ^a	55,80±8,43 ^b	86,72±15,27 ^c	≤0,001
	S	98	92	57	
	Smédio	25,20±5,05 ^{ab}	22,53±4,04 ^a	16,53±4,10 ^b	0,003
	H'	2,82±0,33 ^{a/c}	2,65±0,28 ^{a/c}	2,25±0,39 ^{b/b}	<0,001
	J	0,80	0,74	0,69	

Apêndice 2. Lista das espécies mais representativas das Florestas de restinga estudadas na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP e suas respectivas abreviações.

Família	Espécies	Abreviação
Rubiaceae	<i>Amaioua intermedia</i> Mart.	Amaint
Fabaceae	<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) J. F. Macbr.	Andant
Euphorbiaceae	<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill.	Apacor
Malpighiaceae	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss.	Byrlig
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Calbra
Myrtaceae	<i>Calyptanthes concinna</i> DC.	Calycon
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i> Cambess.	Clucri
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum amplifolium</i> (Mart.) O. E. Schulz	Eryamp
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Eutedu
Clusiaceae	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	Gargar
Myrtaceae	<i>Gomidesia fenzliana</i> O. Berg.	Gomfen
Olacaceae	<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke	Heisil
Aquifoliaceae	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	Ilethe
Sapotaceae	<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	Mansub
Myrtaceae	<i>Marlierea racemosa</i> (Vell.) Kiaersk	Marrac
Myrtaceae	<i>Myrcia bicarinata</i> (O. Berg.) D. Legrand	Myrbic
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	Myrmul
Myrtaceae	<i>Myrcia racemosa</i> (O. Berg.) Kiaresk	Myrrac
Myrtaceae	<i>Myrcia rostrata</i> DC.	Myrros
Lauraceae	<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez	Ocoaci
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez	Ocopul
Euphorbiaceae	<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	Pergla
Myrtaceae	<i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	Psicat
Myrsinaceae	<i>Rapanea venosa</i> (A. DC.) Mez	Rapven
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin	Scheang
Myrtaceae	<i>Siphoneugena guilfoyleiana</i> C. Proença	Siphgui
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Tapgui
Theaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	Ternbra
Annonaceae	<i>Xylopia langsdorffiana</i> A. St.-Hill. & Tul.	Xyllang

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A dinâmica de regeneração natural de três florestas de restinga com diferentes composição florística, estrutura, características edáficas e de ambiente de luz foi acompanhada neste estudo.

A partir dos resultados obtidos verificamos que a Floresta de Restinga Baixa se diferencia florística e estruturalmente das outras florestas de restinga já na chuva de sementes. As Florestas de Restinga Alta Seca e Alta Alagada, por outro lado, são semelhantes tanto em relação à chuva de sementes quanto à comunidade de plântulas. As diferenças edáficas entre essas duas formações (RAS e RAA) parecem ser mais importantes na diferenciação das florestas na passagem do estágio de juvenil para adulto, quando emergem comunidades florística e estruturalmente diferentes.

No Capítulo 1, vimos que a RAS e a RAA apresentaram uma chuva de sementes mais diversa quando comparada com a RB. Vimos também que os animais dispersores são fundamentais no padrão de deposição das sementes e de estruturação das florestas, uma vez que mais de 95% das espécies são zoocóricas. Além disso, devido à deposição agregada e próxima à planta-mãe das sementes (Satterthwaite 2007), as espécies arbóreas das três formações florestais parecem ser limitadas principalmente quanto ao local seguro para germinação de suas sementes e não em relação à dispersão. Os resultados mostraram, também, que as semelhanças e as diferenças de diversidade, de composição florística e de estrutura entre a chuva de sementes da RAS, da RAA e da RB devem ser um reflexo da composição florística e da estrutura da comunidade de espécies arbóreas local dessas três formações florestais, já que a chuva de sementes é composta apenas por espécies autóctones. No Capítulo 2, encontramos um padrão de diversidade de espécies inesperado para a comunidade de plântulas dessas florestas de restinga. A RB apresentou uma diversidade de espécies de plântulas significativamente maior do que a RAS e a RAA, o oposto do que foi previsto, já que a floresta de restinga alta é uma fisionomia mais diversa e complexa do que a RB. Sugerimos, então, um modelo de estruturação das florestas de restinga estudadas da Ilha do Cardoso que pôde ser testado, em alguns aspectos, no Capítulo 3.

Assim, a partir do que foi exposto e discutido nos três capítulos propusemos que há uma inversão na hierarquia de importância de processos determinísticos e estocásticos na estruturação das Florestas de Restinga da Ilha do Cardoso. Na RB, os processos determinísticos relacionados a fatores dependentes da densidade seriam os responsáveis para a maior dominância encontrada nessa floresta. Já na RA, os eventos estocásticos relacionados à dispersão, deposição e germinação das sementes e posterior estabelecimento das plântulas e dos juvenis seriam determinantes para a maior diversidade de espécies encontrada nessa floresta quando comparada com a RB. Essa inversão na hierarquia de importância entre processos determinísticos e estocásticos entre essas florestas é muito interessante, pois, apesar de as Florestas de Restinga Alta e Baixa da Ilha do Cardoso serem formações que estão sob as mesmas condições climáticas, estarem localizadas muito próximas uma da outra e terem a mesma origem florística, são estruturadas através de diferentes mecanismos.

Os trabalhos observacionais, apesar de serem basicamente descritivos, são muito importantes para a geração de hipóteses. Acreditamos que esse seja um dos grandes méritos deste trabalho, pois em todos os capítulos procuramos gerar hipóteses buscando entender os padrões observados e, mais importante ainda, procuramos gerar hipóteses que pudessem ser testadas em estudos futuros. É importante ressaltar, também, que o acompanhamento de várias fases da ontogenia das plantas (sementes, plântulas e adultos) é essencial para o entendimento da estruturação e da dinâmica das populações e das comunidades vegetais, conforme foi mostrado ao longo deste trabalho. Ainda, os projetos em grande escala, como o Parcelas Permanentes, são imprescindíveis para estudos como este, uma vez que deve haver o acompanhamento da dinâmica de regeneração natural ao longo do tempo para a confirmação se os padrões observados se mantêm. Além disso, mesmo com apenas um ano de análise temporal foi possível testar algumas partes do modelo de estruturação das florestas estudadas, devido, em grande parte, aos dados dos indivíduos arbóreos adultos previamente coletados na parcela permanente do PEIC.

Este trabalho representa o início da compreensão dos mecanismos envolvidos na estruturação das Florestas de Restinga da Ilha do Cardoso. A partir dos resultados obtidos foi possível

estabelecer alguns padrões importantes na dinâmica de regeneração natural dessas florestas, sendo imprescindível a confirmação se os mesmos se manterão no tempo e no espaço. A inversão entre as florestas na hierarquia de importância de processos dependentes da densidade e estocásticos parece ser um ponto crucial na estruturação das Florestas de Restinga da Ilha do Cardoso e, portanto, deve ser investigado mais profundamente.