

**Universidade de São Paulo  
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Contribuição de adaptações locais e da plasticidade em sementes e  
plântulas para a ocorrência de *Euterpe edulis* e *Syagrus  
romanzoffiana* em três formações florestais do Estado de São Paulo**

**Pedro Henrique Santin Brancalion**

**Tese apresentada para obtenção do  
título de Doutor em Ciências. Área de  
concentração: Fitotecnia**

**Piracicaba  
2009**

**Pedro Henrique Santin Brancalion**  
**Engenheiro Agrônomo**

**Contribuição de adaptações locais e da plasticidade em sementes e plântulas  
para a ocorrência de *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* em três formações  
florestais do Estado de São Paulo**

Orientador:  
**Prof. Dr. RICARDO RIBEIRO RODRIGUES**

Co-orientador:  
**Prof<sup>a</sup>. Dra. ANA D.L.C. NOVEMBRE**

**Tese apresentada para obtenção do título de  
Doutor em Ciências. Área de concentração:  
Fitotecnia**

**Piracicaba  
2009**

À minha esposa, Carolina, aos meus pais, Pedro e Valdete,  
e a minha irmã, Ana Paula

DEDICO



## **AGRADECIMENTOS**

- A Deus pela minha existência, à minha amada esposa (Carolina) e à minha família (Pedro, Valdete e Ana Paula), por todas as ocasiões em que me apoiaram e estiveram presentes ao meu lado, não medindo esforços para que eu pudesse me dedicar integralmente ao meu projeto de vida;
- À Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, ao Instituto Florestal e ao Projeto Parcelas Permanentes (BIOTA/FAPESP), pela oportunidade concedida para realização deste trabalho;
- Ao meu orientador Professor Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues e aos meus co-orientadores, Professores Ana Dionísia da Luz Coelho Novembre e Giancarlo Conde Xavier Oliveira, pela orientação, amizade, oportunidade e pelas suas contribuições à minha formação profissional. Serei sempre grato à aposta que fizeram em mim;
- À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP, pela bolsa concedida, em nível de doutorado direto;
- Aos meus sogros (Palmiro e Vera) e ao meu cunhado (Thiago), que sempre deram forças a mim e à Carol durante minhas inúmeras viagens de campo;
- À minha querida avó, Ana Lutgens Brancalion, por todas as orações, torcida e orgulho;
- A todos os meus amigos do Laboratório de Sementes – ESALQ/USP, em especial à Eng<sup>a</sup>. Agr<sup>a</sup>. M.Sc. Helena Maria Carmignani Pescarin Chamma e aos Professores Júlio Marcos Filho e Silvio Moure Cícero, que em muito contribuíram em minha formação como pesquisador na área de tecnologia de sementes;
- A todos os meus amigos do Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal – ESALQ/USP, em especial ao Eng<sup>o</sup>. Agr<sup>o</sup>. Dr. André Gustavo Nave e ao Professor

Sergius Gandolfi, que em muito auxiliaram em minha formação profissional na área de ecologia e restauração florestal;

- Aos meus companheiros de campo e de profundas discussões científicas, Ricardo A.G. Viani e Germano Chagas (vulgo Caipirinha), e ao Seu José Severino, companheiro fiel de “mato” e de coleta de sementes, que me ajudaram bastante nos trabalhos de campo e tornaram as exaustivas viagens muito mais agradáveis por suas amizades e descontração;

- Aos funcionários e pesquisadores da Estação Ecológica de Assis (em especial à Professora Dra. Giselda Durigan e ao Dr. Antonio C.G. de Melo), da Estação Ecológica dos Caetetus (em especial à Célia), do Parque Estadual da Ilha do Cardoso e do Parque Estadual de Carlos Botelho, pela colaboração durante as pesquisas e dedicação para possibilitar uma estadia agradável durante as viagens de campo;

- Ao “time” que me ajudou na avaliação do último experimento: Carolina Zanelli, Débora C. Rother, Jeanne M.G. Le Bourlegat, Marcelo A. de Pinho Ferreira, Marina Carboni, Marta R.A. Muniz e, sobretudo, a minha esposa, a minha mãe e a minha irmã, que trocaram momentos de lazer por exaustivas pesagens de plântulas;

- Aos amigos e companheiros Ingo Isernhagen, pela amizade e aprendizado em restauração; Marcelo A. Pinho Ferreira, pelo companheirismo e aprendizado em identificação de plantas; à Rebeca Lima e Francisco Antonioli, pela ajuda durante as pesquisas; a Andrés Henrique Lai Reyes pela ajuda nas análises estatísticas, aos funcionários do viveiro Bio Flora, em especial ao Biól. Antonio Fabrício Cristensen, Jabez Pedro Banagouro (Nina), Carlos Tomé de Souza e Kelli Gil pela amizade e por terem me auxiliado no beneficiamento de sementes, cultivo das mudas e avaliação dos experimentos; e a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho e que participaram comigo da vivência do doutorado.

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                                                                  |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| RESUMO.....                                                                                                                                                                                      | 09 |
| ABSTRACT.....                                                                                                                                                                                    | 11 |
| 1 INTRODUÇÃO.....                                                                                                                                                                                | 13 |
| Referências.....                                                                                                                                                                                 | 15 |
| 2 VARIAÇÕES DO TAMANHO E DO NÚMERO DE SEMENTES EM POPULAÇÕES DE <i>Euterpe edulis</i> E DE <i>Syagrus romanzoffiana</i> PRESENTES EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO..... | 19 |
| Resumo.....                                                                                                                                                                                      | 19 |
| Abstract.....                                                                                                                                                                                    | 19 |
| 2.1 Introdução.....                                                                                                                                                                              | 20 |
| 2.2 Material e Métodos.....                                                                                                                                                                      | 23 |
| 2.3 Resultados .....                                                                                                                                                                             | 29 |
| 2.4 Discussão .....                                                                                                                                                                              | 35 |
| 2.5 Conclusões.....                                                                                                                                                                              | 39 |
| Referências.....                                                                                                                                                                                 | 39 |
| 3 PREDACÃO DE SEMENTES DA PALMEIRA <i>Syagrus romanzoffiana</i> NA FASE PRÉ-DISPERSÃO POR LARVAS DE <i>Revena rubiginosa</i> EM TRÊS FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO .....           | 45 |
| Resumo.....                                                                                                                                                                                      | 45 |
| Abstract.....                                                                                                                                                                                    | 46 |
| 3.1 Introdução.....                                                                                                                                                                              | 46 |
| 3.2 Material e Métodos.....                                                                                                                                                                      | 49 |
| 3.3 Resultados.....                                                                                                                                                                              | 55 |
| 3.4 Discussão.....                                                                                                                                                                               | 60 |
| 3.5 Conclusões.....                                                                                                                                                                              | 63 |
| Referências.....                                                                                                                                                                                 | 64 |
| 4 MATURAÇÃO E GERMINAÇÃO DE SEMENTES EM POPULAÇÕES DAS PALMEIRAS <i>Euterpe edulis</i> E <i>Syagrus romanzoffiana</i> PRESENTES EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO.....   | 69 |

|                                                                                                                                                                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Resumo.....                                                                                                                                                                                                   | 69  |
| Abstract.....                                                                                                                                                                                                 | 69  |
| 4.1 Introdução.....                                                                                                                                                                                           | 70  |
| 4.2 Material e Métodos.....                                                                                                                                                                                   | 72  |
| 4.3 Resultados .....                                                                                                                                                                                          | 79  |
| 4.4 Discussão .....                                                                                                                                                                                           | 86  |
| 4.5 Conclusões.....                                                                                                                                                                                           | 88  |
| Referências.....                                                                                                                                                                                              | 89  |
| 5 CONTRIBUIÇÃO DE ADAPTAÇÕES LOCAIS E DA PLASTICIDADE PARA O ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS DE <i>Euterpe edulis</i> EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO.....                             | 95  |
| Resumo.....                                                                                                                                                                                                   | 95  |
| Abstract.....                                                                                                                                                                                                 | 95  |
| 5.1 Introdução.....                                                                                                                                                                                           | 96  |
| 5.2 Material e Métodos.....                                                                                                                                                                                   | 99  |
| 5.3 Resultados .....                                                                                                                                                                                          | 104 |
| 5.4 Discussão .....                                                                                                                                                                                           | 110 |
| 5.5 Conclusões.....                                                                                                                                                                                           | 113 |
| Referências.....                                                                                                                                                                                              | 113 |
| 6 CONTRIBUIÇÃO DE ADAPTAÇÕES LOCAIS E DA PLASTICIDADE PARA O CRESCIMENTO DE JUVENIS DE <i>Euterpe edulis</i> E DE <i>Syagrus romanzoffiana</i> EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO..... | 121 |
| Resumo.....                                                                                                                                                                                                   | 121 |
| Abstract.....                                                                                                                                                                                                 | 121 |
| 6.1 Introdução.....                                                                                                                                                                                           | 122 |
| 6.2 Material e Métodos.....                                                                                                                                                                                   | 124 |
| 6.3 Resultados .....                                                                                                                                                                                          | 135 |
| 6.4 Discussão.. .....                                                                                                                                                                                         | 143 |
| 6.5 Conclusões.....                                                                                                                                                                                           | 147 |
| Referências.....                                                                                                                                                                                              | 147 |
| 7 CONCLUSÕES GERAIS.....                                                                                                                                                                                      | 153 |



## RESUMO

### **Contribuição de adaptações locais e da plasticidade em sementes e plântulas para a ocorrência de *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* em três formações florestais do Estado de São Paulo**

Espécies com ampla distribuição geográfica e ecológica podem possuir adaptações locais como consequência de pressões de seleção diferenciadas e específicas para cada habitat ocupado, originando ecótipos. Além de contribuir para a identificação e quantificação de adaptações em estudos evolutivos, o estudo de ecótipos pode ser fundamental para a conservação e a restauração ecológica de florestas tropicais. Dessa forma, esse trabalho foi conduzido com o objetivo de avaliar a contribuição de adaptações locais e da plasticidade em sementes e plântulas para a ocorrência das espécies de palmeira *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* em parcelas permanentes inseridas em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo. Foram estudadas populações de *E. edulis* presentes na Floresta Estacional Semidecidual da Estação Ecológica dos Caetetus, na Floresta Ombrófila Densa do Parque Estadual de Carlos Botelho e na Floresta de Restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, e populações de *S. romanzoffiana* presentes nas áreas de Floresta Estacional Semidecidual e de Floresta de Restinga já citadas e no Cerradão da Estação Ecológica de Assis. Foram avaliados o tamanho, a produção, a maturação e a germinação de sementes produzidas pelas populações de ambas as espécies, a predação de sementes de *S. romanzoffiana* na fase pré-dispersão por larvas do coleóptero *Revena rubiginosa*, e a contribuição de adaptações locais e da plasticidade, em experimentos de transplante recíproco e de jardim comum, no estabelecimento de plântulas de *E. edulis* e no crescimento de juvenis de populações de ambas as espécies. Houve significativa variação no tamanho e no número de sementes produzido entre as populações dessas espécies e entre os anos de 2008 e 2009 para *E. edulis*, além de diferenças acentuadas na maturação e na germinação dessas sementes. A predação de sementes de *S. romanzoffiana* na fase pré-dispersão atingiu cerca de 70% em todas as formações florestais, e roedores não discriminaram entre endocarpos íntegros e infestados por larvas durante a predação de sementes na fase pós-dispersão. A ocorrência de *E. edulis* na Floresta Ombrófila Densa e na Floresta Estacional Semidecidual é favorecida pela presença de adaptações locais no estabelecimento de plântulas, ao passo que a ocorrência dessa espécie na Floresta de Restinga é favorecida por adaptações locais no crescimento de juvenis. Embora não tenham sido observadas adaptações locais para o crescimento de juvenis de *S. romanzoffiana* no transplante recíproco, os indivíduos do experimento de jardim comum produzidos com sementes do Cerradão apresentaram maior crescimento que os juvenis das demais procedências, indicando a existência de divergência genética adaptativa. Dessa forma, tanto *E. edulis* como *S. romanzoffiana* necessitam superar limitações específicas para a reprodução nas diferentes formações florestais estudadas, sendo tais limitações resultado direto da pressão de seleção diferenciada entre esses habitats e que podem ter resultado na origem de ecótipos e de diferenças de crescimento. Assim, esses resultados apontam que sementes e plântulas de espécies arbóreas nativas devem ser coletadas e utilizadas na mesma formação florestal a ser

submetida às ações de conservação e restauração ecológica, dada as evidências de adaptações locais para essas duas espécies de palmeira.

Palavras-chave: Ecótipos; Transplante recíproco; Restauração ecológica; Zonas para coleta de sementes

## ABSTRACT

### **Contributions of local adaptations and plasticity of seeds and seedlings for the occurrence of *Euterpe edulis* and *Syagrus romanzoffiana* in three forest types from São Paulo State**

Species with wide geographical and ecological distribution may have local adaptations as consequence of the differentiated and specific selective pressures in each occupied habitat, originating ecotypes. Although contributing for adaptations' identification and quantification in evolutionary studies, researches about ecotypes formation may be fundamental for the success of tropical forest conservation and restoration ecology. Therefore, this work was conducted with the objective of evaluating the contributions of local adaptation and plasticity in seeds and seedlings for the occurrence of the palm species *Euterpe edulis* and *Syagrus romanzoffiana* in permanent parcels inserted in different forest types of the São Paulo State. It were studied *E. edulis* populations growing in the Seasonally Dry Forest of the Estação Ecológica dos Caetetus, in the Atlantic Rainforest of the Parque Estadual de Carlos Botelho and in the Restinga Forest of the Parque Estadual da Ilha do Cardoso, and *S. romanzoffiana* populations growing in the Seasonally Dry Forest and Restinga Forest areas and in the Cerradão of the Estação Ecológica de Assis. It were evaluated seed size, seed crop, seed development and seed germination for populations of both species, *S. romanzoffiana* pre-dispersal seed predation by the weevil *Revena rubiginosa* and contributions of local adaptation and plasticity, in experiments of common garden and reciprocal transplants, in *E. edulis* seedling establishment and in juveniles growth of both species. There were significant variation in seed size and crop among populations of both species and between the years 2008 and 2009 for *E. edulis*, despite remarkable differences in seed development and germination of those seeds. *S. romanzoffiana* seed predation reached around 70% in all forest types, and rodents did not discriminate between sound and weevil infested endocarps while predating seeds in the post-dispersal phase. The occurrence of *E. edulis* in the Atlantic Rainforest and in the Seasonally Dry Forest is enhanced by the presence of local adaptations for seedling establishment, but its occurrence in the Restinga Forest is enhanced by local adaptation for juveniles growth. Although local adaptations for *S. romanzoffiana* juveniles growth had not been observed in the reciprocal transplant, the individuals produced in the common garden with seeds from Cerradão showed higher shoot, leaf blade and entire juvenile dry mass values than juveniles of the other provenances, indicating the existence of adaptive genetic divergence. Hence, both *E. edulis* and *S. romanzoffiana* need to overcome specific limitations for the reproduction in the studied forest types. These limitations are probably a result of the main selective pressures present in these different habitats, which may have resulted in the origin of ecotypes and growth differences. Hence, such results indicate that tree species' seeds and seedlings should be collected and used in the same forest type subjected to conservation and restoration ecology efforts, given the evidences of local adaptations for both species.

**Keywords:** Ecotypes; Reciprocal transplants; Restoration ecology; Seed zones



## 1 INTRODUÇÃO

Como resultado dos processos históricos de substituição da vegetação nativa por aglomerados urbanos e atividades agrosilvipastoris, com destaque para a expansão das fronteiras agrícola e urbana no Estado de São Paulo durante os séculos IX e XX, a maioria expressiva da vegetação nativa foi suprimida e diversos remanescentes se tornaram isolados e degradados (RIBEIRO et al., 2009). Embora esse processo tenha trazido significativo desenvolvimento econômico, diversos problemas ambientais foram gerados, os quais se refletem hoje principalmente na perda de biodiversidade, na erosão dos solos e no comprometimento dos recursos hídricos, além de restrições legais e econômicas à comercialização de produtos agropecuários. Nesse contexto, a restauração ecológica de ambientes naturais tem se destacado cada vez mais como uma forma de reverter a atual situação de degradação ambiental, promovendo a conservação da biodiversidade e dos recursos naturais para uso das gerações presentes e futuras (DOBSON; BRADSHAW; BAKER, 1997; VITOUSEK et al., 1997; RAVEN, 2002; WUETHRICH, 2007; BENAYAS et al., 2009), além de ser requisito dos processos de certificação ambiental.

A vegetação do Estado de São Paulo é formada pelos biomas Mata Atlântica e Cerrado, os quais constituem, respectivamente, o segundo e o terceiro maior bioma brasileiro (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE, 2006). Nesse Estado, destacam-se as formações florestais Floresta Ombrófila Densa, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta de Restinga (bioma Mata Atlântica) e Cerradão (bioma Cerrado). Embora esses tipos de floresta possam ocorrer em áreas adjacentes ou geograficamente próximas entre si, sem limitações evidentes à dispersão e à colonização de habitats mutuamente pelas espécies de cada uma dessas áreas, há uma baixa similaridade florística entre essas formações florestais, ou seja, a maioria das espécies vegetais é exclusiva de um tipo particular de floresta (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; PARCELAS PERMANENTES, 2006).

Contudo, apesar dessa constatação ser há tempos conhecida pelos pesquisadores, pouco se sabe sobre os fatores definidores dessa diferenciação de táxons vegetais entre essas formações florestais, a qual determina a composição, a

estrutura e o funcionamento desses ambientes. Embora represente um questionamento de interesse básico e fundamental para áreas relacionadas à fitogeografia e à ecologia vegetal, o entendimento das limitações à perpetuação de uma mesma espécie vegetal em um dado habitat, e de quais estratégias adaptativas são necessárias para essa espécie ocorra em diferentes ambientes, tem ganhado importância para a conservação e a restauração ecológica (LINHART; GRANT, 1996; LESICA; ALLENDORF, 1999; HUFFORD; MAZER, 2003; McKAY et al., 2005; BISCHOFF et al., 2006).

A restauração ecológica tem, como um de seus principais objetivos, o restabelecimento dos processos ecológicos que foram perdidos com a degradação ambiental e com a extinção local de espécies nativas da fauna e flora. Parte desse objetivo é atingida justamente por meio da reintrodução de parcela significativa dessas espécies no ambiente que se pretende restaurar, criando condições para que a população introduzida se autoperpetue no local e permaneça na comunidade vegetal por tempo indeterminado (RODRIGUES et al., 2009).

Para a escolha das espécies vegetais, normalmente são utilizados levantamentos florísticos nos remanescentes de vegetação nativa do entorno da área a ser restaurada, gerando uma lista de espécies indicadas (RODRIGUES et al., 2009). Contudo, há grandes chances de insucesso se as sementes e mudas de uma dada espécie forem escolhidas para a restauração de uma dada área apenas com base no nível taxonômico de espécie, sem considerar as variações geográficas e ecológicas que podem emergir de adaptações locais nas populações dessa espécie, reflexos diretos de divergência genética adaptativa produzida pela seleção natural (LINHART; GRANT, 1996; LESICA; ALLENDORF, 1999; JOSHI et al., 2001; HUFFORD; MAZER, 2003; McKAY et al., 2005). Caso uma população de uma espécie apresente adaptações locais para ocorrer em uma determinada região ou tipo de floresta, as mudas produzidas a partir das sementes coletadas nessa população podem não se desenvolver bem em uma outra localidade ou tipo de floresta de ocorrência da espécie, justamente por falta de adaptações locais específicas e necessárias para superar os filtros seletivos que determinam a composição de espécies da vegetação (LAMBERS; CHAPIN III; PONS, 2008; HUMPHREY; SCHUPP, 2002; BISCHOFF et al., 2006). Há também o risco de invasão críptica, na qual genótipos não-locais apresentam maior

valor adaptativo que os locais, e por isso podem gradualmente dominar o habitat das populações locais e consequentemente comprometer o patrimônio genético da espécie (SALTONSTALL, 2002; HUFFORD; MAZER, 2003). Embora haja consenso sobre a necessidade de considerar a variação genética adaptativa no planejamento e execução de projetos de restauração ecológica, isso muitas vezes não tem se traduzido em práticas diferenciadas para a coleta de sementes de espécies nativas (MORTLOCK, 2000; SMITH; SHER; GRANT III, 2007; BRANCALION; GANDOLFI; RODRIGUES, 2009).

Nesse contexto, o estudo da contribuição de adaptações locais para a ocorrência de uma mesma espécie em diferentes tipos de vegetação, somado à compreensão do papel da plasticidade fenotípica nesse processo, pode fornecer informações valiosas para a coleta de sementes com diversidade genética elevada e adequada para cada área a ser restaurada, contribuindo para o sucesso das ações de restauração ecológica. Além disso, o estudo de potenciais adaptações locais é útil para o desenvolvimento de métodos de restauração ecológica condizentes com os desafios futuros à conservação da biodiversidade, considerando a manutenção do potencial evolutivo das espécies frente às mudanças climáticas globais, à fragmentação de habitat e aos demais impactos negativos resultantes das atividades antrópicas no ambiente (HARRIS et al., 2006; CHAZDON, 2008).

Assim, este trabalho foi conduzido com o objetivo de avaliar a contribuição de adaptações locais e da plasticidade na definição de características das sementes, para o estabelecimento de plântulas e para o crescimento de juvenis das palmeiras *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* em parcelas permanentes inseridas em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo.

## Referências

BENAYAS, J.M.R.; NEWTON, A.C.; DIAZ, A.; BULLOCK, J.M. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. **Science**, Washington, v. 325, n. 5944, p. 1121-1124, 2009.

BISCHOFF, A.; VONLANTHEN, B.; STEINGER, T.; MÜLLER-SCHÄRER, H. Seed provenance matters - effects on germination of four plant species used for ecological restoration. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v.7, n. 4, p.347-359, 2006.

BRANCALION, P.H.S.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R.R. Incorporação do conceito da diversidade genética na restauração ecológica. In: RODRIGUES, R.R.; BRANCALION, P.H.S.; ISERNHAGEN, I. (Org.). **Pacto para a restauração ecológica da Mata Atlântica: referencial dos conceitos e ações de restauração florestal**. São Paulo: Instituto BioAtlântica, 2009. p. 37-54.

CHAZDON, R.L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, Washington, v. 320, n. 5882, p. 1458-1460, 2008.

DOBSON, A.P.; BRADSHAW, A.D.; BAKER, A.J.M. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. **Science**, Washington, v. 277, n. 5325, p. 515-522, 1997.

HARRIS, J.A.; HOBBS, R.J.; HIGGS, E.; ARONSON, J. Ecological restoration and global climate change. **Restoration Ecology**, Malden, v. 14, n. 2, p. 170-176, 2006.

HUFFORD, K.M.; MAZER, S.J. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 3, p. 147-155, 2003.

HUMPHREY, L.D.; SCHUPP, E.W. Seedling survival from locally and commercial obtained seeds on two semiarid sites. **Restoration Ecology**, Malden, v. 10, n. 1, p. 88-95, 2002.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de biomas e de vegetação**. Disponível em: [http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia\\_visualiza.php?id\\_noticia=169&id=](http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id=). Acesso em: 12 nov. 2009.

JOSHI, J.; SCHMID, B.; CALDEIRA, M.C.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.; GOOD, J.; HARRIS, R. HECTOR, A.; HUSS-DANELL, K.; JUMPPONEN, A.; MINNS, A.; MULDER, C.P.H.; PEREIRA, J.S.; PRINZ, A.; SCHERER-LORENZEN, M.; SIAMANTZIOURAS, A.S.D.; TERRY, A.C.; TROUMBIS, A.Y.; LAWTON, J.H. Local adaptation enhances performance of common plant species. **Ecology Letters**, Oxford, v. 4, n. 6, p. 536–544, 2001.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. 2<sup>nd</sup> ed. New York: Springer Verlag, 2008. 604 p.

LESICA, P.; ALLENDORF, F.W. Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? **Restoration Ecology**, Malden, v. 7, n. 1, p. 42-50, 1999.



LINHART, Y.B.; GRANT, M.C. Evolutionary consequence of local genetic differentiation in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 27, n. 1, p. 237-277, 1996.

McKAY, J.K.; CHRISTIAN, C.E.; HARRISON, S.; RICE, K.J. "How local is local"? A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. **Restoration Ecology**, Malden, v. 13, n. 3, p. 432-440, 2005.

MORTLOCK, W. Local seed for revegetation: where will all that seed come from? **Ecological Management and Restoration**, Carlton, v. 1, n. 2, p. 93-101, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n.4, p. 793-810, 2000.

PARCELAS PERMANENTES-BIOTA-FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte III: a vegetação**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

RAVEN, P.H. Science, sustainability, and the human prospect. **Science**, Washington, v. 297, n. 5583, p. 954-958, 2002.

RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Barking, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experiences in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, Barking, v. 142, n. 6, p. 1242-1251, 2009.

SALTONSTALL, K. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. **Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 99, n. 4, p. 2445-2449, 2002.

SMITH, S.L.; SHER, A.A.; GRANT III, T.A. Genetic diversity in restoration materials and the impacts of seed collection in Colorado's restoration plant production industry. **Restoration Ecology**, Malden, v. 15, n. 3, p. 369-374, 2007.

VITOUSEK, P.M.; MOONEY, H.A.; LUBCHENCO, J.; MELILLO, J.M. Human domination of Earth's ecosystems. **Science**, Washington, v. 277, n. 5325, p. 494-499, 1997.

WUETHRICH, B. Biodiversity: reconstructing Brazil's Atlantic Rainforest. **Science**, Washington, v. 315, n. 5815, p. 1070-1072, 2007.



## 2 VARIAÇÕES DO TAMANHO E DO NÚMERO DE SEMENTES EM POPULAÇÕES DE *Euterpe edulis* E DE *Syagrus romanzoffiana* PRESENTES EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO

### Resumo

Variações do tamanho e do número de sementes maximizam o esforço reprodutivo da planta mãe como resposta adaptativa às variações do ambiente materno durante a maturação das sementes, aumentando o valor adaptativo de populações vegetais em diferentes habitats. Essa pesquisa objetivou avaliar se variações no tamanho e no número de sementes nas espécies chave de palmeiras *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* foram necessárias para a ocorrência das mesmas em florestas tropicais ecologicamente contrastantes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. Foram avaliados a massa de matéria seca das sementes e o número de sementes por cacho, em 2008 e 2009, em palmeiras de *E. edulis* na Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta de Restinga e na Floresta Ombrófila Densa, e em palmeiras de *S. romanzoffiana* na Floresta Estacional Semidecidual e na Floresta de Restinga. O tamanho e o número de sementes produzidas variaram amplamente entre as formações florestais para ambas as espécies, mas o tamanho de semente não esteve significativamente correlacionado com número de sementes, nem o tamanho e o número de sementes estiveram com o perímetro do estipe das palmeiras em cada população de ambas as espécies. Variações de precipitação entre os anos de 2008 e 2009 resultaram na produção em 2009 de uma quantidade maior de sementes e com tamanho individual inferior pelas populações de *E. edulis* da Floresta de Restinga e da Floresta Ombrófila Densa, ao passo que a população da Floresta Estacional Semidecidual produziu um número inferior de sementes e de menor massa nesse ano. Dessa forma, variações no tamanho e no número de sementes produzidas estão diretamente associadas à maximização do esforço reprodutivo das palmeiras em formações florestais ecologicamente contrastantes e também em uma mesma formação florestal em resposta às variações no ambiente materno durante a maturação das sementes.

Palavras chave: Ambiente materno; Esforço reprodutivo; Desenvolvimento de sementes; Estabelecimento de plântulas; Efeito de compensação

### Abstract

Variations in seed size and crop may maximize the reproductive effort of the mother plant as an adaptive response to maternal environment variation, allowing an increase in the fitness of plant populations in different habitats. We aimed at evaluating if seed size and crop variation in the keystone palms *Euterpe edulis* and *Syagrus romanzoffiana* were necessary for their occurrence in ecologically contrasting forests types of the Atlantic Forest from southeastern Brazil. Seed dry mass and seed number per bunch were evaluated in 2008 and 2009 in *E. edulis* individuals at Seasonally Dry

Forest, Restinga Forest and Atlantic Rainforest, and in *S. romanzoffiana* individuals at Seasonally Dry Forest and Restinga Forest. Seed size and seed crop varied largely among forest types for both species, but seed size was not significantly correlated to seed crop neither seed crop and seed size to palms' stem perimeter in each population of both species. However, positive association between seed size and crop was observed for *S. romanzoffiana* between forest types in both years. Between years variation in rainfall resulted in 2009 in the production of larger crops of smaller seeds by *E. edulis* populations at Restinga Forest and Atlantic Rainforest, but Seasonally Dry Forest's population produced lower crops of smaller seeds. Hence, seed size and seed crop variation is directly associated to the optimization of mother palms' reproductive effort in ecologically contrasting forest types and also in a given forest type as response to changes in maternal environment during seed development.

Keywords: Maternal environment; Reproductive effort; Seed development; Seedling establishment; Seed size-number trade-off

## 2.1 Introdução

O efeito de compensação (correlação negativa) entre o tamanho e o número de sementes é um importante caractere de história vital para a sobrevivência das plantas em diferentes habitats (STEARNS, 1989; LEISHMAN, 2001; GILBERT et al., 2006), já que ele determina o balanço ótimo entre o tamanho e o número de sementes que maximiza o valor adaptativo da planta mãe em resposta a pressões de seleção divergentes. O modelo teórico que prediz o tamanho ótimo de propágulo é baseado em dois pressupostos básicos: (1) a existência de um efeito de compensação entre tamanho e número de propágulos; e (2) que o maior investimento por propágulo aumenta a qualidade do mesmo, resultando em associações positivas entre a massa do propágulo e seu valor adaptativo (SMITH; FRETWELL, 1974).

O efeito de compensação entre tamanho e número de sementes tem sido predominantemente estudado em espécies herbáceas e anuais em função de elas terem ciclo de vida curto, favorecendo a avaliação da produção total de sementes durante as pesquisas (VENABLE, 1992). Como esse tipo de estudo dificilmente pode ser conduzido para espécies de vida longa e que possuem vários eventos reprodutivos, pesquisas sobre variações no tamanho e na produção de sementes entre populações ocorrentes em habitats contrastantes podem fornecer informações importantes sobre a

maximização do esforço reprodutivo de espécies arbóreas e sobre as limitações impostas pelo ambiente para a reprodução dessas espécies em cada habitat ocupado (PARCIAK, 2002).

A produção de sementes de maior massa é estimulada quando a mortalidade de plântulas é essencialmente dependente da disponibilidade de recursos ambientais críticos, como água (LEISHMAN; WESTOBY, 1994), luz (HEWITT, 1998; BOND; HONIG; MAZE, 1999) e nutrientes (JURADO; WESTOBY, 1992; SEIWA, 2000), já que sementes maiores aumentam a sobrevivência e o valor adaptativo das plântulas produzidas (VENABLE; BROWN, 1988; WESTOBY et al., 2002; MOLES; WESTOBY, 2004; KENNEDY et al., 2004; MOLES et al., 2005).

Contudo, a produção de sementes maiores pode também resultar em desvantagens adaptativas, como o aumento da predação de sementes (MOEGENBURG 1996, ALEXANDER et al., 2001, GÓMEZ 2004, MARTÍNEZ et al., 2006) e a redução da remoção de frutos por frugívoros (JORDANO, 1995; PARCIAK, 2002; ALCANTARA; REY, 2003), caso o aumento do tamanho de semente resulte no aumento do tamanho do fruto. Consequentemente, em condições onde a mortalidade de plântulas é predominantemente definida pela distância de adultos e da densidade de plântulas coespecíficos (JANZEN 1970; CONNELL 1971; PETERS, 2003), a produção de um maior número de sementes menores pode compensar as perdas por predação de sementes e herbivoria de plântulas (HOPPES, 1988; SALLABANKS, 1992), aumentando as chances das sementes serem depositadas em locais propícios para o estabelecimento (FOWLER, 1988; NATHAN; MULLER-LANDAU, 2000).

Além do tamanho da semente, o número de sementes produzidas também é um componente do valor adaptativo associado ao sucesso reprodutivo das plantas em função de poder definir o número de descendentes por geração que uma dada planta mãe pode deixar, de forma que um máximo investimento de biomassa na reprodução é esperado em condições nas quais os recursos necessários ao desenvolvimento estejam plenamente disponíveis. Consequentemente, uma associação simples e direta é esperada entre a disponibilidade de recursos à planta mãe e o número de sementes (KOENIG et al., 1994, CHEPLICK; SUNG 1998). Entretanto, a forma em que a planta mãe irá otimizar a alocação de biomassa em cada semente (*i.e.* sementes menores

produzidas em maior número ou sementes maiores produzidas em menor número) é ainda uma “decisão” que pode trazer implicações ao valor adaptativo da planta mãe.

Como resultado dessas pressões de seleção conflitantes na definição da alocação de biomassa em cada propágulo, a pressão de seleção convergente para um tamanho ótimo de semente nem sempre pode ser esperada (PIZO; VON ALLMEN; MORELLATO, 2006), especialmente em espécies cujas populações ocorrem em habitats ecologicamente contrastantes. Assim, estudos sobre a variação no tamanho e no número de sementes produzidas entre populações são fundamentais para a compreensão de estratégias reprodutivas que permitem a ocorrência de uma mesma espécie vegetal em diferentes habitats (PARCIAK, 2002).

Além de maximizar o sucesso reprodutivo da planta mãe e o recrutamento da espécie, a produção diferenciada de frutos e sementes pode afetar o suprimento de recursos para comunidades de vertebrados frugívoros e predadores de sementes que dependem da espécie vegetal (PARCIAK, 2002). Por produzir considerável quantia de frutos e sementes que podem ser consumidos por uma grande variedade de vertebrados, especialmente em períodos de escassez de alimento, algumas palmeiras têm sido consideradas espécies chave em florestas tropicais de todo o mundo (TERBORGH, 1986; PERES, 1994; FADINI et al., 2009; GENINI; GALETTI; MORELLATO, 2009; GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009). Isso estimula o uso de espécies chave de palmeira como modelo em estudos sobre variações no tamanho e no número de sementes entre populações de diferentes habitats.

Dessa forma, essa pesquisa objetivou avaliar se variações no tamanho e no número de sementes nas espécies chave de palmeira *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* são necessárias para a ocorrência das mesmas em parcelas permanentes inseridas em florestas tropicais ecologicamente contrastantes da Mata Atlântica do Estado de São Paulo.

## 2.2 Material e métodos

### Espécies

*Euterpe edulis* Mart. (Figura 1A) é uma palmeira de estipe única (5-15 m) endêmica da Mata Atlântica (HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999) e que é a espécie mais abundante na Floresta de Restinga e na Floresta Ombrófila Densa, correspondendo respectivamente a 19,8% e 21,5% das árvores com perímetro a altura do peito (pap) > 15 cm presentes em parcelas permanentes de 10 ha no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (PARCELAS PERMANENTES, 2006a). Seu palmito é o mais importante produto não madeireiro explorado da Mata Atlântica e, como resultado da exploração e comércio ilegais, essa espécie está ameaçada de extinção (GALETTI; FERNANDEZ, 1998; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999, REIS et al., 2000). *E. edulis* também é considerada uma espécie chave para frugívoros na Mata Atlântica (GALETTI; ZIPPARRO; MORELATTO, 1999; FADINI et al., 2009), por produzir frutos que podem ser consumidos por pelo menos 30 espécies de aves e 15 de mamíferos principalmente em períodos de maior escassez de recursos alimentares (GALETTI; ZIPPARRO; MORELATTO, 1999; FLEURY; GALETTI, 2004; CASTRO; GALETTI; MORELLATO, 2007; FADINI et al., 2009). *Syagrus romanzoffiana* Cham. (Figura 1B) é uma palmeira emergente de estipe única (20-25 m) amplamente distribuída na América do Sul (Brasil central e sul, Paraguai, Bolívia e Argentina), estando presente nos biomas brasileiros Mata Atlântica, Cerrado e Pampas (CARVALHO, 1994), tanto em solos permanentemente encharcados como em solos com expressiva limitação sazonal na disponibilidade de água (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008; GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009). É a palmeira mais abundante na Floresta Estacional Semidecidual (Bioma Mata Atlântica) e no Cerradão (Bioma Cerrado), correspondendo a 3,9% e 2,7% dos indivíduos com pap > 15 cm presentes em parcelas permanentes de 10 ha (PARCELAS PERMANENTES, 2006a). Essa espécie possui marcante importância como recurso alimentar para vertebrados frugívoros e predadores de sementes (GUIX;

RUIZ, 1995, 1997; GALETTI et al., 2001; FLEURY; GALETTI, 2006), sendo por isso considerada uma espécie chave (GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009).



Figura 1 – Indivíduos adultos de *Euterpe edulis* (A) e de *Syagrus romanzoffiana* (B)



## Locais de Estudo

Visando abranger os habitats naturalmente ocupados por essas espécies, foram estudadas populações de *E. edulis* presentes na Floresta de Restinga (FR), na Floresta Ombrófila Densa (FOD) e na Floresta Estacional Semidecidual (FES), e de *S. romanzoffiana* na FES e FR, no entorno de três parcelas permanentes inseridas em Unidades de Conservação do Estado de São Paulo (Figura 2; Tabela 1).

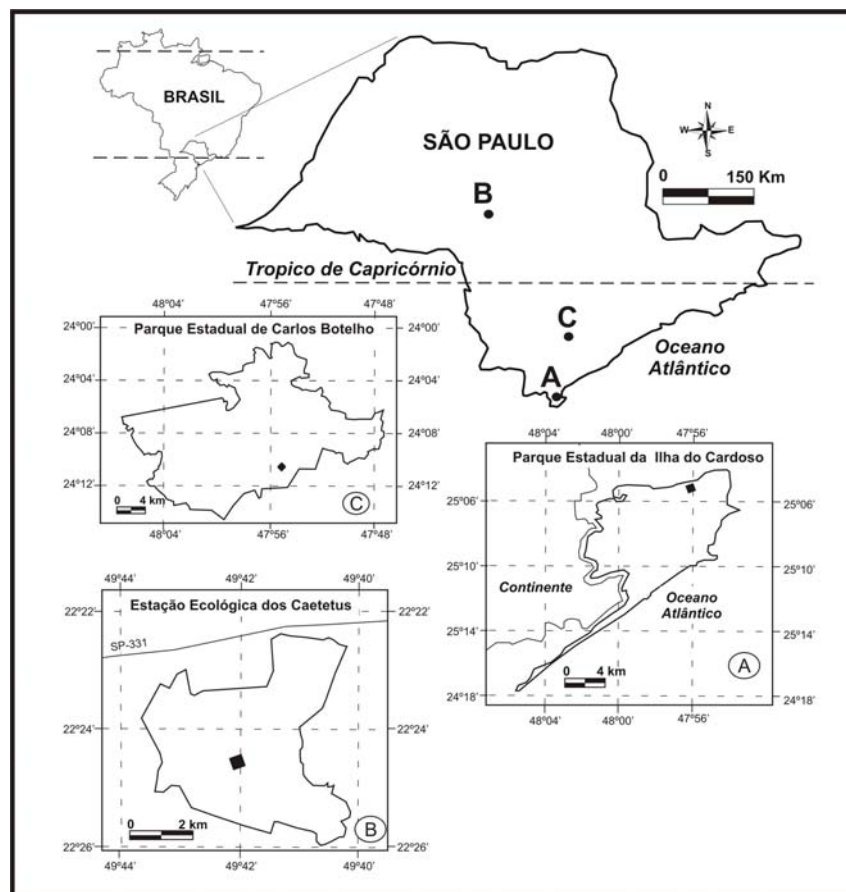


Figura 2 - Locais de onde foram coletadas sementes das palmeiras *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana*: Parque Estadual da Ilha do Cardoso (A – Floresta de Restinga), Estação Ecológica dos Caetetus (B – Floresta Estacional Semidecidual) e Parque Estadual de Carlos Botelho (C – Floresta Ombrófila Densa). Os quadrados negros dentro de cada área representam as Parcelas Permanentes de 10 ha cujo entorno foi utilizado para a coleta de sementes

Tabela 1 - Principais características bióticas e abióticas das parcelas permanentes no entorno das quais foram estudadas variações no tamanho e na produção de sementes em populações de *Euterpe edulis* e de *Syagrus romanzoffiana* (dados obtidos em 256 subparcelas de 20 x 20 m inseridas em Parcelas Permanentes de 10,24 ha – PARCELAS PERMANENTES, 2006a, b)

| Características bióticas e abióticas                                                 | Formações Florestais                                                                                                                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                                                                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                                                   |
|--------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                                      | Floresta de Restinga                                                                                                                                                                                                                                                                           | Floresta Estacional Semidecidual                                                                                                                                                                                                                                                           | Floresta Ombrófila Densa                                                                                                                                                                                                                                          |
| Clima (classificação de Köppen)                                                      | Tropical Super Úmido (Af), com forte influência da oceanidade, temperatura média = 22,4°C e precipitação = 2261 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                          | Sub-tropical úmido (Cwa), com moderada estação seca no inverno (deficiência hídrica = 10 mm), temperatura média = 21,4°C e precipitação = 1303 mm.                                                                                                                                         | Tropical Super Úmido (Af), temperatura média = 21,8°C e precipitação = 1582 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                                 |
| Relevo                                                                               | Plano (altitude = 7 m)                                                                                                                                                                                                                                                                         | Plano a suave ondulado (altitude = 522 m)                                                                                                                                                                                                                                                  | Montanhoso (altitude = 400 m)                                                                                                                                                                                                                                     |
| Solo predominante                                                                    | Espodossolo Ferrocárbico: hidromórfico, arenoso (90% areia, 4% silte, 6% argila), baixa disponibilidade de nutrientes (P = 3,3 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,9 mmol/kg, Mg = 3,0 mmol/kg), ácido (pH <sub>CaCl2</sub> = 3,0) e alta concentração de alumínio (Al <sup>3+</sup> = 9,4 mmol/kg) | Argissolo: bem drenado, textura média argilosa (78% areia, 10% silte, 12% argila), alta concentração de nutrientes (P = 4,9 mg/kg, K = 3,1 mmol/kg, Ca = 38,7 mmol/kg, Mg = 8,5 mmol/kg), acidez reduzida (pH <sub>CaCl2</sub> = 5,1) e praticamente nula concentração de Al <sup>3+</sup> | Cambissolo: argiloso (45% areia, 17% silte, 38% argila), baixa concentração de nutrientes (P = 3,5 mg/kg, K = 1,9 mmol/kg, Ca = 3,8 mmol/kg, Mg = 3,2 mmol/kg), ácido (pH <sub>CaCl2</sub> = 3,8) e alta concentração de alumínio (Al <sup>3+</sup> = 20 mmol/kg) |
| Riqueza florística da Parcela Permanente (perímetro à altura do peito - pap > 15 cm) | 114 espécies e 43 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                     | 148 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                 | 205 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                        |
| Similaridade florística com as demais Parcelas Permanentes                           | 5,48% com a FES<br>13,87% com a FOD<br>7,25% com o C                                                                                                                                                                                                                                           | 5,48% com a FR<br>11,50% com a FOD<br>6,67% com o C                                                                                                                                                                                                                                        | 13,87% com a FR<br>11,50% com a FES<br>4,81% com o C                                                                                                                                                                                                              |
| Abundância de <i>Euterpe edulis</i> (pap > 15 cm)                                    | 19,8% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 300 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                                   | 0,1% do total de indivíduos (65ª espécie mais abundante - 1,3 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                               | 21,5% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 240 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                      |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Euterpe edulis</i>              | 7,4 ± 2 cm, N = 3.076                                                                                                                                                                                                                                                                          | 9,92 ± 3 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                       | 10,3 ± 4 cm, N = 2.307                                                                                                                                                                                                                                            |
| Habitat predominante de <i>Euterpe edulis</i>                                        | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                  | ocorre predominantemente em Florestas Ribeirinhas e Florestas Paludícolas                                                                                                                                                                                                                  | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                     |
| Abundância de <i>Syagrus romanzoffiana</i> (pap > 15 cm)                             | 0,12% do total de indivíduos (68ª espécie mais abundante - 1,7 indivíduo/ha)                                                                                                                                                                                                                   | 3,9% do total de indivíduos (8ª espécie mais abundante - 31,0 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                               | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Syagrus romanzoffiana</i>       | 18,9 ± 5 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                           | 20,5 ± 4 cm, N = 309                                                                                                                                                                                                                                                                       | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Habitat predominante de <i>Syagrus romanzoffiana</i>                                 | Ocorre predominantemente ao longo de cursos d'água, em solos melhor drenados                                                                                                                                                                                                                   | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                              | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                        |

Tais formações florestais pertencem ao bioma Mata Atlântica, o terceiro (~1 milhão de km<sup>2</sup>) maior bioma brasileiro (IBGE, 2006) e o mais ameaçado. Sua cobertura natural foi reduzida para 11-16%, e 80% dos remanescentes tem menos de 50 ha (Ribeiro et al., 2009). Esse é um bioma único caracterizado por alta diversidade de espécies e altos níveis de endemismo, com riqueza de plantas estimadas em 20.000

espécies, das quais 6.000 são endêmicas (MITTERMEIER et al., 2004). Esses atributos incluíram tal bioma nos 25 “hotspots” mundiais para conservação da biodiversidade (MYERS et al., 2000; LAURANCE, 2009). Como resultado, a Mata Atlântica tem concentrado importantes esforços de restauração ecológica (RODRIGUES et al., 2009), para os quais informações sobre estratégias reprodutivas adotadas por espécies chaves em diferentes ambientes podem auxiliar na definição de métodos para a atração e manutenção de frugívoros em áreas restauradas, auxiliando no restabelecimento dos processos ecológicos.

### **Avaliação do tamanho e do número de sementes produzidas**

A produção de frutos maduros foi monitorada mensalmente de outubro de 2007 a outubro de 2008 por meio de avaliações qualitativas baseadas em observações de campo sobre a presença de frutos maduros nos cachos (Figura 3).



Figura 3 - Cachos contendo frutos maduros de *Euterpe edulis* (A) e de *Syagrus romanzoffiana* (B)

A coleta de sementes foi realizada em 20 palmeiras *E. edulis* em cada local de estudo em maio de 2008 e em maio de 2009. As sementes de *S. romanzoffiana* foram obtidas de 14 indivíduos de cada local de estudo em junho de 2008, e de 10 indivíduos em junho de 2009. Em ambas as espécies, foram coletadas sementes de diferentes indivíduos em cada ano. A coleta foi realizada no interior das florestas respeitando-se uma distância mínima de 50 metros entre as matrizes. Foi estendida uma lona plástica na área de projeção de queda dos cachos para possibilitar a obtenção de todas as sementes nele presentes e evitar a mistura com as sementes presentes sobre o chão. O perímetro à altura do peito (pap) das palmeiras foi obtido em 2009.

O despulpamento dos frutos de *E. edulis* foi realizado em laboratório pelo friccionamento dos mesmos em peneira na presença de água, e dos frutos de *S. romanzoffiana* em uma máquina despulpadora. O processamento dos frutos para a obtenção das sementes foi feito de forma separada para cada matriz, de forma que não houvesse a mistura das sementes provenientes de diferentes populações nem a de sementes de diferentes matrizes para uma mesma população. A massa de matéria seca de semente (método da estufa -  $105\pm 3^{\circ}\text{C}$ , por 24 horas; duas repetições de 20 sementes) e o número de sementes por cacho foi avaliado para cada palmeira. Dados de precipitação diária do período de maturação de sementes foram obtidos de cidades próximas às áreas de estudo (Alvinlândia-SP para FES – 10 km distante da área de estudo; São Miguel Arcanjo-SP para FOD – 44 km da área de estudo; Iguape-SP para FR – 24 km da área de estudo).

## **Análise dos dados**

Uma ANOVA fatorial foi aplicada aos dados de massa de matéria seca de sementes (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$  para ambas as espécies) e de número de sementes por cacho (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$  para ambas as espécies) considerando as formações florestais e anos como variáveis aleatórias. O pap das palmeiras foi inicialmente inserido como covariável na ANCOVA para analisar os dados de 2009, mas como seu efeito na variável dependente não foi significativo, os dados de pap não foram inseridos no modelo. A comparação múltipla entre médias foi realizada

pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). Correlações de Pearson foram utilizadas para avaliar a correlação entre a massa seca de sementes (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ), o número de sementes por cacho (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ) e o pap do estipe das plantas mãe, em cada formação florestal e ano.

## 2.3 Resultados

### **Variação no tamanho e no número de sementes entre indivíduos de cada população**

Não foram observadas correlações significativas entre a massa de matéria seca de sementes e o número de sementes por cacho em cada população, para ambos os anos e espécies, exceto pela existência de correlação positiva significativa entre a massa de matéria seca de sementes (dados transformados para  $\text{log}_{10}$ ) e o número de sementes por cacho (dados transformados para  $\text{log}_{10}$ ) para *S. romanzoffiana* na FES em 2009 (Correlação de Pearson:  $r = 0,70$ ;  $P = 0,024$ ). O tamanho e a produção de sementes também não estiveram significativamente correlacionados ao pap do estipe das plantas mãe em cada população, para ambas as espécies e anos.

### **Variação no tamanho e no número de sementes entre populações**

Em *E. edulis*, o número de sementes por cacho, mas não a massa de matéria seca de sementes, diferiu entre as formações florestais considerando ambos os anos em conjunto (Tabela 2). Palmeiras da FOD produziram maior número de sementes por cacho que as palmeiras das FES e FR (Figura 4). Por sua vez, as palmeiras da FES produziram maior número de sementes por cacho que as da FR. As palmeiras da FOD produziram em 2008 frutos maduros por um período de seis meses (março a agosto), enquanto que as palmeiras da FR produziram frutos maduros por dois meses (março e abril). Embora o número de sementes por cacho tenha sido diferente entre as formações florestais, o tamanho das sementes não diferiu entre as áreas, de forma que

não houve associação entre o tamanho e o número de sementes entre as formações florestais considerando ambos os anos em conjunto. Em 2008, os indivíduos de *E. edulis* da FES produziram sementes de maior massa seca que os indivíduos da FOD, mas em 2009 essa situação se inverteu, pois os indivíduos dessa última formação florestal produziram sementes de maior massa seca que os da FES (Figura 5). Os indivíduos da FR produziram menor número de sementes por cacho em ambos os anos, e em 2009 os indivíduos da FOD produziram a maior quantidade de sementes por cacho, pois as palmeiras da FES tiveram produção de sementes reduzida em relação a 2008, não diferindo do número de sementes por cacho observado nos indivíduos da FR.

Tabela 2 - Efeito de formações florestais do bioma Mata Atlântica (Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila Densa e Floresta de Restinga) e de anos (2008 e 2009) na massa seca de sementes (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ) e no número de sementes por cacho (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ) em populações de *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana*

| Variável dependente e fatores          | F     | G.L.   | P        |
|----------------------------------------|-------|--------|----------|
| <b>a) <i>Euterpe edulis</i></b>        |       |        |          |
| Massa seca de semente                  |       |        |          |
| Habitat                                | 0,08  | 2, 115 | 0,92     |
| Ano                                    | 75,34 | 1, 115 | <0,0001* |
| Habitat x Ano                          | 7,95  | 2, 115 | 0,0006*  |
| Número de sementes por caço            |       |        |          |
| Habitat                                | 34,97 | 2, 115 | <0,0001* |
| Ano                                    | 1,17  | 1, 115 | 0,28     |
| Habitat x Ano                          | 11,96 | 2, 115 | <0,0001  |
| <b>b) <i>Syagrus romanzoffiana</i></b> |       |        |          |
| Massa seca de semente                  |       |        |          |
| Habitat                                | 50,68 | 1, 44  | <0,0001* |
| Ano                                    | 0,91  | 1, 44  | 0,34     |
| Habitat x Ano                          | 0,84  | 1, 44  | 0,36     |
| Número de sementes por caço            |       |        |          |
| Habitat                                | 27,6  | 1, 44  | <0,0001* |
| Ano                                    | 3,85  | 1, 44  | 0,06     |
| Habitat x Ano                          | 1,67  | 1, 44  | 0,2      |

\* significativo ao teste F, a 5% de probabilidade.

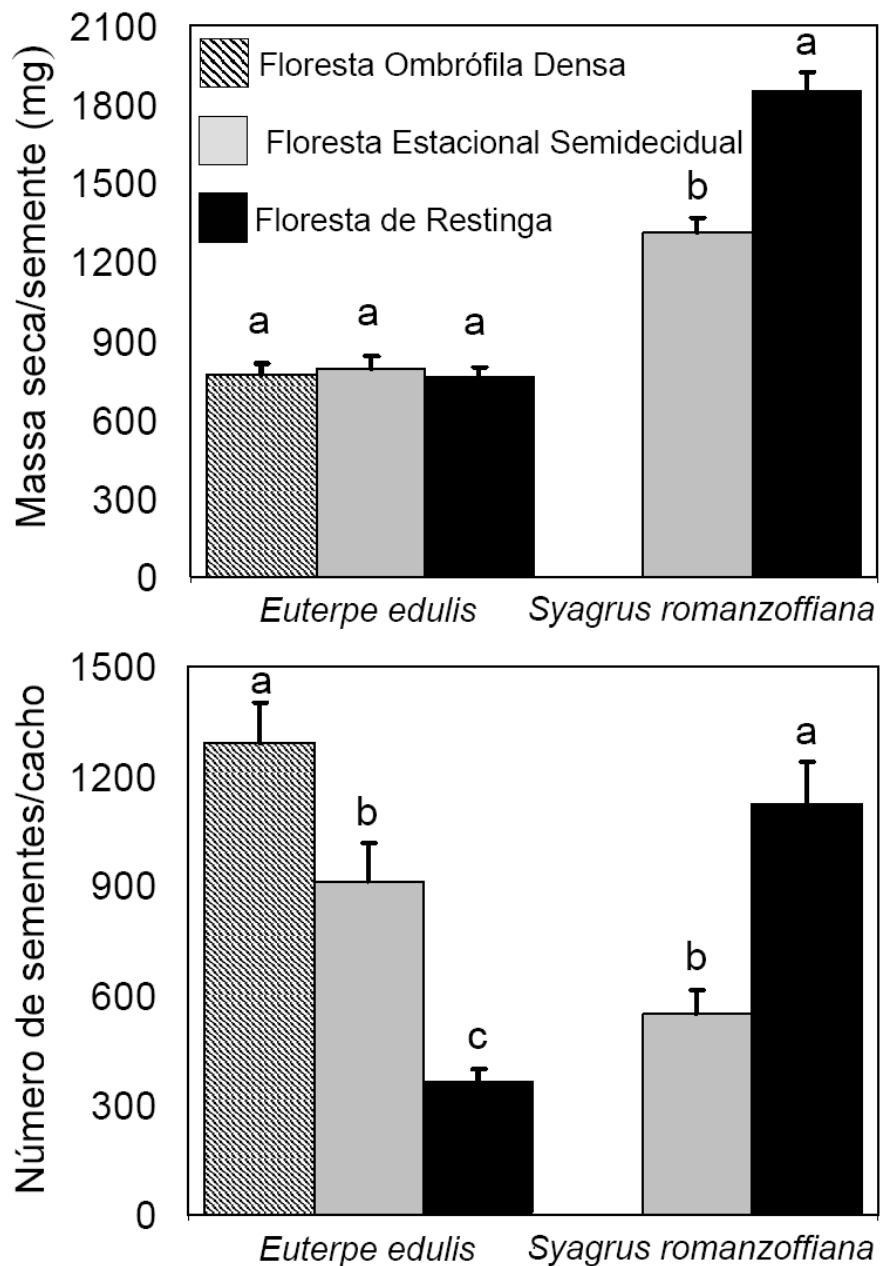


Figura 4 - Comparação da massa de matéria seca de sementes e do número de sementes por cacho entre populações das palmeiras *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* presentes em formações florestais do bioma Mata Atlântica (os efeitos do ano foram removidos). Médias seguidas pelas mesmas letras na barra, para uma mesma espécie, não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). As barras representam as médias originais e as linhas verticais o erro padrão da média

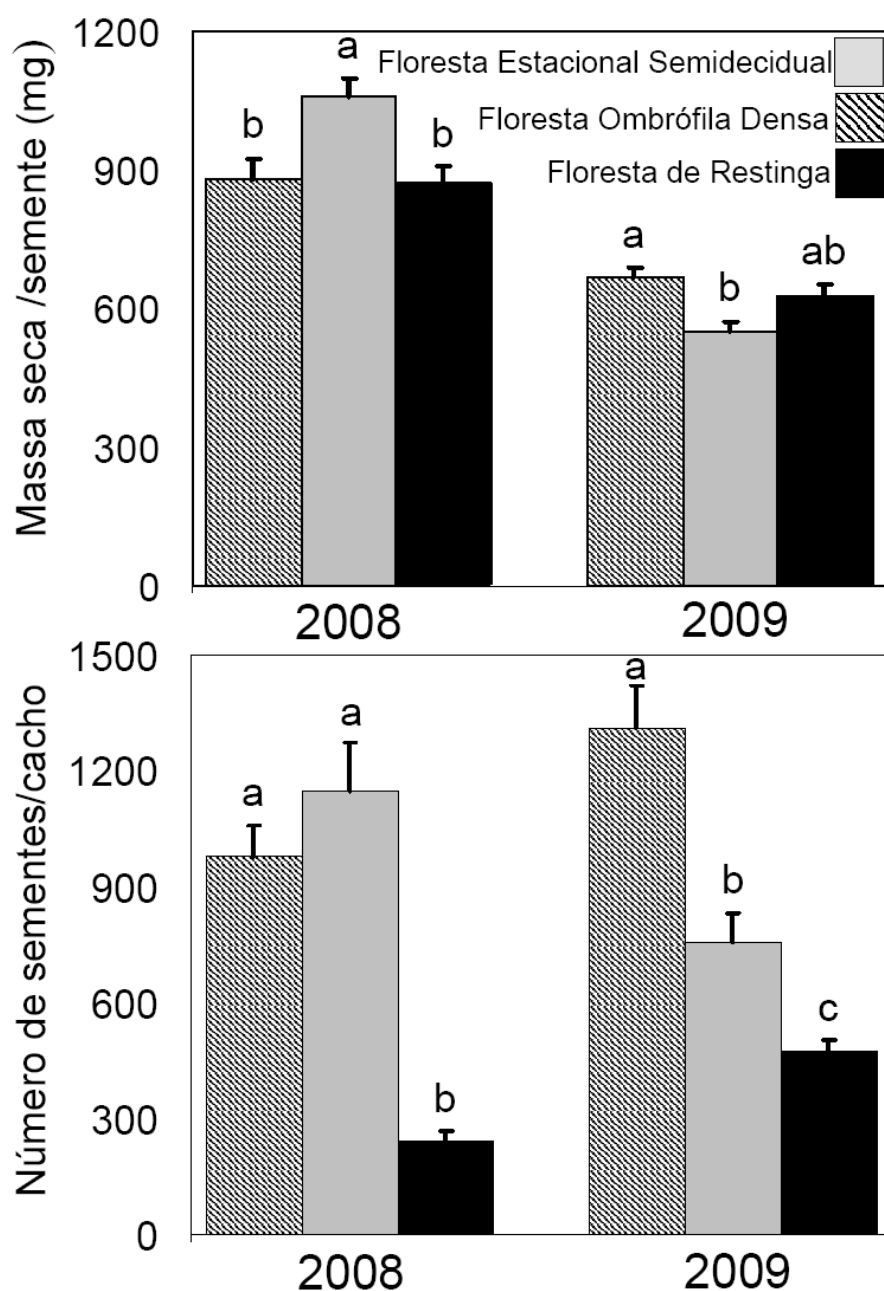


Figura 5 - Comparação da massa de matéria seca de sementes e do número de sementes por cacho entre populações da palmeira *Euterpe edulis* presentes em formações florestais do bioma Mata Atlântica nos anos de 2008 e 2009. Médias seguidas pelas mesmas letras na barra, para um mesmo ano, não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). As barras representam as médias originais e as linhas verticais o erro padrão da média



A massa de matéria seca unitária das sementes de *E. edulis* variou consideravelmente entre os indivíduos (0,35 – 1,81g por semente;  $N = 120$ ), considerando as sementes coletadas em todas as formações florestais e em ambos os anos.

Em *Syagrus romanzoffiana*, a massa de matéria seca de sementes e o número de sementes por cacho diferiram entre as formações florestais, sem ter havido um efeito significativo do ano (Tabela 2). Os indivíduos da FR produziram sementes maiores e em maior número por cacho que os indivíduos da FES (Figura 4). Embora a produção de sementes tenha sido maior na FR, a disponibilidade de recursos para frugívoros ainda seria maior na FES devido à maior abundância de indivíduos. A massa de matéria seca unitária de sementes variou consideravelmente entre os indivíduos de *romanzoffiana* (0,99 – 2,55g por semente;  $N = 62$ ), considerando conjuntamente as sementes coletadas em todas as formações florestais e em ambos os anos.

### **Variação no tamanho e no número de sementes entre anos**

A massa de matéria seca das sementes de *E. edulis* se reduziu nas três formações florestais em 2009 (Figura 6). Nesse ano, os indivíduos de *E. edulis* da FOD e FR produziram maior número de sementes por cacho, sendo essas sementes menores. Já os indivíduos da FES produziram menor número de sementes por cacho e sementes de massa inferior em comparação com o observado em 2008 (Figura 6). O tamanho e o número de sementes de *S. romanzoffiana* não foram afetados pelos anos (Tabela 2). A precipitação acumulada no período final de desenvolvimento das sementes de *E. edulis* foi menor em 2009 quando comparada com 2008 na FES e FOD, e maior na FR (Tabela 3).

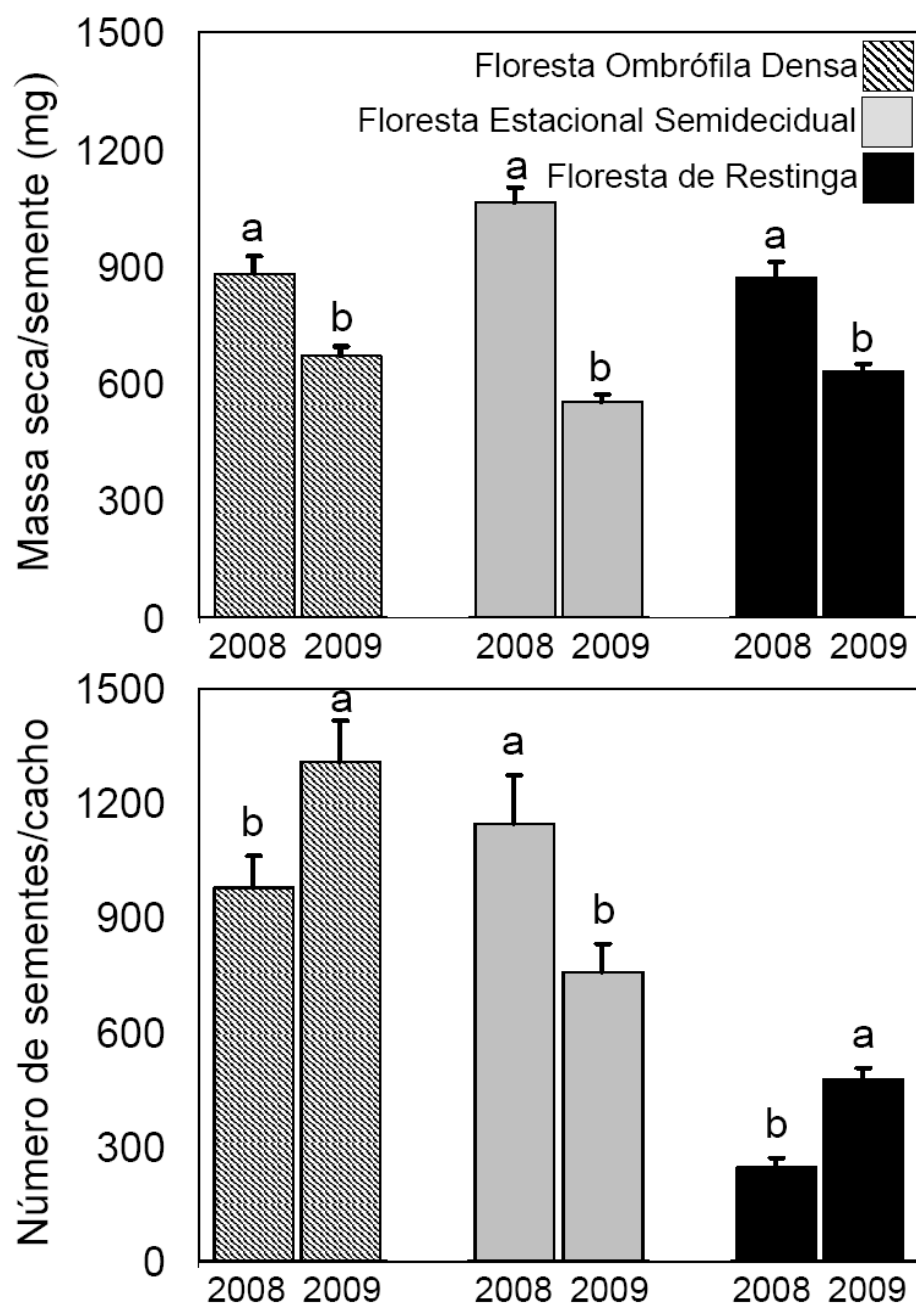


Figura 6 - Comparação da massa de matéria seca de sementes e do número de sementes por cacho entre os anos de 2008 e 2009 em populações da palmeira *Euterpe edulis* presentes em formações florestais do bioma Mata Atlântica. Médias seguidas pelas mesmas letras na barra, para uma mesma formação florestal, não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). As barras representam as médias originais e as linhas verticais o erro padrão da média

Tabela 3 - Variação entre anos na precipitação acumulada aos 30, 60 e 90 dias antes da coleta de sementes de *Euterpe edulis* em diferentes formações florestais do bioma Mata Atlântica

| Formação florestal               | Ano  | Precipitação acumulada antes da coleta de sementes (mm) |         |         |
|----------------------------------|------|---------------------------------------------------------|---------|---------|
|                                  |      | 30 dias                                                 | 60 dias | 90 dias |
| Floresta de Restinga             | 2008 | 78                                                      | 279     | 390     |
|                                  | 2009 | 162                                                     | 502     | 837     |
| Floresta Ombrófila Densa         | 2008 | 149                                                     | 215     | 338     |
|                                  | 2009 | 25                                                      | 127     | 392     |
| Floresta Estacional Semidecidual | 2008 | 90                                                      | 243     | 451     |
|                                  | 2009 | 30                                                      | 101     | 379     |

## 2.4 Discussão

As variações no tamanho e no número de sementes produzidas por *E. edulis* e *S. romanzoffiana* entre as populações e anos refletem os desafios para a reprodução enfrentados por essas palmeiras em seus respectivos habitats, de forma que diferentes estratégias para maximizar o esforço reprodutivo foram necessárias sob condições ecologicamente contrastantes. Essa plasticidade na produção de sementes pode ser uma característica importante para assegurar a perpetuação bem sucedida em diferentes florestas tropicais, permitindo que essas espécies de palmeira estejam presentes nos ambientes contrastantes onde elas são tipicamente encontradas.

Um dos fatores que pode limitar o desenvolvimento vegetal nas áreas de estudo é a baixa disponibilidade de nutrientes no solo, já que o pap dos indivíduos de *E. edulis* é consideravelmente inferior nos solos de baixa disponibilidade de nutrientes da FR. Esse pode ser um dos fatores que limitaram a produção de sementes, conforme sugerido por Castro, Galetti e Morellato (2007) estudando a fenologia de *E. edulis* na mesma FR, e também de acordo com o observado em estudos sobre limitação de nutrientes em outras espécies (CHEPLICK; SUNG, 1998).

A produção de sementes de *S. romanzoffiana* foi maior na FR provavlmnte porque as palmeiras produziram frutos apenas em habitats inseridos sobre solos

melhores drenados, onde se localizavam depósitos primitivos de conchas e restos de animais marinhos utilizados na alimentação de populações humanas primitivas, conhecidos como “sambaquis”. Nessas áreas, a disponibilidade de nutrientes, especialmente P e Ca ( $P = 123 \text{ mg/kg}$  and  $\text{Ca} = 96 \text{ mmol/kg}$ ), foi maior que na FR como um todo. Os poucos indivíduos adultos de *S. romanzoffiana* presentes na parcela permanente (1,7 indivíduos/ha) não produziram sementes nos dois anos avaliados, de forma que a limitação de nutrientes, combinada com outras restrições ao desenvolvimento das palmeiras, como a saturação hídrica do solo, pode restringir a reprodução de *S. romanzoffiana* na FR como um todo e limitar a ocorrência dessa espécie nessa formação florestal. Entretanto, a produção de sementes *S. romanzoffiana* pode não estar apenas associada à disponibilidade de nutrientes do solo, pois os indivíduos presentes nos solos ricos em nutrientes da FES produziram menor número de sementes por cacho. A limitação de luz na FES resultante de dossel florestal mais fechado pode ter reduzido a quantidade de biomassa disponível para a reprodução e, conseqüentemente, a quantidade de sementes produzidas por cacho.

Como resultado dessas diferenças de produção de sementes em *E. edulis* na FR e FOD, significativas diferenças na disponibilidade de recursos para frugívoros foram observadas entre essas formações florestais. Essa produção de sementes elevada na FOD permite que *E. edulis* possua deposição de sementes em alta densidade no local de estudo (ROTHER; RODRIGUES; PIZO, 2009). Diferenças marcantes foram também observadas no período de frutificação entre as populações da FOD e FR, pois as palmeiras da FOD produziram sementes por um período três vezes maior que as palmeiras da FR. Dessa forma, o papel “chave” que *E. edulis* pode desempenhar na FR e na FOD é dependente do período de frutificação e da quantidade de frutos produzidos por planta, sugerindo que esse papel “chave” pode estar mais associado a uma população do que à espécie em si. Tais particularidades também podem trazer reflexos para a exploração sustentada de palmito (REIS et al., 2000), já que a redução populacional de *E. edulis* na FR pode trazer consequências mais acentuadas na redução da disponibilidade de frutos para frugívoros.

A variação do pap do estipe das palmeiras mãe dentro das populações não afetou o tamanho ou o número de sementes produzidas. Em populações naturais,

fatores como a idade da planta, divergência genética intrapopulacional, condições específicas de ambiente materno (disponibilidade de luz e ocorrência em manchas de fertilidade solo) e sazonalidade de produção podem interagir em populações naturais e determinar o tamanho e o número de sementes de forma que um fator possa variar independentemente do outro mesmo em plantas de tamanho semelhante. Associações negativas entre o tamanho e o número de sementes também não foram observadas como estratégia de maximizar o esforço reprodutivo das palmeiras mãe nas formações florestais ocupadas por ambas as espécies, já que o tamanho de semente variou independentemente do número ou esteve positivamente associado a este. Contudo, associações positivas entre o tamanho e o número de sementes foram observadas entre as populações de *S. romanzoffiana* em ambos os anos e entre as populações de *E. edulis* em 2009 (considerando as populações da FOD e FES). De forma diferente, Parciak (2002) observou que os arbustos de *Prunus virginiana* produziram maior quantidade de sementes com tamanho individual menor em vegetação ripária sobre solo úmido do que em áreas de encosta com solo mais seco, evidenciando que associações negativas entre o tamanho e o número de sementes podem ocorrer para otimizar o esforço reprodutivo da planta mãe em diferentes habitats.

Conforme discutido por Venable (1992), associações neutras ou positivas entre o tamanho e o número de sementes produzidas podem resultar do crescimento modular das plantas, no qual cada indivíduo pode ter diferenças acentuadas de tamanho e de quantidade de recursos disponíveis para a produção de sementes. Como o modelo teórico sobre o efeito de compensação entre tamanho e número de sementes é baseado na otimização de uma mesma quantidade de recursos para a reprodução, variações nessa quantidade de recursos como resultado do tamanho da planta ou do ambiente materno poderiam ser relevantes o suficiente para mascarar qualquer associação negativa entre tamanho e número de sementes.

Associação negativa entre tamanho e número de sementes foi observada para populações de *E. edulis* na FOD e na FR entre 2008 e 2009, indicando que tal estratégia reprodutiva pode ocorrer para maximizar o esforço reprodutivo das palmeiras mãe como resposta às variações entre anos do ambiente materno. Parciak (2002) observou maior produção de sementes com tamanho individual menor em habitat com

maior disponibilidade hídrica no solo (habitat ripário), onde a produção de muitas sementes com tamanho reduzido foi considerada uma resposta adaptativa para aumentar a dispersão nesse ambiente. A limitação de recursos durante a maturação de sementes em 2009 pode ter conduzido à produção de sementes com metade da massa de matéria seca, e em quantidade inferior, por *E. edulis* na FES. Tais resultados podem estar relacionados à disponibilidade de água no solo durante o período final de desenvolvimento das sementes, especialmente ao considerar que a ocorrência de *E. edulis* é dependente de alta disponibilidade hídrica no solo (BRANCALION, 2008).

A precipitação acumulada nos últimos 30 e 60 dias da maturação das sementes, que foi consideravelmente menor na FOD e na FES em 2009, potencialmente limitou a quantidade de recursos maternos disponível para a transferência de biomassa às sementes, reduzindo a massa de matéria seca das mesmas. A precipitação acumulada nos últimos 90 dias da maturação das sementes foi destacadamente maior em 2009 na FR. Como a FR ocorre sobre planícies sedimentares costeiras próximas ao nível do mar, chuvas intensas resultam em rápida saturação hídrica do solo, deixando-o encharcado. Essa condição pode ser uma limitação para o estabelecimento de plântulas na FR, e por isso a produção de um número maior de sementes com tamanho individual inferior seria estimulada para favorecer a dispersão de sementes nessa condição restritiva.

O tamanho e o número de sementes produzidas de *S. romanzoffiana* podem não ter sido afetados por tais condições na FR porque os indivíduos que produziram frutos durante o período avaliado se encontravam em solos melhor drenados, os quais não se tornaram permanentemente encharcados como resultado de longos períodos chuvosos. Mais ainda, *S. romanzoffiana* é adaptado a ampla variação de disponibilidade hídrica do solo (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008), de forma que essa espécie seja menos afetada tanto pelo excesso como pela falta de água no solo.

Limitação ou excesso de água no solo potencialmente sinalizam que o estabelecimento de plântulas será limitado pelo ambiente pós-dispersão, estimulando a produção de um número maior de sementes com tamanho individual menor, ou apenas a produção de sementes menores, como uma estratégia reprodutiva para favorecer a dispersão e consequentemente aumentar as chances das sementes serem

depositadas em locais propícios para o estabelecimento de plântulas. O favorecimento da dispersão de sementes pode ser importante para *E. edulis* porque suas sementes são intensamente predadas por roedores e besouros escolitídeos após a dispersão (PIZO; VIEIRA, 2004) e suas plântulas podem ocorrer em alta densidade no sub-bosque de florestas, como a FR (BRANCALION et al., 2009), sendo a mortalidade altamente dependente da densidade de plântulas e da proximidade de adultos coespecíficos (SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999).

## 2.5 Conclusões

As diferentes condições ambientais presentes nas formações florestais ocupadas por *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* demandaram diferentes padrões de resposta ecofisiológica relacionados à produção e ao tamanho de sementes, ressaltando que tanto a contribuição da plasticidade como de adaptações locais podem atuar na determinação diferenciada do esforço reprodutivo dessas espécies, afetando o valor adaptativo de suas populações. Assim, variações no tamanho e no número de sementes produzidas estão diretamente associadas à maximização do esforço reprodutivo das palmeiras em formações florestais ecologicamente contrastantes e também em uma mesma formação florestal em resposta às variações no ambiente materno durante a maturação de sementes. Além disso, variações na produção de frutos entre as populações dessas palmeiras podem fortemente afetar a disponibilidade de recursos para comunidades de vertebrados frugívoros e predadores de sementes, e por isso devem ser consideradas no planejamento de ações de conservação e de restauração ecológica em florestas tropicais.

## Referências

ALCANTARA, J.M.; REY, P.J. Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. **Journal of Evolutionary Biology**, New York, v. 16, n. 6, p. 1168-1176, 2003.

ALEXANDER, H.M.; CUMMINGS, C.L.; KAHN, L.; SNOW, A.A. Seed size variation and predation of seeds by wild and crop-wild sunflowers. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 88, n. 4, p.623-627, 2001.

BERNACCI, L.C.; MARTINS, F.R.; SANTOS, F.A.M. Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 22, n. 1, p. 119-130, 2008.

BOND, W.J. HONIG, M.; MAZE, K.E. Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. **Oecologia**, Berlin, v. 120, n. 1, p. 132-136, 1999.

BRANCALION, P.H.S. Palmitreiro (*Euterpe edulis*). In: CASTRO, P.R.C.; KLUGE, R.A.; SESTARI, I. (Ed.). **Manual de fisiologia vegetal: fisiologia de cultivos**. Piracicaba: Editora Agronômica Ceres, 2008. p. 352-364.

BRANCALION, P.H.S.; GABRIEL, V.A.; GÓMEZ, J.M. Do terrestrial tank bromeliads in Brazil create safe sites for palm establishment or act as natural traps for its dispersed seeds? **Biotropica**, Lawrence, v. 41, n. 1, p. 3-6, 2009.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA, CNPF; SPI, 1994. 640 p.

CASTRO, E.R.; GALETTI, M.; MORELLATO, L.P.C. Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 7, p. 725-735, 2007.

CHEPLICK, G.P.; SUNG, L.Y. Effects of maternal nutrient environment and maturation position on seed heteromorphism, germination and seedling growth in *Triplasis purpurea* (Poaceae). **International Journal of Plant Science**, Chicago, v. 159, n. 2, p. 338-350, 1998.

CONNELL, J.H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, Washington, v. 199, n. 4335, p.1302-1310, 1978.

FADINI, R.F.; FLEURY, M.; DONATTI, C.A.; GALETTI, M. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. **Acta Oecologica**, Paris, v. 35, n. 2, p. 188-196, 2009.

FLEURY, M.; GALETTI, M. Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation. **Biological Conservation**, Essex, n. 1, v. 131, p. 1-13, 2006.

FOWLER, N.L. What is safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. **Ecology**, Tempe, v. 69, n. 4, p. 947-961, 1988.



GALETTI, M.; FERNANDEZ, J.C. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 294-301, 1998.

GALETTI, M.; ZIPPARRO, V.; MORELATTO, L.P. Fruit phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. **Ecotropica**, Bonn, v. 5, n. 1, p. 115-122, 1999.

GALETTI, M.; KEUROGHLIAN, A.; HANADA, L.; MORATO, M.I. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 33, n. 4, p. 723-726, 2001.

GENINI, J., GALETTI, M., MORELLATO, P.C. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. **Flora**, Jena, n. 2, v. 204, p. 131-145, 2009.

GILBERT, B.; WRIGHT, S.J.; MULLER-LANDAU, H.C.; KITAJIMA, K.; HERNANDÉZ, A. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. **Ecology**, Tempe, v. 87, n. 5, p. 1281-1288, 2006.

GIOMBINI, M.I.; BRAVO, S.P.; MARTÍNEZ, M.F. Seed dispersal of the palm *Syagrus romanzoffiana* by tapirs in the semi-deciduous Atlantic Forest of Argentina. **Biotropica**, Lawrence, v. 41, n. 4, p. 408-413, 2009.

GÓMEZ, J.M. Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. **Evolution**, Lancaster, v. 58, n. 1, p. 71-80, 2004.

GUIX, J.C.; RUIZ, X. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 73, n. 4, p. 745-748, 1995.

\_\_\_\_\_. Weevil larvae dispersal by guans in Southeastern Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 29, n. 4, p. 522-525, 1997.

HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. New Jersey: Princeton University Press, 1995. 353 p.

HEWITT, Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North America temperate trees. **Oecologia**, Berlin, v. 114, n. 3, p. 432-440, 1998.

HOPPES, W.G. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. **Ecology**, Tempe, v. 69, n. 2, p. 320-329, 1988.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de biomas e de vegetação**. Disponível em: [http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia\\_visualiza.php?id\\_noticia=169&id=](http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id=). Acesso em: 12 nov. 2009.

JANZEN, P.I. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, Chicago, v.104, n. 940, p. 501-528, 1970.

JORDANO, P. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. **Ecology**, Tempe, v. 76, n. 8, p. 2627-2639, 1995.

JURADO, E.; WESTOBY, M. Seedling growth in relation to seed size among species among species in arid Australia. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 80, n. 3, p. 407-416, 1992.

KENNEDY, P.G.; HAUSMANN, N.J.; WENK, E.H.; DAWSON, T.E. The importance of seed reserves for seedling performance: an integrated approach using morphological, physiological, and stable isotope techniques. **Oecologia**, Berlin, v. 141, n. 4, p. 547-554, 2004.

KOENIG, W.D.; MUMME, R.L.; CARMEN, W.J.; STANBACK, M.T. Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. **Ecology**, Tempe, v. 75, n. 1, p.99-109, 1994.

LAURANCE, W.F. Conserving the hottest of the hotspots. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p.1137, 2009.

LEISHMAN, M.R. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. **Oikos**, Copenhagen, v. 93, n. 2, p. 294-302, 2001.

LEISHMAN, M.R.; WESTOBY, M. The role of large seeds in seedling establishment in dry soil conditions – experimental evidence for semi-arid species. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 82, n. 2, p. 249-258, 1994.

MARTINEZ, I.; GARCÍA, D.; OBESO, J.R. Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size. **Evolutionary Ecology**, London, v. 21, n. 4, p. 517-533, 2006.

MITTERMEIER, R.; GIL, P.R.; HOFFMANN, M.; PILGRIM, J.D.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B. **Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered ecoregions**. Mexico City: CEMEX; Agrupacion Sierra Madre, 2004. v. 1, 640 p.

MOEGENBURG, S.M. *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choice of predators, and consequences for seedlings. **Oecologia**, Berlin, v. 106, n. 4, p. 539-543, 1996.

MOLES, A.T.; WESTOBY, M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 92, n. 3, p. 372-383, 2004.

MOLES, A.T.; ACKERLY, D.D.; WEBB, C.O.; TWEDDLE, J.C.; DICKIE, J.B.; WESTOBY, M. A brief story of seed size. **Science**, Washington, v. 307, n. 5709, p. 576-580, 2005.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, M.C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 15, n. 17, p. 278-285, 2000.

PARCELAS PERMANENTES-BIOTA-FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte III: a vegetação**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

\_\_\_\_\_. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte II: fatores abióticos**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

PARCIAK, W. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant. **Ecology**, Tempe, v. 83, n. 3, p. 780-793, 2002.

PERES, C.A. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra firme forest. **Biotropica**, Lawrence, v. 26, n. 3, p. 285-294, 1994.

PETERS, H.A. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. **Ecology Letters**, Oxford, v. 6, n. 8, p. 757-765, 2003.

PIZO, M.A.; VIEIRA, E.M. Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 64, n. 3, p. 669-676, 2004.

PIZO, M.A.; VON ALLMEN, C.; MORELLATO, L.P.C. Seed size variation in the palm *Euterpe edulis* and the effects of seed predators on germination and seedling survival. **Acta Oecologica**, Paris, v. 29, n. 4, p. 311-315, 2006.

REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P.; MANTOVANI, A. Management and conservation of natural populations in Atlantic Rain Forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). **Biotropica**, Lawrence, v. 32, n. 4, p. 894-902, 2000.

RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experiences in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1242-1251, 2009.

ROTHER, DC; RODRIGUES, R.R.; PIZO, M.A. Effects of bamboo stands on seed rain and seed limitation in a rainforest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 257, n. 3, p. 885–892, 2009.

SALLABANKS, R.S. Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosacea). **Oecologia**, Berlin, v. 91, n. 2, p. 296-304, 1992.

SEIWA, K. Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstore phonologies in deciduous brad-leaved forests. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 86, n. 2, p. 219-228, 1998.

SILVA-MATOS, D.M.S.; FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**, Tempe, v. 80, n. 8, p. 2635-2650, 1999.

SMITH, C.C.; FRETWELL, S.D. The optimal balance between size and number of offspring. **American Naturalist**, Chicago, v. 108, n. 962, p. 499-506, 1974.

STEARNS, S.C. Trade-offs in life history evolution. **Functional Ecology**, Oxford, v. 3, n. 3, p. 259-268, 1989.

TERBORGH, J. Keystone plant resources in the tropical forest. In: SOULÉ, M.E. (Ed.). **Conservation Biology**. Sunderland: Sinauer, 1986. p. 330-340.

VENABLE, D.L. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. **American Naturalist**, Chicago, v. 140, n.2, p. 287-304, 1992.

VENABLE, D.L.; BROWN, J.S. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risks in variable environments. **American Naturalist**, Chicago, v. 131, n. 3, p. 360-384, 1988.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 125-159, 2002.

### 3 PREDACÃO DE SEMENTES DA PALMEIRA *SYAGRUS ROMANZOFFIANA* NA FASE PRÉ-DISPERSÃO POR LARVAS DE *REVENA RUBIGINOSA* EM TRÊS FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO

#### Resumo

Embora estudos sobre a predação de sementes na fase pós-dispersão estejam amplamente presentes na literatura, vários aspectos da predação de sementes na fase pré-dispersão ainda precisam ser investigados para que se tenha um melhor entendimento dessa interação ecológica como filtro biológico para espécies vegetais tropicais. Dessa forma, essa pesquisa foi desenvolvida com o objetivo de investigar a predação de sementes da palmeira *Syagrus romanzoffiana* na fase pré-dispersão por *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae), focando em sua relevância como filtro biológico, como a predação pode ser afetada por caracteres de sementes, densidade de sementes, formação florestal e ano, além de como ela pode afetar a predação de sementes por roedores na fase pós-dispersão. Foram coletados cachos com frutos maduros de 14 palmeiras dessa espécie na Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta de Restinga e no Cerradão em 2008, e de 10 palmeiras na Floresta Estacional Semidecidual e na Floresta de Restinga em 2009. Foram avaliados para cada palmeira a massa de matéria seca de sementes, a forma da semente, o número de sementes por cacho e o número de cachos por palmeira. A predação de sementes por *R. rubiginosa* foi avaliada pela separação de sementes com orifício de saída de larvas e pelo uso de raios X para sementes sem orifícios. A fim de avaliar se roedores discriminam endocarpos predados e não predados por *R. rubiginosa*, foram conduzidos experimentos de campo em cada local de estudo utilizando dez blocos de duas parcelas contendo cada uma 15 sementes predadas ou não predadas. A predação de sementes na fase pré-dispersão por *R. rubiginosa* foi cerca de 70% em todas as formações florestais e em ambos os anos, não sendo observadas diferenças significativas entre as formações florestais e os anos. A porcentagem de sementes predadas esteve positivamente correlacionada em 2008 com o número de sementes por cacho e com o número de cachos por planta, respectivamente, na Floresta Estacional Semidecidual e na Floresta de Restinga. Roedores não discriminaram endocarpos infestados dos não infestados por *R. rubiginosa* nas três formações florestais. Assim, a predação de sementes na fase pré-dispersão por *R. rubiginosa* é um importante filtro biológico para o recrutamento de *S. romanzoffiana* em diferentes florestas tropicais, tendo destacada influência na quantidade de sementes viáveis que potencialmente podem ser dispersas e também nas interações ecológicas com predadores de sementes na fase pós-dispersão.

Palavras chave: Predação pós-dispersão; Limitação de sementes; Mata Atlântica; Cerrado

## Abstract

Despite studies about post-dispersal seed predation are largely present at the literature, several aspects of pre-dispersal seed predation still need to be investigated for a better understanding of this ecological interaction as biological filter for tropical plant species. Hence, we aimed at investigating pre-dispersal *Syagrus romanzoffiana* palm seed predation by the weevil *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae), focusing on its relevance as biological filter, how seed predation can be affected by seed traits, seed density, forest type and year, and also affect post-dispersal seed predation by rodents. We harvested entire bunches with ripe fruits from 14 palms of this species at Seasonally Dry Forest, Restinga Forest and Cerradão in 2008, and from 10 palms at Seasonally Dry Forest and Restinga Forest in 2009. We evaluated for each palm its seed dry mass, seed shape, seed number/bunch and bunch number/palm. Seed predation by *R. rubiginosa* was evaluated by separating seeds with larvae exit holes and by using X-rays to evaluate seeds without larvae perforations. In order to evaluate whether rodents can discriminate between sound and infested endocarps by *R. rubiginosa*, field experiments were carried out in each study area by using ten blocks of two plots containing in each one 15 unpredated and 15 predated seeds. Pre-dispersal seed predation by *R. rubiginosa* was around 70% in all forest types and in both years, but no significant differences were found among these forest types and between years. The percentage of predated seeds was positively correlated in 2008 with seed number/bunch in Seasonally Dry Forest, and with bunches/palm in Restinga Forest. Rodents did not discriminate sound and infested endocarps in the three forest types. Therefore, pre-dispersal seed predation by *R. rubiginosa* is an important biological filter for *S. romanzoffiana* recruitment in different tropical forest types, having a remarkable influence in the amount of viable seeds that can potentially be dispersed and also affect the ecological interactions with post-dispersal seed predators.

Keywords: Post-dispersal seed predation; Seed limitation; Atlantic Forest; Cerrado

## 3.1 Introdução

A predação de sementes pode restringir a regeneração de diversas espécies de planta e determinar a estrutura de muitas comunidades vegetais (JANZEN, 1971; HUBBEL, 1980; CRAWLEY, 1993; HULME, 1998; SILMAN; TERBORGH; KILTIE, 2003; ORROCK et al., 2006). Palmeiras são especialmente afetadas pela predação de sementes em função da lenta germinação das suas sementes, normalmente demandando mais de 100 dias para a emergência de plântulas (TOMLINSON, 1990).

Como resultado das altas taxas de predação de sementes na longa fase pós-dispersão, as palmeiras tem sido frequentemente usadas como plantas-modelo para

investigar as consequências da predação de sementes no padrão de distribuição espacial das espécies arbóreas (SILVA; TABARELLI, 2001) e para demonstrar a importância da dispersão de sementes como forma de escape da ação de predadores de sementes (WRIGHT, 1983; SMYTHE, 1989; HOCH; ADLER, 1997; BREWER; REJMÁNEK, 1999; WYATT; SILMAN, 2004), evidenciando a relevância dessa interação para o favorecimento da co-existência de diferentes espécies arbóreas em uma mesma comunidade vegetal (HUBBELL, 1980).

Assim, pesquisas sobre a predação de sementes de palmeiras têm consideravelmente contribuído para o avanço da ecologia vegetal, com resultados comumente extrapolados para outras famílias vegetais. Contudo, a maioria desses estudos limitou-se à predação de sementes na fase pós-dispersão, focando principalmente na atividade de roedores (GALETTI; PASCHOAL; PEDRONI, 1992; FLEURY; GALETTI, 2004, 2006) e besouros bruquídeos (WILSON; JANZEN, 1972; WRIGHT, 1983; HARMS; DALLING, 2000; RIOS; PACHECO, 2006). Como a predação de sementes na fase pré-dispersão ocorre antes do que na fase pós-dispersão, ela potencialmente determina a quantidade de sementes disponíveis para os vertebrados e invertebrados que se alimentam do endosperma das sementes na fase pós-dispersão, controlando assim a oferta de recursos aos predadores de sementes na fase pós-dispersão e também a quantidade de sementes viáveis passíveis de serem dispersas por aves e mamíferos.

Embora diversos estudos tenham avaliado alguns dos fatores que podem influenciar a predação pós-dispersão de sementes de palmeiras, tal como o efeito da densidade de sementes (WILSON; JANZEN, 1972; PIZO; SIMÃO, 2001; VON ALLMEN; MORELLATO; PIZO, 2004), da abundância de dispersores (DONATTI et al., 2009) e do tamanho de sementes (MOEGENBURG, 1996; PIZO; VON ALLMEN; MORELLATO, 2006), ainda se conhece muito pouco sobre os fatores que podem afetar a predação de sementes na fase pré-dispersão.

As palmeiras têm sido utilizadas como modelo para investigar como a predação de sementes é afetada em diferentes microhabitats de um mesmo tipo de floresta (FLEURY; GALETTI, 2004; 2006; SALM, 2006), em diferentes localidades para um mesmo tipo de floresta (BRADFORD; SMITH, 1977), em florestas com diferentes níveis

de fragmentação (ALVES-COSTA, 2004; FLEURY; GALETTI, 2006) e em florestas que passaram por algum tipo de perturbação, como a defaunação (ALVES-COSTA, 2004; FADINI et al., 2009) e a extração seletiva de palmeiras (PIZO; VIEIRA, 2004). No entanto, os filtros pré-dispersão e as possíveis variações na intensidade de predação de sementes em uma mesma espécie ocorrendo em diferentes formações florestais são praticamente desconhecidas.

As sementes de *Syagrus romanzoffiana* são atacadas por *Revena rubiginosa* Boheman (Coleoptera: Curculionidae), o qual é provavelmente um predador específico dessa palmeira (ALVES-COSTA; KNOGGE, 2005). A infestação das sementes por *R. rubiginosa* ocorre enquanto os frutos ainda estão imaturos (FREITAS; LEAL; FERREIRA, 1999; ALVES-COSTA, 2004; ALVES-COSTA; KNOGGE, 2005). Os primeiros sinais de infestação já podem ser observados no fruto jovem oito semanas após o florescimento, quando o endocarpo ainda não está lignificado e é passível de ser penetrado pelo rostro da fêmea de *R. rubiginosa*. Curiosamente, a semente imatura predada não é abortada, e o fruto continua seu desenvolvimento até a condição de fruto maduro. Quando as larvas atingem o quarto instar, elas perfuram o endocarpo lenhoso, independentemente se os frutos ainda continuam na planta ou se já foram dispersos, e essas larvas penetram no solo para desenvolverem a fase de pupa (ALVES-COSTA; KNOGGE, 2005).

Nesse contexto, essa pesquisa teve o objetivo de investigar a predação de sementes da palmeira *Syagrus romanzoffiana* por *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) na fase pré-dispersão, avaliando (i) a relevância dessa interação como filtro biológico, (ii) como essa predação pode ser afetada pelos caracteres de sementes e pela quantidade de sementes nos cachos, (iii) como ela é afetada pelo tipo de formação florestal e entre anos, (iv) e como ela pode afetar a predação de sementes por roedores na fase pós-dispersão.



### 3.2 Material e métodos

#### Espécie e locais de estudo

A palmeira emergente (20-25 m) de estipe único *Syagrus romanzoffiana* foi escolhida como modelo para o desenvolvimento dos experimentos em função dessa espécie (i) apresentar ampla distribuição ecológica, estando presente nos biomas brasileiros Mata Atlântica, Cerrado e Pampas (CARVALHO, 1994), tanto em solos permanentemente encharcados como em locais com expressivo déficit hídrico sazonal (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008); (ii) ser a palmeira mais abundante na Floresta Estacional Semidecidual e no Cerradão (PARCELAS PERMANENTES, 2006a); (iii) seus frutos e sementes possuírem grande importância como recurso alimentar para frugívoros e predadores de sementes (GUIX; RUIZ, 1995, 1997; GALETTI et al., 2001), sendo considerada uma espécie chave (GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009); e (iv) ser reconhecidamente susceptível à predação de sementes por um coleóptero na fase pré-dispersão (GUIX; RUIZ, 1997; ALVES-COSTA, 2004; ALVES-COSTA; KNOGGE, 2005) e por coleópteros e roedores na fase pós-dispersão (GALETTI; PASCHOAL; PEDRONI, 1992; PASCHOAL; GALETTI, 1995; FLEURY; GALETTI, 2004, 2006).

Visando abranger os habitats naturalmente ocupados por *S. romanzoffiana*, foram estudadas populações em áreas de Floresta de Restinga (FR), Floresta Estacional Semidecidual (FES) e Cerradão (C) inseridas em Unidades de Conservação do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (Figura 1; Tabela 1). As principais características bióticas e abióticas entre as áreas de estudo estão apresentadas na tabela 01. FR e FES são formações florestais do bioma Mata Atlântica, enquanto que C faz parte do bioma Cerrado. Cerrado e Mata Atlântica representam, respectivamente, o segundo (~2 milhões de km<sup>2</sup>) e o terceiro (~1 milhão de km<sup>2</sup>) maior bioma brasileiro (IBGE, 2006). Tais biomas integram os 25 “hotspots” mundiais considerados hoje áreas prioritárias para conservação da biodiversidade, em virtude da alta diversidade biológica que abrigam e do grau de ameaça a que estão submetidos (MYERS et al., 2000; LAURANCE, 2009). As áreas de estudo são extensas e conservadas remanescentes florestais, e as áreas de FR e FES estudadas possuem um dos mais

altos níveis de importância para a conservação de grandes mamíferos na Mata Atlântica (GALETTI et al., 2009), de forma que tanto pequenos e médios mamíferos que predam as sementes de *S. romanzoffiana* (e.g. *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari*, *Mazama americana*, *Sciurus ingrami*, *Coendou prehensilis* e *Agouti paca* – FLEURY; GALETTI, 2006) provavelmente estejam presentes nessas áreas de estudo.

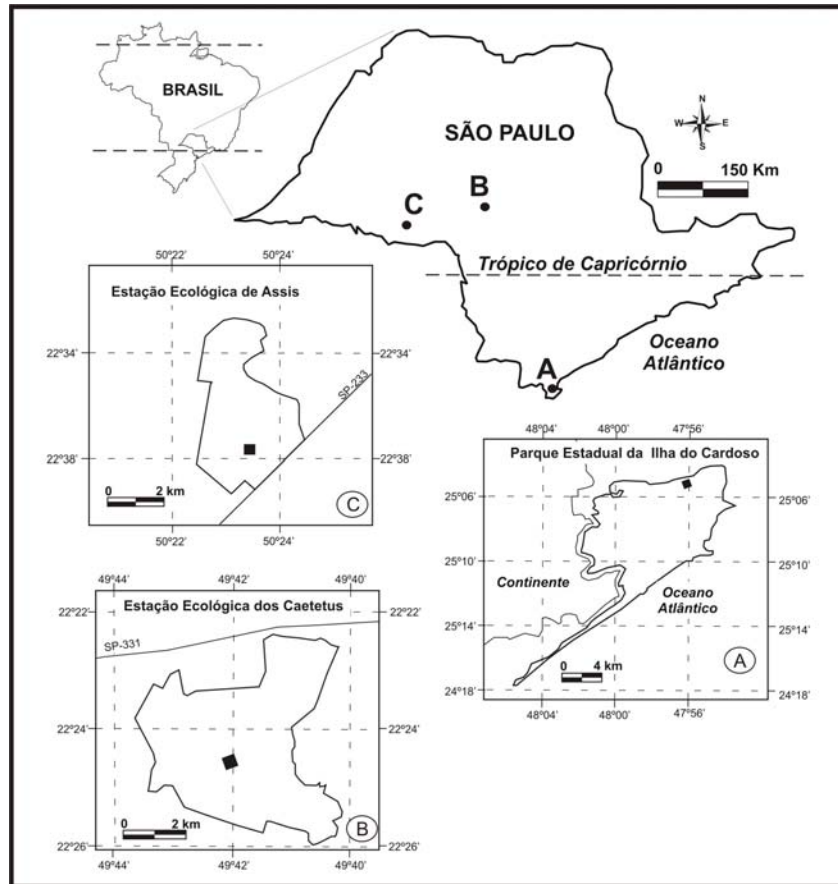


Figura 1 - Locais de onde foram coletadas sementes de *Syagrus romanzoffiana* e que foram utilizados para a realização dos experimentos: Estação Ecológica de Assis (A – Cerradão), Estação Ecológica dos Caetetus (B – Floresta Estacional Semidecidual) e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (C – Floresta de Restinga). Os quadrados negros dentro de cada área representam as Parcelas Permanentes de 10 ha cujo entorno foi utilizado para a coleta de sementes

Tabela 1 - Principais características bióticas e abióticas das áreas de estudo onde se avaliou a predação pré-dispersão de sementes da palmeira *Syagrus romanzoffiana* por *Revena rubiginosa* (dados obtidos em 256 subparcelas de 20 x 20 m inseridas em Parcelas Permanentes de 10,24 ha – PARCELAS PERMANENTES, 2006 a, b)

| Características bióticas e abióticas                                                | Formações Florestais                                                                                                                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                                                                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
|-------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                                     | Floresta de Restinga                                                                                                                                                                                                                                                                           | Floresta Estacional Semidecidual                                                                                                                                                                                                                                                           | Cerradão                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
| Clima (classificação de Köppen)                                                     | Tropical Super Úmido (Af), com forte influência da oceanidade, temperatura média = 22,4°C e precipitação = 2261 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                          | Sub-tropical úmido (Cwa), com moderada estação seca no inverno (deficiência hídrica = 10 mm), temperatura média = 21,4°C e precipitação = 1303 mm.                                                                                                                                         | Tropical de Savana (Aw), com marcante estação seca no inverno (déficit hídrico = 20 mm), temperatura média = 22,4°C e precipitação = 1255 mm.                                                                                                                                                      |
| Relevo                                                                              | Plano (altitude = 7 m)                                                                                                                                                                                                                                                                         | Plano a suave ondulado (altitude = 522 m)                                                                                                                                                                                                                                                  | Plano (altitude média = 505 m)                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Solo predominante                                                                   | Espodossolo Ferrocárbico: hidromórfico, arenoso (90% areia, 4% silte, 6% argila), baixa disponibilidade de nutrientes (P = 3,3 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,9 mmol/kg, Mg = 3,0 mmol/kg), ácido (pH <sub>CaCl2</sub> = 3,0) e alta concentração de alumínio (Al <sup>3+</sup> = 9,4 mmol/kg) | Argissolo: bem drenado, textura média argilosa (78% areia, 10% silte, 12% argila), alta concentração de nutrientes (P = 4,9 mg/kg, K = 3,1 mmol/kg, Ca = 38,7 mmol/kg, Mg = 8,5 mmol/kg), acidez reduzida (pH <sub>CaCl2</sub> = 5,1) e praticamente nula concentração de Al <sup>3+</sup> | Latossolo amarelo: bem drenado, arenoso (84% areia, 2% silte, 14% argila), baixa concentração de nutrientes (P = 3,5 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,7 mmol/kg, Mg = 1,2 mmol/kg), ácido (pH <sub>CaCl2</sub> = 3,6) e alta concentração de alumínio (Al <sup>3+</sup> = 15 mmol.kg <sup>-1</sup> ) |
| Riqueza florística da Parcela Permanente (perímetro à altura do peito - pap >15 cm) | 114 espécies e 43 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                     | 148 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                 | 118 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Similaridade florística com as demais Parcelas Permanentes                          | 5,48% com a FES<br>7,25% com o C                                                                                                                                                                                                                                                               | 5,48% com a FR<br>6,67% com o C                                                                                                                                                                                                                                                            | 7,27% com a FR<br>6,67% com a FES                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| Abundância de <i>Syagrus romanzoffiana</i> (pap >15 cm)                             | 0,12% do total de indivíduos (68ª espécie mais abundante - 1,7 indivíduo/ha)                                                                                                                                                                                                                   | 3,9% do total de indivíduos (8ª espécie mais abundante - 31,0 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                               | 2,7% do total de indivíduos (16ª espécie mais abundante - 26,1 indivíduo/ha)                                                                                                                                                                                                                       |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Syagrus romanzoffiana</i>      | 18,9 ± 5 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                           | 20,5 ± 4 cm, N = 309                                                                                                                                                                                                                                                                       | 11,5 ± 3 cm, N = 283                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Habitat predominante de <i>Syagrus romanzoffiana</i>                                | Ocorre predominantemente ao longo de cursos d'água, em solos melhor drenados                                                                                                                                                                                                                   | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                              | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                      |

## Coleta e preparação das sementes

A produção de frutos maduros foi monitorada mensalmente de outubro de 2007 a outubro de 2008 por avaliações baseadas em observações de campo da presença de frutos maduros nos cachos das palmeiras, e a coleta de sementes foi realizada no início do período de frutificação. Foram coletados 14 cachos de frutos maduros na FR, FES e C em 2008, e 10 cachos na FR e FES em 2009 (o reduzido número de palmeiras com frutos no C em 2009 não permitiu a coleta de sementes no período

avaliado). A coleta foi realizada ao longo de trilhas inseridas em duas regiões distintas dentro de cada Unidade de Conservação, respeitando-se uma distância mínima de 50 metros entre as matrizes. Foi avaliado o número de cachos maduros ou imaturos de cada palmeira matriz antes da coleta e estendida uma lona plástica na área de projeção de queda dos cachos para possibilitar a obtenção de todas as sementes nele presentes e evitar a mistura com as sementes já presentes sobre o chão.

O despulpamento foi realizado pelo uso de máquina despulpadora de forma individualizada para cada cacho, evitando a mistura de sementes entre diferentes indivíduos e procedências. Foram avaliados em sementes limpas a massa de matéria seca de sementes (método da estufa -  $105\pm 3^{\circ}\text{C}$ , por 24 horas; duas repetições de 20 sementes) e o número de sementes por cacho (extrapolação do peso fresco de quatro repetições de 100 sementes para a massa total de sementes do cacho).

### **Predação de sementes por larvas de *Revena rubiginosa* na fase pré-dispersão**

Após o despulpamento dos frutos e a secagem das sementes, todas as sementes com orifícios de saída de larvas de *R. rubiginosa* foram separadas manualmente e contadas para a estimativa do número de sementes predadas presentes por cacho. Como os orifícios observados são produzidos para a saída das larvas, endocarpos não perfurados não constituem necessariamente sementes não predadas, já que as larvas poderiam ainda não ter deixado o interior do endocarpo. Assim, para avaliar se as sementes não perfuradas estavam predadas, as mesmas foram radiografadas no equipamento de raios X Faxitron X-ray - modelo MX-20, por 300 s e com intensidade de radiação de 20kV. Para a obtenção da radiografia, placas de acrílico contendo 108 sementes cada foram colocadas diretamente sobre um filme radiográfico (Kodak MIN-R 2000, 18 x 24 cm) à distância de 40 cm da fonte de radiação. Os filmes radiográficos foram revelados em uma processadora automática Hope X-Ray - modelo 319 Micro-Max. A posição de cada semente foi previamente definida na placa de acrílico e conseqüentemente na radiografia, possibilitando identificar as sementes predadas na amostra pela observação do interior de cada endocarpo (Figura 2).

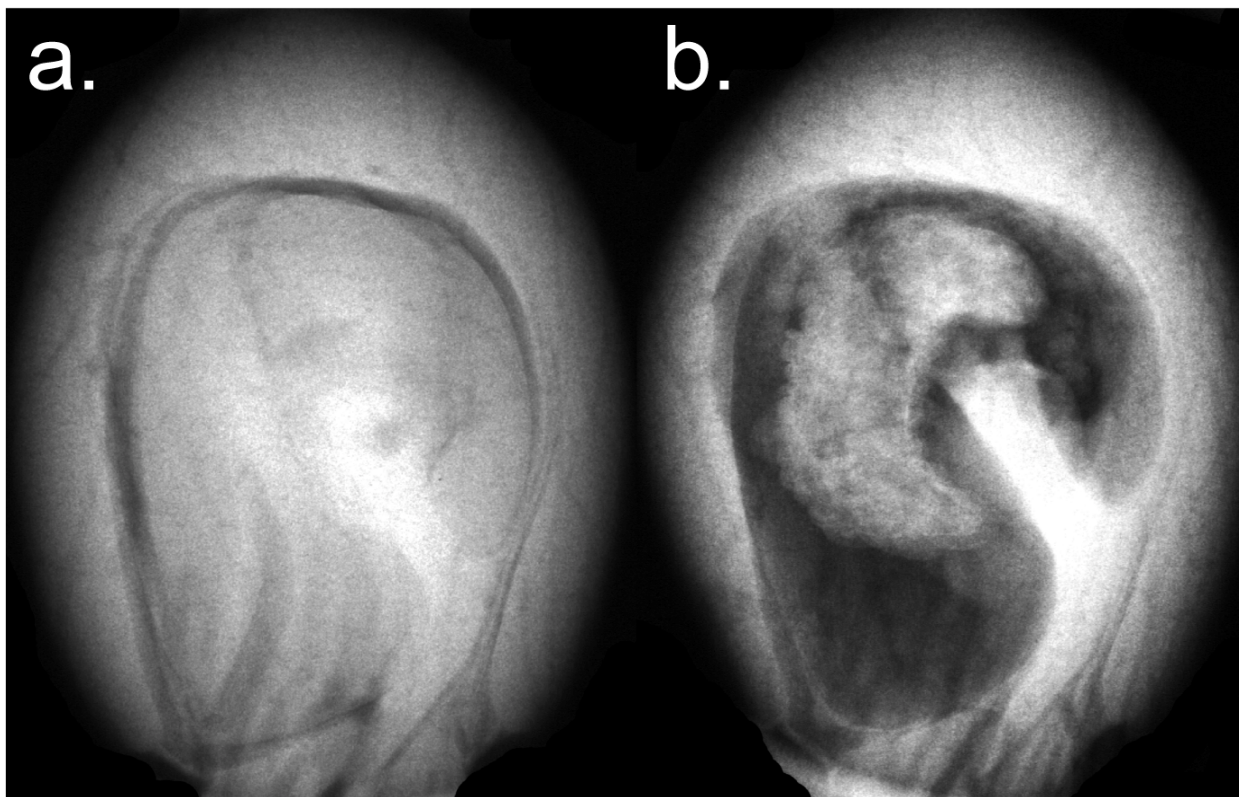


Figura 2 - Semente não predada de *Syagrus romanzoffiana* (a), na qual a cavidade do endocarpo é preenchida pelo endosperma, e semente predada por larva de *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) (b), cujo endosperma foi todo consumido durante o desenvolvimento da larva

Todas as sementes sem orifícios de predação presentes em cada cacho foram avaliadas com o uso de raios X. A partir do número de sementes presentes no cacho e do número de sementes predadas (sementes com orifício e sementes sem orifício, separadas com o auxílio de raios X) foi obtida a porcentagem de sementes predadas por *R. rubiginosa* para o cacho de cada palmeira.

### **Discriminação de roedores entre endocarpos infestados por *R. rubiginosa* e endocarpos contendo endosperma**

Endocarpos infestados por larvas de *R. rubiginosa* (sem orifícios de saída) e endocarpos não predados foram distribuídos em parcelas individuais (20 x 20 cm), distantes 2 m entre si. Cada parcela continha 15 endocarpos, os quais foram enterrados no solo até metade de seu diâmetro, permanecendo a outra metade exposta. Essa quantidade de sementes se assemelha à encontrada em fezes de carnívoros e ungulados dispersores de sementes *S. romanzoffiana* (GALETTI et al., 2001).

Esse experimento foi implantado em junho de 2008. Os blocos experimentais (cada bloco foi composto por uma parcela com endocarpos não infestados e por uma com endocarpos infestados) foram instalados ao longo de duas trilhas inseridas em cada área de estudo (cinco blocos por trilha, dez blocos por área de estudo). Em cada trilha, os blocos experimentais estiveram distantes 100 m entre si e foram instalados a 20 m alternadamente do lado direito e do lado esquerdo da trilha.

Considerando que os principais dispersores de sementes de *S. romanzoffiana* são carnívoros e ungulados que se alimentam da polpa fibrosa do fruto (GALETTI et al., 2001; FLEURY; GALETTI, 2006) e que as sementes são predominantemente predadas por roedores (ALVES-COSTA, 2004) e principalmente pelo esquilo *Sciurus ingrami* (GALETTI; PASCHOAL; PEDRONI, 1992; PASCHOAL; GALETTI, 1995; FLEURY; GALETTI, 2004, 2006), endocarpos removidos foram considerados predados. Cinco meses após a instalação do experimento, quando plântulas começaram a emergir nas parcelas que continham sementes não predadas, os endocarpos remanescentes nas parcelas foram contados, e tanto endocarpos removidos como endocarpos com marcas de dente de roedores foram considerados predados (ALVES-COSTA, 2004).

## Análise dos dados

O valor médio de cada variável obtida para cada indivíduo foi considerado como uma repetição em todas as análises (14 e 10 repetições por formação florestal em 2008 e 2009, respectivamente). Foi aplicada uma ANOVA para avaliar se a porcentagem de predação de sementes por *R. rubiginosa*, a massa de matéria seca de sementes, o número de sementes por cacho e o número de cachos por palmeira diferiu entre formações florestais em 2008, e testes-*t* não pareados para avaliar se essas variáveis diferiram entre a FR e a FES em 2009. A comparação múltipla entre médias nos resultados significativos foi realizada pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). Testes-*t* não pareados foram também utilizados para avaliar se a predação de sementes diferiu entre anos na FR e na FES, e correlações de Pearson foram usadas para avaliar as correlações entre as diferentes variáveis em ambos os anos. A discriminação de roedores entre endocarpos infestados por *R. rubiginosa* e endocarpos contendo endosperma foi avaliada por meio de Modelos Lineares Mistos Generalizados (GLMM) utilizando-se o software de análises estatísticas R, enquadrando a variável dependente (remoção de sementes) de forma binomial, e incluindo o tratamento como fator fixo e a formação florestal e trilha aninhados em formação florestal como fatores aleatórios. Nesse tipo de análise, a significância é obtida apenas para os fatores fixados. A significância dos fatores aleatórios foi determinada comparando modelos com e sem tais fatores (PINHEIRO; BATES, 2000).

## 3.3 Resultados

### Predação de sementes por larvas de *Revena rubiginosa* na fase pré-dispersão

O uso de raios X foi necessário para uma avaliação confiável da porcentagem de predação das sementes por *R. rubiginosa*, já que  $39 \pm 4\%$  ( $X \pm 1SD$ ,  $N = 55.375$ ) das sementes predadas não apresentaram orifícios de saída de larva. A porcentagem de predação foi consideravelmente alta na FES ( $79 \pm 23\%$ ,  $X \pm 1SD$ ), no C ( $68 \pm 30\%$ ,

$X \pm 1SD$ ) e na FR ( $64 \pm 31\%$ ,  $X \pm 1SD$ ) em 2008, e na FES ( $67 \pm 22\%$ ) e na FR ( $45 \pm 37\%$ ) em 2009. A predação de sementes não diferiu significativamente entre as formações florestais tanto em 2008 ( $F_{2,41} = 0.954$ ,  $P = 0.396$ ) como em 2009 (teste- $t$  não pareado:  $t = 1,09$ ; g.l. = 1,18;  $P = 0,288$ ), e entre anos na FR ( $t = 1,34$ ; g.l. = 1,22;  $P = 0,193$ ) e na FES ( $t = 1,69$ ; g.l. = 1,22;  $P = 0,105$ ).

Diferenças significativas entre as formações florestais foram observadas em 2008 na massa de matéria seca de sementes ( $F_{2,41} = 14,01$ ;  $P < 0.0001$ ) e no número de sementes por cacho ( $F_{2,41} = 5,60$ ;  $P = 0,0074$ ), mas não no número de cachos por palmeira ( $F_{2,41} = 1,47$ ;  $P = 0,243$ ). Os indivíduos de *S. romanzoffiana* da FR produziram sementes de maior massa, e os da FES cachos com menos sementes (Figura 3).

As palmeiras da FR produziram maior número de sementes por cacho (teste- $t$  não pareado:  $t = -4,39$ ; g.l. = 1,18;  $P = 0,0004$ ), maior número de cachos por palmeira ( $t = 3,39$ ; g.l. = 1,18;  $P = 0,0032$ ) e sementes de maior massa de matéria seca ( $t = -6,84$ ; g.l. = 1,18;  $P < 0,0001$ ) que palmeiras da FES. Contudo, tais diferenças no tamanho e na produção de sementes não afetou a predação entre as formações florestais estudadas em ambos os anos.

Como consequência do padrão de predação de sementes, um (no caso do C) ou dois (na FR e na FES) indivíduos, dentre os 14 amostrados por formação florestal em 2008, contribuíram com cerca de 50% do número total de sementes não predadas (Figura 4). De forma semelhante, dois indivíduos da FR apresentaram apenas 3% de sementes predadas em 2009, embora todas as palmeiras da FES tivessem altos níveis de predação de sementes nesse ano. Dessa forma, alguns indivíduos das respectivas populações escaparam da predação de sementes por *R. rubiginosa*, apresentando níveis marcadamente baixos de predação em comparação com os demais indivíduos da população.



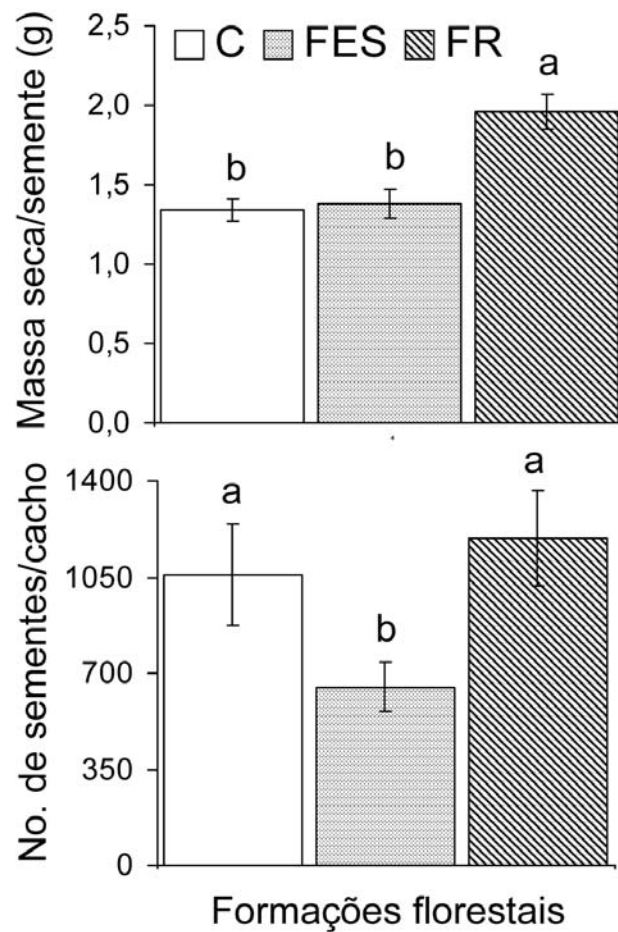


Figura 3 - Diferenças na massa seca/semente e no número de sementes/cacho entre populações de *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) provenientes das formações florestais Cerradão (C), Floresta Estacional Semidecidual (FES) e Floresta de Restinga (FR). Cada barra e linha vertical representam, respectivamente, a média  $\pm$  o erro padrão. Barras assinaladas com diferentes letras não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ )

Ao avaliar os possíveis fatores que poderiam afetar a predação das sementes de *S. romanzoffiana*, houve correlação significativa e positiva em 2008 apenas entre a porcentagem de predação e o número de sementes por cacho na FES (correlação de Pearson:  $r = 0,61$ ;  $P = 0,019$ ) e entre a porcentagem de predação e o número de cachos por palmeira na FR ( $r = 0,62$ ;  $P = 0,017$ ), indicando que a maior densidade de frutos por palmeira pode aumentar a predação. Nenhuma correlação significativa entre essas variáveis foi observada em 2009.

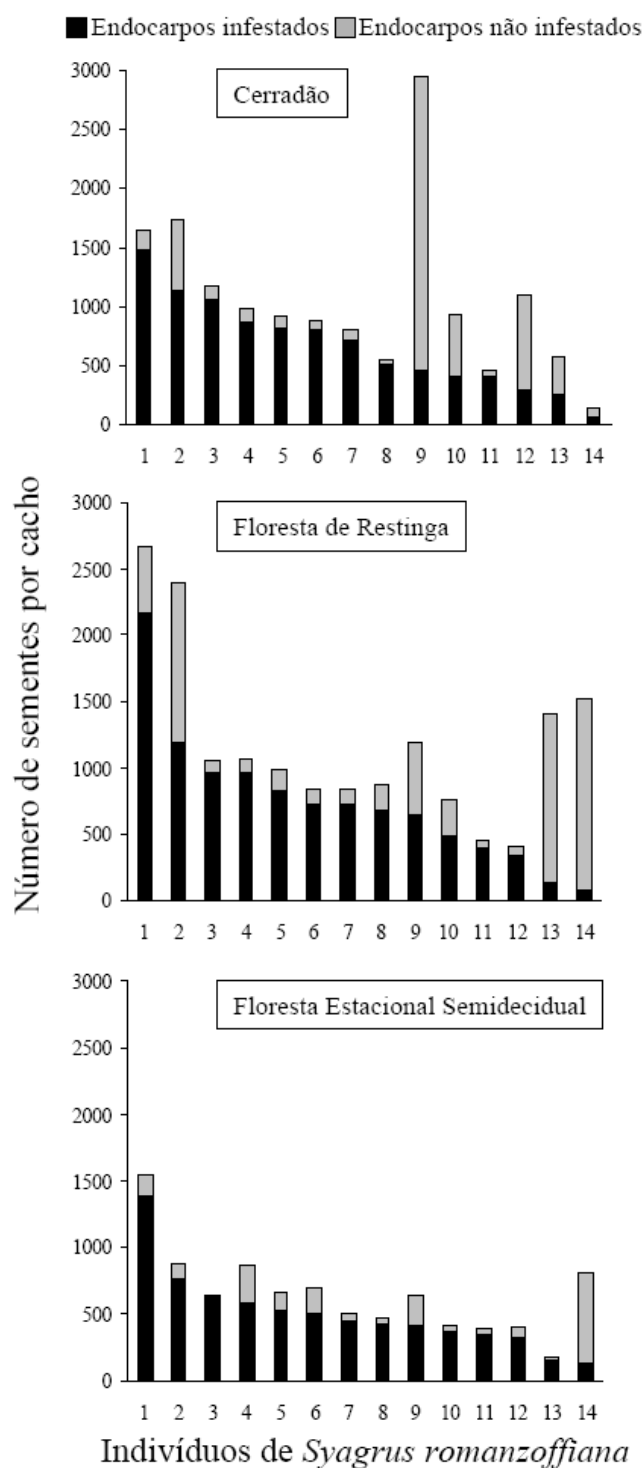


Figura 4 - Número de sementes predadas e não predadas por *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) presentes por cacho em cada um dos 14 indivíduos de *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) amostrados na Floresta de Restinga, na Floresta Estacional Semidecidual e no Cerradão em 2008

### Discriminação de roedores entre endocarpos infestados por *Revena rubiginosa* e endocarpos contendo endosperma

Roedores não discriminaram entre endocarpos infestados e endocarpos contendo endosperma (GLMM,  $\chi^2 < 0,0001$ ,  $P = 0,999$ ). De acordo com a comparação de modelos, houve efeito significativo da formação florestal na remoção de sementes ( $P < 0,05$ ), sendo maior na FR. A porcentagem de endocarpos removidos entre parcelas contendo endocarpos infestados e endocarpos contendo endosperma está apresentada na Figura 5.

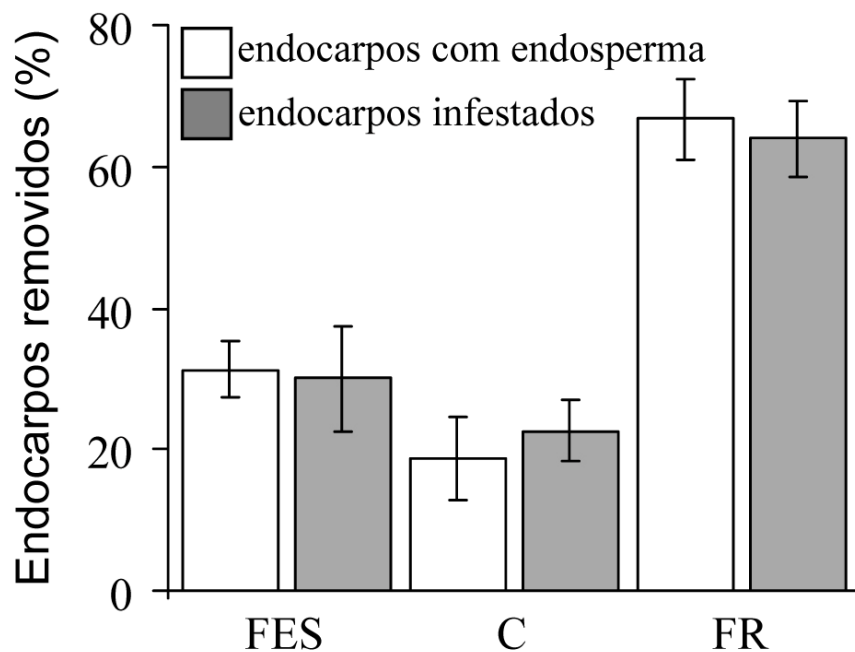


Figura 5 – Porcentagem de remoção de endocarpos da palmeira *Syagrus romanzoffiana* em parcelas contendo endocarpos com endosperma ou contendo endocarpos infestados na fase pré-dispersão com larvas de *Revena rubiginosa* Boheman (Coleoptera: Curculionidae) em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo (FES – Floresta Estacional Semidecidual, C – Cerradão, FR – Floresta de Restinga)

### 3.4 Discussão

O uso de raios X pode proporcionar uma avaliação mais precisa da porcentagem de predação por larvas em comparação com outros métodos, como a observação de orifícios de entrada ou de saída de larvas (FORGET; MUÑOZ; LEIGH, 1994; HARMS; DALLING, 2000; GÁLVEZ; ALVES-COSTA, 2004). O método de raios X também possibilita uma avaliação mais rápida, já que muitas sementes foram avaliadas ao mesmo tempo e não foi necessária a quebra de cada endocarpo para avaliar de seu interior (FREITAS; LEAL; FERREIRA, 1999). O uso de equipamentos digitais de raios X pode melhorar ainda mais a agilidade desse método, demonstrando que o mesmo pode ser utilizado com sucesso para a avaliação da predação de sementes por insetos em estudos ecológicos. Além disso, é um método não destrutivo, o qual possibilita o uso de sementes comprovadamente predadas ou não predadas em outros experimentos.

O presente trabalho corrobora que, conforme mostrado anteriormente (FREITAS; LEAL; FERREIRA, 1999; ALVES-COSTA, 2004), *R. rubiginosa* exerce uma forte pressão de seleção para a palmeira *S. romanzoffiana* e limita consideravelmente a disponibilidade de sementes viáveis passíveis de serem consumidas por predadores de sementes na fase pós-dispersão. A ausência de diferença significativa na porcentagem de predação na fase pré-dispersão entre as áreas de estudo indicou que a pressão de seleção exercida por *R. rubiginosa* não foi afetada pelas características bióticas e abióticas presentes nas diferentes formações florestais. Alves-Costa (2004) também não encontrou diferenças na porcentagem de predação de sementes por *R. rubiginosa* entre cinco fragmentos florestais de FES com diferentes níveis de degradação e defaunação. A presença de altos níveis de predação de sementes na FES e FR também em 2009 indicou que esse processo não foi afetado entre anos, ocorrendo intensamente em diferentes formações florestais e anos.

Algumas pesquisas têm apontado o papel evolutivo da predação de sementes em espécies de palmeiras. Bradford e Smith (1977) propuseram que a frequência de frutos de *Attalea butyracea* com uma, duas, ou três sementes varia geograficamente como resultado de respostas evolutivas das populações às diferenças históricas nos riscos de predação de sementes na fase pós-dispersão por esquilos e besouros

bruquídeos, conforme também relatado por Harms e Dalling (2000). No caso de *S. romanzoffiana*, a predação de sementes na fase pré-dispersão resultaria em um efeito “gargalo de garafa”, restringindo a variação genética das plântulas produzidas pelas poucas palmeiras que não tiveram a maioria de suas sementes predadas por lavas de *R. rubiginosa*. Assim, como toda pressão de seleção, a predação de sementes certamente participa do processo de seleção natural em populações vegetais, embora poucos estudos tenham investigado esse fenômeno (SMITH, 1975; GÓMEZ, 2004).

Contudo, não foi possível identificar claramente porque alguns poucos indivíduos de *S. romanzoffiana* foram menos predados pelas larvas de *R. rubiginosa*. Isso pode estar relacionado tanto ao comportamento dos adultos de *R. rubiginosa*, na escolha de cachos para a ovoposição, como à possíveis defesas químicas que alguns indivíduos possam possuir para evitar o desenvolvimento das larvas. As correlações positivas observadas em 2008 entre a porcentagem de predação e o número de sementes por cacho e o número de cachos por palmeira, respectivamente, na FES e FR, indicaram que a predação de sementes na fase pré-dispersão pode aumentar com a densidade de sementes na planta. Essa tendência pode estar relacionada à atração de fêmeas de *R. rubiginosa* pela quantidade maior de voláteis produzidos por um número maior de frutos em desenvolvimento por cacho ou por um número maior de cachos por palmeira.

Diferentemente do observado em trabalhos anteriores sobre a predação de sementes na fase pós-dispersão (ALCANTARA; REY, 2003; ALEXANDER et al., 2001; GÓMEZ, 2004; MARTINEZ; GARCÍA; OBESO, 2006; MOEGENBURG, 1996), o tamanho de sementes não afetou a predação de sementes na fase de pré-dispersão. De fato, não seria esperado nesse caso que o tamanho da semente, ou mesmo sua forma, pudesse ter qualquer relação com a predação por *R. rubiginosa*, já que a infestação ocorre quando os frutos ainda são imaturos, sem seu tamanho definitivo. A ausência de um efeito do tamanho de sementes na predação pré-dispersão já foi observada em outras pesquisas (CIPOLLINI; STILES, 1991), embora sementes maiores sejam preferidas por alguns predadores de sementes na fase pré-dispersão (GÓMEZ; ZAMORA, 1994). Dentre outros fatores que poderiam estar associados à regulação da predação de sementes por *R. rubiginosa*, a influência da distância e da densidade de adultos co-específicos pode ser relevante, e deveria por isso ser

futuramente estudada, já que a influência desses fatores já foi verificada para a predação de sementes de palmeiras na fase pós-dispersão (WRIGHT, 1983; SMYTHE, 1989; HOCH; ADLER, 1997; BREWER; REJMÁNEK, 1999; WYATT; SILMAN, 2004).

A maior remoção de endocarpos na FR pode estar relacionada à menor densidade dessa palmeira nessa formação florestal, de forma que a menor oferta de sementes dessa espécie pode ter aumentado a competição por recurso entre predadores de sementes. Contudo, mesmo nessa condição, não houve remoção diferencial entre endocarpos infestados por larvas de *R. rubiginosa* e endocarpos não infestados. O fato de que aproximadamente 40% das sementes predadas por *R. rubiginosa* não exibiu orifícios de saída de larvas poderia afetar a contribuição de roedores e besouros bruquídeos como predadores de sementes na fase pós-dispersão em outras pesquisas, já que a remoção ou manipulação por roedores de sementes previamente predadas na fase pré-dispersão poderia ser contabilizada como predação de sementes, ao invés de apenas consumo de larvas (SILVIUS, 2002). A ausência de discriminação entre endocarpos infestados e endocarpos contendo endosperma aumenta o sucesso reprodutivo de *S. romanzoffiana*, já que o consumo de endocarpos contendo larvas de *R. rubiginosa* saciaria os roedores mais rápido e, assim, contribuiria para reduzir o número de endocarpos íntegros que potencialmente seriam destruídos.

Conforme observado por Alves-Costa (2004), esquilos diferenciam as sementes de *S. romanzoffiana* que estão predadas por larvas, deixando uma marca de dente do tipo “fenda” quando o intuito é remover a larva de *R. rubiginosa*, ou do tipo triângulo, quando a semente não foi previamente predada e a intenção é a de remover o endosperma. Em função disso, a predação potencial de *S. romanzoffiana* por *Sciurus*, dado pelo somatório dos padrões fenda e triângulo de marcas de dentes, foi significativamente inferior à predação efetiva de sementes, considerando apenas o padrão triângulo de marca de dente.

A percepção e a preferência de roedores por endocarpos com larvas ou com endosperma tem sido motivo de recente debate (GÁLVEZ; JANSEN, 2007). Enquanto Forget, Muñoz e Leigh (1994) observaram que cutias (*Dasyprocta punctata*) e esquilos (*Sciurus granatensis*) preferem consumir sementes da palmeira *Attalea butyracea* em comparação com endocarpos contendo larvas de bruquídeos, Silvius (2002) relatou

que cutias (*D. leporina*) e esquilos (*S. igniventris*) preferem endocarpos infestados de *A. maripa*, sendo que essa preferência deve estar relacionada com o maior valor nutricional das larvas e à maior facilidade de extração dessas larvas de endocarpos (GÁLVEZ; JANSEN, 2007).

Além de afetar as interações tróficas na predação de sementes, a presença de larvas de *R. rubiginosa* no interior de frutos maduros pode também afetar relação de dispersão. Caso as sementes ingeridas por animais frugívoros estejam previamente predadas por larvas, a distribuição dos endocarpos em uma dada área resultaria na dispersão dos insetos, e não na dispersão de sementes (FRAGOSO; SILVIUS; CORREA, 2006; BRAVO, 2008), conforme também relatado para *S. romanzoffiana* (FREITAS; LEAL; FERREIRA, 1999; GUIX; RUIZ, 1995, 1997). Assim, a avaliação da predação de sementes na fase pré-dispersão também pode ser importante em estudos de dispersão de sementes.

### 3.5 Conclusões

O valor adaptativo das populações de *Syagrus romanzoffiana* pode ser consistentemente afetado pela predação de sementes na fase pré-dispersão por larvas de *Revena rubiginosa*, embora não haja diferenciação entre as populações dessa espécie de palmeira em relação à intensidade de predação. Assim, a atividade de predadores de sementes na fase pré-dispersão pode constituir um importante filtro biológico para espécies vegetais, e também trazer consequências complexas e importantes tanto para a dispersão de sementes como para a predação de sementes na fase pós-dispersão, justificando a inserção da predação de sementes na fase pré-dispersão em estudos ecológicos para que se tenha uma compreensão mais integrada e completa da importância da predação de sementes como interação biológica em populações vegetais.

## Referências

- ALCANTARA, J.M.; REY, P.J. Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v. 16, n. 6, p. 1168-1176, 2003.
- ALEXANDER, H.M.; CUMMINGS, C.L.; KAHN, L.; SNOW, A.A. Seed size variation and predation of seeds by wild and crop-wild sunflowers. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 88, n. 4, p.623-627, 2001.
- ALVES-COSTA, C.P. **Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal**. 2004. 107 p. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2004.
- ALVES-COSTA, C.P.; KNOGGE, C. Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 92, n. 6, p. 265-268, 2005.
- BERNACCI, L.C.; MARTINS, F.R.; SANTOS, F.A.M. Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 22, n. 1, p. 119-130, 2008.
- BRADFORD, D.F.; SMITH, C.C. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. **Ecology**, Tempe, v. 58, n. 3, p. 667-673, 1977.
- BRAVO, S.P. Seed dispersal and ingestion of insect-infested seeds by black howler monkeys in flooded forests of the Parana River, Argentina. **Biotropica**, Lawrence, v. 40, n. 4, p. 471-476, 2008.
- BREWER, S.W.; REJMÁNEK, M. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a neotropical forest. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 10, n. 2, p.165-174, 1999.
- CARVALHO, P.E.R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA-CNPQ/SPI, 1994. 640 p.
- CIPOLLINI, M.L.; STILES, E.W. Seed predation by the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. **Oikos**, Copenhagen, n. 2, v. 60, p. 205-214, 1991.
- CRAWLEY, M.J. Seed predators and plant population dynamics. In: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford: CABI Publ., 1993. p. 157-191.



DONATTI, C.I.; GUIMARÃES JR, P.R.; GALETTI, M. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. **Ecological Research**, Tokyo, v. 4, n. 6, p. 1187-1185, 2009.

FADINI, R.F.; FLEURY, M.; DONATTI, C.A.; GALETTI, M. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. **Acta Oecologica**, Mountrouge, v. 35, n. 2, p. 188-196, 2009.

FLEURY, M.; GALETTI, M. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. **Acta Oecologica**, Mountrouge, v. 26, n. 1, p. 179-184, 2004.

\_\_\_\_\_. Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation. **Biological Conservation**, Essex, n. 1, v. 131, p. 1-13, 2006.

FORGET, P.M.; MUÑOZ, E.; LEIGH, E.G. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. **Biotropica**, Lawrence, v. 26, n. 4, p. 420-426, 1994.

FRAGOSO, J.M.; SILVIUS, K.M.; CORREA, J.A. Long distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. **Ecology**, Tempe, v. 84, n. 8, p. 1998-2006, 2003.

FREITAS, A.V.L.; LEAL, I.R.; FERREIRA, S.O. Do tapirs steal food from palm seed predators or give them a lift? **Biotropica**, Lawrence, v. 31, n. 2, p. 375-379, 1999.

GALETTI, M.; PASCHOAL, M.; PEDRONI, F. Predation on palm nuts (*Syagrus romanzonffiana*) by squirrels (*Sciurus ingrami*) in southeast Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 8, n. 1, p. 121-123, 1992.

GALETTI, M.; KEUROGHLIAN, A.; HANADA, L.; MORATO, M.I. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 33, n. 4, p. 723-726, 2001.

GALETTI, M.; GIACOMINI, H.C.; BUENO, R.S.; BERNANRDO, C.S.S.; MARQUES, R.M.; BOVENDORP, R.S.; STEFER, C.; RUBIM, P.; GOBBO, S.K.; DONATTI, C.I.; BEGOTTI, R.A.; MEIRELLES, F.; NOBRE, R.A.; CHIARELLO, A.G.; PERES, C.A. Priority areas for conservation of Atlantic forest large mammals. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1229-1241, 2009.

GÁLVEZ, D.; JANSEN, P.A. Bruchid beetle infestation and the value of *Attalea butyracea* endocarps for neotropical rodents. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 23, n. 3, p. 381-384, 2007.

GIOMBINI, M.I.; BRAVO, S.P.; MARTÍNEZ, M.F. Seed dispersal of the palm *Syagrus romanzoffiana* by tapirs in the semi-deciduous Atlantic Forest of Argentina. **Biotropica**, Lawrence, v. 41, n. 4, p. 408-413, 2009.

GÓMEZ, J.M. Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. **Evolution**, Lancaster, v. 58, n. 1, p. 71-80, 2004.

GÓMEZ, J.M.; ZAMORA, R. Top-down effects in tritrophic system: parasitoids enhance plant fitness. **Ecology**, Durham, v. 75, n. 4, p. 1023-1030, 1994.

GUIX, J.C.; RUIZ, X. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 73, n. 4, p. 745-748, 1995.

\_\_\_\_\_. Weevil larvae dispersal by guans in Southeastern Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 29, n. 4, p. 522-525, 1997.

HARMS, K.E.; DALLING, J.W. A bruchid beetle and a viable seedling from a single diaspore of *Attalea butyracea*. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 16, n. 2, p. 319-325, 2000.

HOCH, G.A.; ADLER, G.H. Removal of black palm (*Astrocaryum standleyanum*) seeds by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 13, n. 1, p. 51-58, 1997.

HUBBELL, S.P. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. **Oikos**, Copenhagen, v. 35, n. 2, p. 214-229, 1980.

HULME, P.E. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, Jena, v. 1, n. 1, p. 32-46. 1998.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de biomas e de vegetação**. Disponível em:  
<[http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia\\_visualiza.php?id\\_noticia=169&id=](http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id=)>. Acesso em: 12 nov. 2009.

JANZEN, D.H. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 2, n. 2, p. 265-292, 1971.

LAURANCE, W.F. Conserving the hottest of the hotspots. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p.1137, 2009.

MARTINEZ, I.; GARCÍA, D.; OBESO, J.R. Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size. **Evolutionary Ecology**, London, v. 21, n. 4, p. 517-533, 2006.

MOEGENBURG, S.M. *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. **Oecologia**, Berlin, v. 106, n. 4, p. 539-543, 1996.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

ORROCK, J.L.; LEVEY, D.J.; DANIELSON, B.J.; DAMSCHEN, E.I. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 94, n. 4, p. 838-845, 2006.

PARCELAS PERMANENTES-BIOTA-FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte III: a vegetação**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

\_\_\_\_\_. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte II: fatores abióticos**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

PASCHOAL, M.; GALETTI, M. Seasonal food use by the Neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in the southeastern Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 27, n. 2, p. 268-273, 1995.

PINHEIRO, J.C.; BATES, D.M. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Berlin: Springer Verlag, 2000. 528 p.

PIZO, M.A.; SIMÃO, I. Seed deposition patterns and the survival of seeds and seedlings of the palm *Euterpe edulis*. **Acta Oecologica**, Paris, v. 22, n. 4, p. 229-233, 2001.

PIZO, M.A.; VIEIRA, E.M. Palm harvesting affects seed predation of *Euterpe edulis*, a threatened palm of the Brazilian Atlantic Forest. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 64, n. 3, p. 669-676, 2004.

PIZO, M.A.; VON ALLMEN, C.; MORELLATO, L.P.C. Seed size variation in the palm *Euterpe edulis* and the effects of seed predators on germination and seedling survival. **Acta Oecologica**, Paris, v. 29, n. 3, p. 311-315, 2006.

RIOS, R.S.; PACHECO, L.F. The effect of dung and dispersal on postdispersal seed predation of *Attalea phalerata* (Arecaceae) by bruchid beetles. **Biotropica**, Lawrence, v. 38, n. 6, p. 778-781, 2006.

SALM, R. Invertebrate and vertebrate seed predation in the Amazonian palm *Attalea maripa*. **Biotropica**, Lawrence, v. 38, n. 4, p. 558-560, 2006.

SILMAN, M.R.; TERBORGH, J.W.; KILTIE, R.A. Population regulation of a dominant rainforest tree by a major seed predator. **Ecology**, Tempe, v. 84, n. 2, p. 431-438, 2003.

SILVA, M.G.; TABARELLI, M. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. **Acta Oecologica**, Paris, v. 22, n. 5, p. 259-268, 2001.

SILVIUS, K.M. Spatio-temporal patterns of palm endocarp use by three Amazonian forest mammals: granivory or 'grubivory'? **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 18, n. 5, p. 707–723, 2002.

SMITH, C.C. The coevolution of plants and seed predators. In: GILBERT, L.E.; RAVEN, P.H. (Ed.). **Coevolution of animals and plants**. Austin: University of Texas Press, 1975. p. 53-77.

SMYTHE, N. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence on its seed dispersers. **Biotropica**, Lawrence, v. 21, n.1, p. 50-56, 1989.

TOMLINSON, P.B. **The structural biology of palms**. Oxford: Clarendon Press, 1990. 460 p.

VON ALLMEN, C.; MORELLATO, L.P.C.; PIZO, M.A. Seed predation under high seed density condition: the palm *Euterpe edulis* in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 20, n. 4, p. 471-474, 2004.

WILSON, D.E.; JANZEN, D.H. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. **Ecology**, Tempe, v. 53, n. 5, p. 954-959, 1972.

WRIGHT, S.J. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. **Ecology**, Tempe, v. 64, n. 5, p. 1016-1021, 1983.

WYATT, J.; SILMAN, M.R. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. **Oecologia**, Berlin, v. 140, n. 1, p. 26-35, 2004.

#### 4 MATURAÇÃO E GERMINAÇÃO DE SEMENTES EM POPULAÇÕES DAS PALMEIRAS *EUTERPE EDULIS* E *SYAGRUS ROMANZOFFIANA* PRESENTES EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO

##### Resumo

A fase de estabelecimento de plântulas é muitas vezes a principal barreira para que uma espécie vegetal ocorra em diferentes ambientes e, para essa fase, o processo germinativo apresenta destacada importância justamente por ser a primeira etapa do estabelecimento. Dessa forma, o presente estudo avaliou como a maturação e a germinação de sementes podem ser afetadas em populações das palmeiras *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* presentes em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo. Foram coletadas sementes de *E. edulis* em 2008 e em 2009 na Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta Ombrófila Densa e na Floresta de Restinga, e de *S. romanzoffiana* em 2008 na Floresta Estacional Semidecidual, na Floresta de Restinga e no Cerradão. A maturação de sementes foi avaliada, do florescimento até o estágio de fruto maduro, a partir de coletas mensais de frutos jovens e monitoramento da massa de matéria seca e do teor de água das sementes. A porcentagem e a velocidade de germinação das sementes foram avaliadas em sementes maduras pela semeadura entre areia, a 25°C no escuro. A viabilidade das sementes que não germinaram foi avaliada pelo teste de tetrazólio. *E. edulis* e *S. romanzoffiana* apresentaram, respectivamente, o padrão de maturação de sementes recalcitrantes e ortodoxas, com diferenças no período de maturação e na taxa de acúmulo de matéria seca nas sementes entre as formações florestais. As sementes de *E. edulis* da Floresta Ombrófila Densa tiveram maior potencial fisiológico em ambos os anos, e as sementes de *S. romanzoffiana* da Floresta de Restinga apresentaram menores porcentagem e velocidade de germinação. Dessa forma, as populações de *E. edulis* e de *S. romanzoffiana* produzem sementes com diferentes potenciais germinativos, refletindo as restrições de ambiente materno impostas à reprodução em cada formação florestal e possivelmente a ação diferenciada da seleção natural no favorecimento de sementes de maior vigor em ambientes mais competitivos para o estabelecimento de plântulas, como a Floresta Ombrófila Densa.

Palavras-chave: Estabelecimento; Ecofisiologia de sementes; Maturação de sementes; Adaptações locais; Plasticidade

##### Abstract

Seedling establishment is mostly the main challenge for the occurrence of a given plant species in different habitats and, for this phase, germination process has remarkable importance as it represents the first step for establishment. Hence, this work evaluated how seed development and germination may vary among the populations of the palms *Euterpe edulis* and *Syagrus romanzoffiana* growing in different forest types from São Paulo State. *E. edulis* seeds were harvested in 2008 and 2009 in the forest

types Seasonally Dry Forest, Atlantic Dry Forest and Restinga Forest, and *S. romanzoffiana* seeds were harvested in 2008 at Seasonally Dry Forest, Restinga Forest and Cerradão. Seed development was evaluated, from flowering to ripe fruits stage, by monthly harvesting of immature fruits and monitoring of seed dry mass and seed moisture content. Germination percentage and rate were evaluated in mature seeds by sowing them between sand, at 25°C in darkness. The viability of non-germinated seeds was evaluated by the tetrazolium chloride test. *E. edulis* and *S. romanzoffiana* showed, respectively, the seed development pattern of recalcitrant and orthodox seeds, with differences in the period of maturation and in the rate of seed dry matter accumulation among forest types. *E. edulis* seeds from the Atlantic Rainforest showed higher physiological potential in both years, and *S. romanzoffiana* seeds from Restinga Forest had the lowest values of germination percentage and rate. Hence, *E. edulis* and *S. romanzoffiana* populations produce seeds with different germination potentials, reflecting the maternal environment restrictions for reproduction in each forest type and probably the differentiated action of natural selection in enhancing seed vigor in more competitive environments for seedling establishment, like the Atlantic Rainforest.

Keywords: Seedling establishment; Seed ecophysiology; Seed maturation; Local adaptation; Plasticity

#### 4.1 Introdução

A fase de estabelecimento, que compreende os processos de emergência, mortalidade e crescimento inicial da plântula (PARCIAK, 2002), é muitas vezes a principal barreira para que uma espécie vegetal ocorra em diferentes ambientes (FENNER; THOMPSON, 2005). Para essa fase, o processo germinativo apresenta destacada importância justamente por ser a primeira etapa do estabelecimento, sendo por isso considerado uma fase crítica do ciclo de vida vegetal (KOBÉ, 1996; FENNER; THOMPSON, 2005). Dessa forma, a produção de sementes com satisfatório nível de desempenho mediante ampla variação de condições bióticas e abióticas é etapa fundamental e decisiva para que uma dada espécie vegetal possa superar os filtros fisiológicos que determinam sua ocorrência em diferentes formações florestais (LAMBERS; CHAPIN III; PONS, 2008).

Embora as sementes normalmente tenham a capacidade de germinar sob ampla variação de condições ambientais, adaptações locais no processo germinativo podem surgir após sucessivas gerações de uma espécie em um novo habitat como resposta à

seleção natural específica àquele habitat, originando ecótipos (VIA et al., 1995; LINHART; GRANT, 1996; HUFFORD; MAZER, 2003; McKAY et al., 2005). Como diversos caracteres de sementes são definidos com base na herança genética (PLATENKAMP; SHAW, 1993; LUO et al., 2005; OHTO et al., 2005; SUNDARESAN, 2005), mutações que produzam alterações nas sementes e que aumentem o valor adaptativo durante o estabelecimento certamente podem ser fixadas e constituir fonte de variação genotípica entre populações de uma mesma espécie (KALISZ, 1986; SCHIMITT; NILES; WULF, 1992; SCHIMID; DOLT, 1994; BISCHOFF et al., 2006).

Além da contribuição do genótipo, há ainda a relação adaptativa entre as características das sementes e o ambiente materno durante a maturação (FENNER, 1991). É principalmente durante a maturação que os estímulos ambientais que afetam a planta mãe são convertidos em modificações físicas, bioquímicas, fisiológicas e morfológicas nas sementes, afetando sua adaptabilidade às condições presentes na fase pós-dispersão (GUTTERMAN, 2000). Ao longo da maturação das sementes, as diferenças de intensidade de luz (McDONALD; COPELAND, 1996), de fotoperíodo (MUNIR et al., 2001), de disponibilidade hídrica (KEBREAB; MURDOCH, 2000), de temperatura (DONOHUE et al., 2008) e de fertilidade do solo (CHEPLICK; SUNG, 1998) podem alterar o tamanho, a germinação, a dormência e o vigor das sementes (SAWHNEY et al., 1985; SPEARS; TEKRONY; EGLI, 1997). Embora diversos estudos tenham investigado a contribuição específica de cada fator ambiental na definição dessas características de sementes, pouco se sabe sobre como a maturação e a germinação de sementes são afetadas em diferentes tipos de vegetação.

Dessa forma, o presente estudo avaliou como a maturação e a germinação de sementes podem divergir entre populações das palmeiras *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* em parcelas permanentes inseridas em diferentes florestas tropicais do Estado de São Paulo.

## 4.2 Material e métodos

### Espécies e locais de estudo

*Euterpe edulis* é uma palmeira de estipe única (5-15 m) e endêmica da Mata Atlântica, que ocorre em diferentes formações florestais desse bioma, predominantemente em regiões com maior disponibilidade hídrica no solo (HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999). Está ameaçada de extinção em função da extração e comércio ilegais de seu palmito (GALETTI; FERNANDEZ, 1998; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999), e iniciativas de manejo florestal para a extração do palmito têm sido propostas como alternativa (REIS et al., 2000). Essa é a espécie mais abundante na Floresta de Restinga e na Floresta Ombrófila Densa, correspondendo a 19,8% e 21,5% dos indivíduos com pap (perímetro à altura do peito) > 15 cm presentes em parcelas permanentes de 10 ha do Estado de São Paulo (PARCELAS PERMANENTES, 2006a). *E. edulis* tem sido considerada uma espécie chave na Mata Atlântica por produzir frutos em período de escassez de alimento que podem ser consumidos por mais de 30 espécies de aves e 15 de mamíferos (GALETTI; ZIPPARRO; MORELLATO, 1999; CASTRO; GALETTI; MORELLATO, 2007; FADINI et al., 2009, GALETTI; ALEIXO, 1998).

*Syagrus romanzoffiana* é uma palmeira emergente de estipe única (20-25 m) amplamente distribuída na América do Sul (Brasil central e sul, Paraguai, Bolívia e Argentina), estando presente nos biomas brasileiros Mata Atlântica, Cerrado e Pampas (CARVALHO, 1994), tanto em solos permanentemente encharcados como em solos com expressiva limitação sazonal na disponibilidade de água (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008, GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009). É a palmeira mais abundante na Floresta Estacional Semidecidual (Bioma Mata Atlântica) e no Cerradão (Bioma Cerrado), correspondendo a 3,9% e 2,7% dos indivíduos com pap > 15 cm presentes em parcelas permanentes de 10 ha (Parcelas Permanentes, 2006). Essa espécie possui marcante importância como recurso alimentar para frugívoros e para predadores de sementes (GUIX; RUIZ, 1995, 1997; GALETTI et al., 2001; FLEURY; GALETTI,



2006), sendo considerada uma espécie chave em florestas com sazonalidade na disponibilidade de água no solo (GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009).

Tais espécies possuem sementes com características antagônicas (Figura 1), já que *E. edulis* possui sementes recalcitrantes (MARTINS; NAKAGAWA; BOVI, 1999) e com germinação adjacente (QUEIROZ, 2000), e *S. romanzoffiana* possui sementes ortodoxas e com germinação remota (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008).

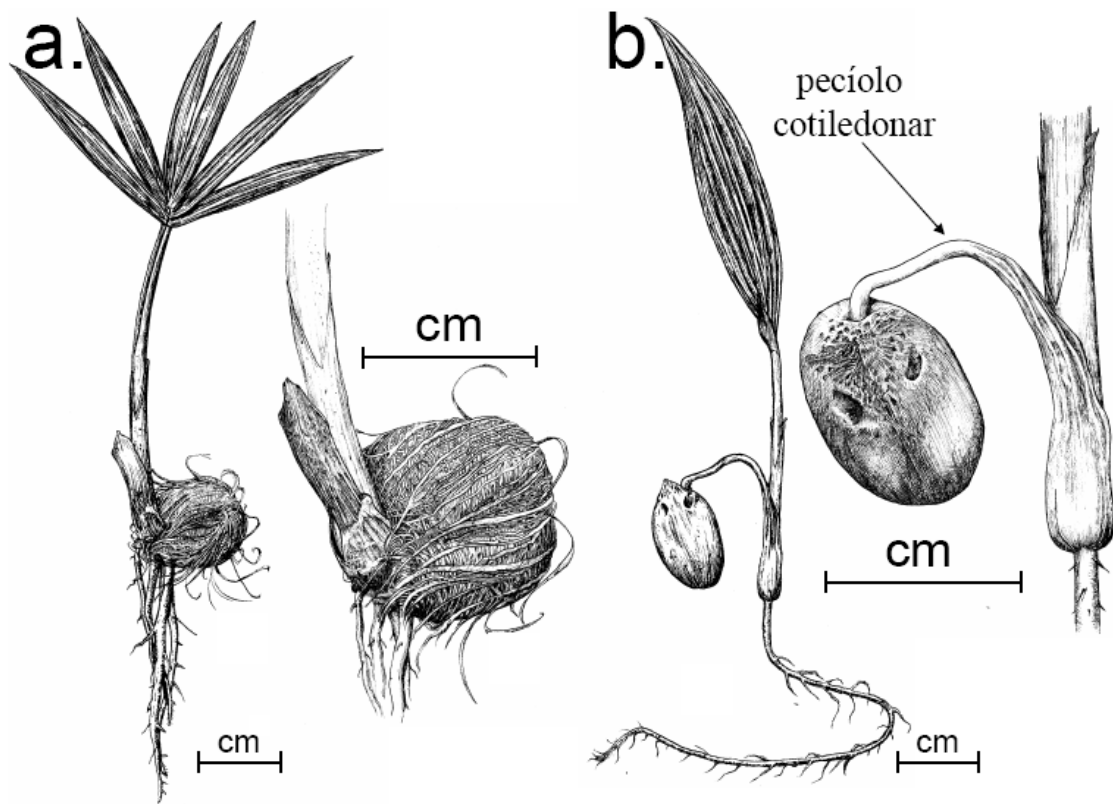


Figura 1 - Germinação adjacente de *Euterpe edulis* (a), na qual não há separação física entre a plântula e a semente, e germinação remota de *Syagrus romanzoffiana* (b), na qual a plântula se desenvolve a certa distância da semente, permanecendo ligada a esta pelo pecíolo cotiledonar

Visando representar as formações florestais naturalmente ocupadas por ambas as espécies, foram estudadas populações de *E. edulis* na Floresta de Restinga (FR), na Floresta Ombrófila Densa (FOD) e na Floresta Estacional Semidecidual (FES), e populações de *S. romanzoffiana* na FR, na FES e no Cerradão (C) no entorno de

parcelas permanentes de 10 ha inseridas em Unidades de Conservação do Estado de São Paulo (Figuras 2 e 3; Tabela 1). FR, FOD e FES são formações florestais pertencentes ao bioma Mata Atlântica, enquanto que C faz parte do bioma Cerrado. Cerrado e Mata Atlântica representam, respectivamente, o segundo ( $\sim 2$  milhões de  $\text{km}^2$ ) e o terceiro ( $\sim 1$  milhão de  $\text{km}^2$ ) maior bioma brasileiro (IBGE, 2006). Tais biomas fazem parte dos 25 “hotspots” mundiais para conservação da biodiversidade em virtude da alta diversidade biológica que abrigam e do grau de ameaça a que estão submetidos (MYERS et al., 2000).

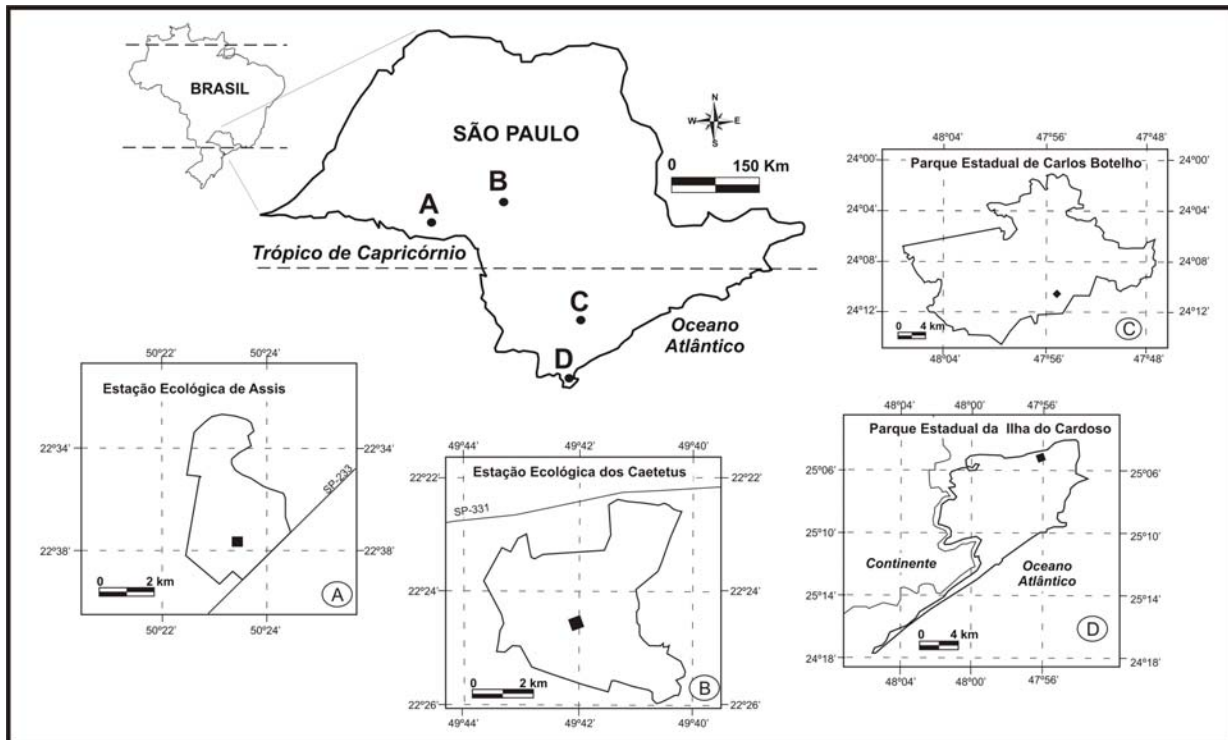


Figura 2 - Locais onde foram coletadas sementes de *Euterpe edulis* e de *Syagrus romanzoffiana*: A - Estação Ecológica de Assis (Cerradão), B - Estação Ecológica dos Caetetus (Floresta Estacional Semidecidual), C - Parque Estadual de Carlos Botelho (Floresta Ombrófila Densa) e D - Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Floresta de Restinga). Os quadrados negros dentro de cada área representam as Parcelas Permanentes de 10 ha, cujo entorno foi utilizado para a coleta de sementes

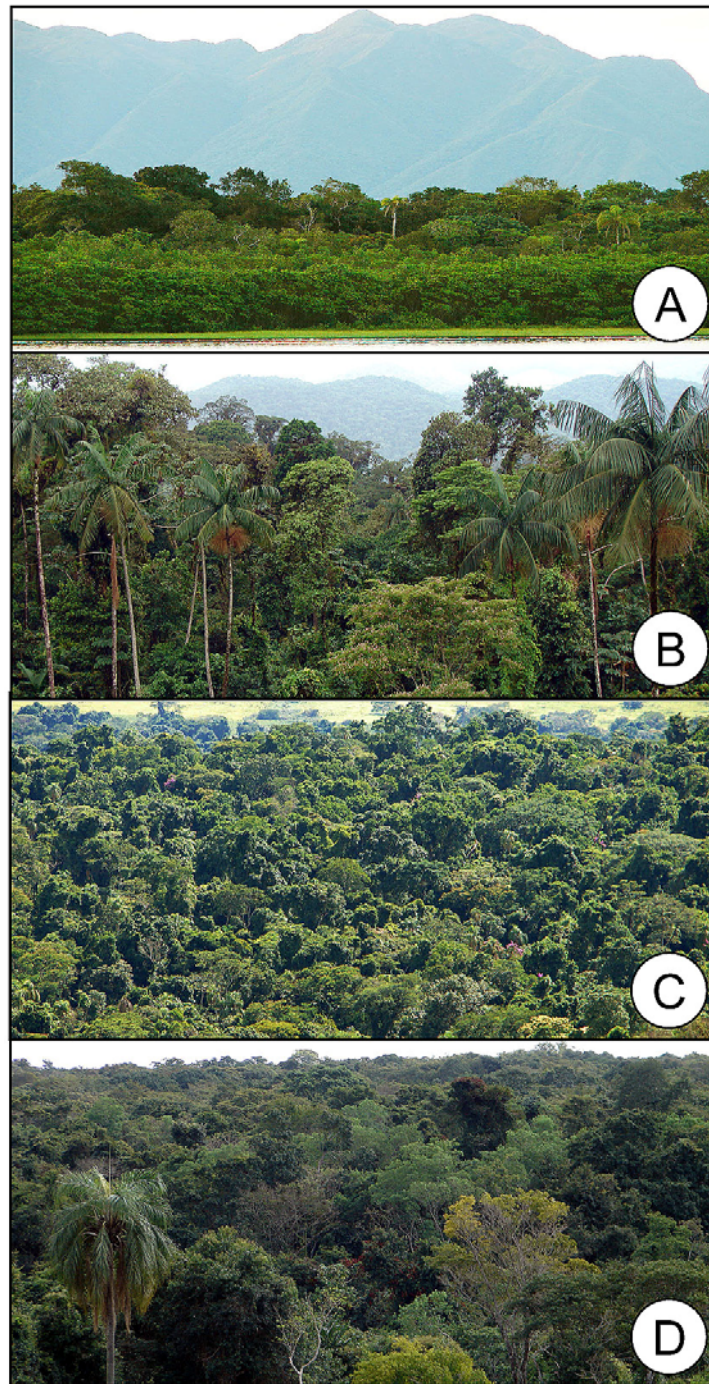


Figura 3 - Locais onde foram coletadas sementes de *Euterpe edulis* e de *Syagrus romanzoffiana* para a realização dos experimentos: A - Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Floresta de Restinga), B - Parque Estadual de Carlos Botelho (Floresta Ombrófila Densa), C - Estação Ecológica dos Caetetus (Floresta Estacional Semidecidual), e D - Estação Ecológica de Assis (Cerradão)

Tabela 1 - Características bióticas e abióticas das formações florestais do Estado de São Paulo onde se coletaram sementes para a avaliação da maturação e germinação de sementes produzidas por populações de *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* (dados obtidos em 256 subparcelas de 20 x 20 m inseridas em Parcelas Permanentes de 10,24 ha – PARCELAS PERMANENTES, 2006a, b)

| Características bióticas e abióticas                                                | Formações Florestais                                                                                                                                                                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
|-------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                                     | Floresta de Restinga                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Floresta Estacional Semidecidual                                                                                                                                                                                                                                                                    | Floresta Ombrófila Densa                                                                                                                                                                                                                                                    | Cerradão                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Clima (classificação de Köppen)                                                     | Tropical Super Úmido (Af), com forte influência da oceanidade, temperatura média = 22,4°C e precipitação = 2261 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                                    | Sub-tropical úmido (Cwa), com moderada estação seca no inverno (deficiência hídrica = 10 mm), temperatura média = 21,4°C e precipitação = 1303 mm.                                                                                                                                                  | Tropical Super Úmido (Af), temperatura média = 21,8°C e precipitação = 1582 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                                           | Tropical de Savana (Aw), com marcante estação seca no inverno (déficit hídrico = 20 mm), temperatura média = 22,4°C e precipitação = 1255 mm.                                                                                                                                                                |
| Relevo                                                                              | Plano (altitude = 7 m)                                                                                                                                                                                                                                                                                   | Plano a suave ondulado (altitude = 522 m)                                                                                                                                                                                                                                                           | Montanhoso (altitude = 400 m)                                                                                                                                                                                                                                               | Plano (altitude média = 505 m)                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Solo predominante                                                                   | Espodossolo Ferrocárbico: hidromórfico, arenoso (90% areia, 4% silte, 6% argila), baixa disponibilidade de nutrientes (P = 3,3 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,9 mmol/kg, Mg = 3,0 mmol/kg), ácido ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ = 3,0) e alta concentração de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ = 9,4 mmol/kg) | Argissolo: bem drenado, textura média argilosa (78% areia, 10% silte, 12% argila), alta concentração de nutrientes (P = 4,9 mg/kg, K = 3,1 mmol/kg, Ca = 38,7 mmol/kg, Mg = 8,5 mmol/kg), acidez reduzida ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ = 5,1) e praticamente nula concentração de $\text{Al}^{3+}$ | Cambissolo: argiloso (45% areia, 17% silte, 38% argila), baixa concentração de nutrientes (P = 3,5 mg/kg, K = 1,9 mmol/kg, Ca = 3,8 mmol/kg, Mg = 3,2 mmol/kg), ácido ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ = 3,8) e alta concentração de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ = 20 mmol/kg) | Latossolo amarelo: bem drenado, arenoso (84% areia, 2% silte, 14% argila), baixa concentração de nutrientes (P = 3,5 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,7 mmol/kg, Mg = 1,2 mmol/kg), ácido ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ = 3,6) e alta concentração de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ = 15 mmol.kg <sup>-1</sup> ) |
| Riqueza florística da Parcela Permanente (perímetro à altura do peito - pap >15 cm) | 114 espécies e 43 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                               | 148 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                          | 205 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                  | 118 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Similaridade florística com as demais Parcelas Permanentes                          | 5,48% com a FES<br>13,87% com a FOD<br>7,25% com o C                                                                                                                                                                                                                                                     | 5,48% com a FR<br>11,50% com a FOD<br>6,67% com o C                                                                                                                                                                                                                                                 | 13,87% com a FR<br>11,50% com a FES<br>4,81% com o C                                                                                                                                                                                                                        | 7,27% com a FR<br>6,67% com a FES<br>4,81% com a FOD                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Abundância de <i>Euterpe edulis</i> (pap > 15 cm)                                   | 19,8% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 300 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                                             | 0,1% do total de indivíduos (65ª espécie mais abundante - 1,3 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                                        | 21,5% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 240 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Euterpe edulis</i>             | 7,4 ± 2 cm, N = 3.076                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 9.92 ± 3 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                                | 10,3 ± 4 cm, N = 2.307                                                                                                                                                                                                                                                      | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Habitat predominante de <i>Euterpe edulis</i>                                       | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                            | ocorre predominantemente em Florestas Ribeirinhas e Florestas Paludícolas                                                                                                                                                                                                                           | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                               | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Abundância de <i>Syagrus romanzoffiana</i> (pap>15 cm)                              | 0,12% do total de indivíduos (68ª espécie mais abundante - 1,7 indivíduo/ha)                                                                                                                                                                                                                             | 3,9% do total de indivíduos (8ª espécie mais abundante - 31,0 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                                        | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                  | 2,7% do total de indivíduos (16ª espécie mais abundante - 26,1 indivíduo/ha)                                                                                                                                                                                                                                 |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Syagrus romanzoffiana</i>      | 18,9 ± 5 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 20,5 ± 4 cm, N = 309                                                                                                                                                                                                                                                                                | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                  | 11,5 ± 3 cm, N = 283                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Habitat predominante de <i>Syagrus romanzoffiana</i>                                | Ocorre predominantemente ao longo de cursos d'água, em solos melhor drenados                                                                                                                                                                                                                             | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                       | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                  | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                                |

## **Maturação de sementes**

A produção de frutos maduros foi monitorada mensalmente de outubro de 2007 a outubro de 2008 por meio de avaliações qualitativas baseadas em observações de campo sobre a presença de frutos maduros nos cachos. As matrizes foram marcadas (georreferenciadas e identificadas com placas metálicas numeradas) a uma distância de, no mínimo, cem metros uma das outras, sendo cada inflorescência individualmente identificada para o posterior acompanhamento da maturação das sementes. Foram marcadas quinze palmeiras de cada espécie nas áreas de estudo. Contudo, somente foram usados nas análises os dados obtidos para sete palmeiras de cada formação florestal, em função de parte das matrizes das duas espécies terem abortado os frutos durante a maturação e de parte das matrizes de *E. edulis* ter sido cortada ilegalmente para a extração de palmito na FOD e na FR durante o experimento.

A partir do segundo mês após o florescimento, mensalmente foram coletados frutos imaturos dessas matrizes nas diferentes áreas de estudo até que fosse observada a presença de frutos maduros nos cachos. Os frutos imaturos foram despolidos manualmente antes de todas as avaliações, com o auxílio de um bisturi. Nas análises foi utilizado o conjunto semente + endocarpo. Ao longo da maturação, o teor de água e a massa de matéria seca das sementes (base úmida) foram avaliados pelo método da estufa ( $105 \pm 3^\circ\text{C}$ , por 24h), com 10 sementes por repetição, sendo cada repetição constituída por sementes de uma única matriz. As mesmas matrizes foram utilizadas ao longo do experimento.

## **Germinação de sementes**

A germinação de sementes foi avaliada ao longo da maturação dos frutos e em sementes obtidas a partir de frutos maduros de outros indivíduos presentes nas áreas de estudo, mas que não tinham sido utilizados como matrizes. A coleta de sementes foi realizada em 10 palmeiras de *E. edulis* e 10 palmeiras de *S. romanzoffiana* em cada local de estudo em 2008, e em 20 palmeiras de *E. edulis* na FR e na FOD em 2009. A

coleta foi realizada no interior das florestas respeitando-se uma distância mínima de 50 metros entre as matrizes. Foi estendida uma lona plástica na área de projeção de queda dos cachos para possibilitar a obtenção de todas as sementes nele presentes e evitar a mistura com as sementes já presentes sobre o chão. O perímetro à altura do peito das matrizes foi obtido antes da coleta de sementes.

O despulpamento dos frutos maduros de *E. edulis* foi realizado em laboratório, através do friccionamento dos mesmos em peneira na presença de água. Já o despulpamento dos frutos de *S. romanzoffiana* foi feito em uma máquina despulpadora. O processamento dos frutos foi feito de forma separada para cada matriz, evitando assim a mistura das sementes provenientes de diferentes populações e de diferentes matrizes em uma mesma população. A massa de matéria seca de sementes foi avaliada conforme descrito anteriormente. As sementes de *S. romanzoffiana* foram submetidas à análise de raios X antes do teste de germinação para a retirada de sementes predadas na fase pré-dispersão por larvas de *Revena rubiginosa* Boheman (Coleoptera: Curculionidae) (ALVES-COSTA; KNOGGE, 2005). Cerca de 70% das sementes já estavam predadas, e apenas as sementes com endosperma íntegro foram utilizadas nas avaliações.

A germinação foi avaliada por meio da semeadura em areia (150g sob e 150g sobre as sementes), umedecida com água até atingir 60% de sua capacidade de retenção, e utilizando-se caixas de plástico transparente (11cm x 11cm x 3 cm), com 25 sementes por matriz. As caixas foram mantidas em germinador a 25°C no escuro por 90 e 120 dias, respectivamente, para *E. edulis* e *S. romanzoffiana*. A germinação foi avaliada a cada sete dias, observando a emergência do eófilo, para o cálculo do índice de velocidade de germinação (MAGUIRE, 1962).

Finalizando o período de avaliação da germinação, a viabilidade das sementes não germinadas foi avaliada pelo teste de tetrazólio. As sementes de *E. edulis* foram cortadas longitudinalmente ao meio, com o auxílio de um bisturi, e o endocarpo lenhoso de *S. romanzoffiana* foi aberto com martelo e a semente contida em seu interior também foi cortada longitudinalmente ao meio. As sementes que não tinham as partes internas apodrecidas foram avaliadas quanto à viabilidade pela imersão em solução 0,075% de 2,3,5, trifetilcloreto de tetrazólio por 24 horas, a 30°C. Nessa avaliação, os

embriões foram classificados como sendo viáveis ou não viáveis de acordo com os padrões estabelecidos por Moore (1972).

## **Análise dos dados**

Na avaliação da maturação das sementes, a média dos dados obtidos para cada palmeira matriz foi considerada como sendo uma repetição em todas as análises, adotando-se o delineamento inteiramente casualizado na instalação dos experimentos em laboratório. A maturação das sementes foi avaliada por meio de regressões logísticas, com nível de significância de 0,01.

Uma ANOVA foi aplicada aos dados para avaliar o efeito da formação florestal no teor de água das sementes e na porcentagem e velocidade de germinação das sementes de *E. edulis* e *S. romanzoffiana*. A comparação múltipla entre médias foi realizada pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). Correlações de Pearson foram utilizadas para avaliar a correlação da porcentagem de germinação com a velocidade de germinação, o teor de água de sementes, a massa de matéria seca de sementes, o número de sementes por cacho e o perímetro do estipe das palmeiras.

## **4.3 Resultados**

### **Maturação de sementes**

Não houve germinação de sementes antes dos frutos estarem maduros. Assim, a avaliação da maturação restringiu-se ao monitoramento do teor de água e da massa de matéria seca de sementes. A avaliação do teor de água durante a maturação das sementes de *E. edulis* na FES (regressão polinomial:  $R^2 = 0,87$ ;  $P < 0,01$ ), na FOD ( $R^2 = 0,90$ ;  $P < 0,01$ ) e na FR ( $R^2 = 0,94$ ;  $P < 0,01$ ) evidenciou o padrão típico de maturação característico de sementes recalcitrantes, no qual as sementes não apresentam uma fase de intensa desidratação e permanecem com elevado teor de

água ao final do processo, próximo a 45% (Figura 4). A variação observada na dinâmica de perda de água pelas sementes entre as procedências foi devida a diferenças no período necessário para que a maturação das sementes se completasse, sendo esse período menor para as sementes produzidas na FR. De forma semelhante, o processo de transferência de matéria seca às sementes também foi influenciado pelo tempo de maturação das sementes, que foi inferior na FR (regressão polinomial:  $R^2 = 0,92$ ;  $P < 0,01$ ) em comparação com a FOD ( $R^2 = 0,73$ ;  $P < 0,01$ ) e FES ( $R^2 = 0,83$ ;  $P < 0,01$ ) (Figura 4).

Com relação à variação do teor de água das sementes de *S. romanzoffiana* na FES (regressão polinomial:  $R^2 = 0,91$ ;  $P < 0,01$ ), na FR ( $R^2 = 0,98$ ;  $P < 0,01$ ) e no C ( $R^2 = 0,92$ ;  $P < 0,01$ ), foi observado o padrão de maturação característico de sementes ortodoxas, no qual a contínua desidratação das sementes ao longo do processo reduziu o teor de água ao valor aproximado de 10% (Figura 5). O padrão de transferência de fotoassimilados da planta mãe para as sementes foi diferente na FR (regressão polinomial:  $R^2 = 0,88$ ;  $P < 0,01$ ) em relação à FES ( $R^2 = 0,83$ ;  $P < 0,01$ ) e ao C ( $R^2 = 0,83$ ;  $P < 0,01$ ) (Figura 5). As sementes da FR apresentaram-se com massa de matéria seca superior às sementes produzidas nas outras duas formações florestais já aos 90 dias após a antese, mantendo tal superioridade até o final da maturação. As sementes produzidas no C demandaram 30 dias a mais para amadurecer em relação às originadas na FR e FES.



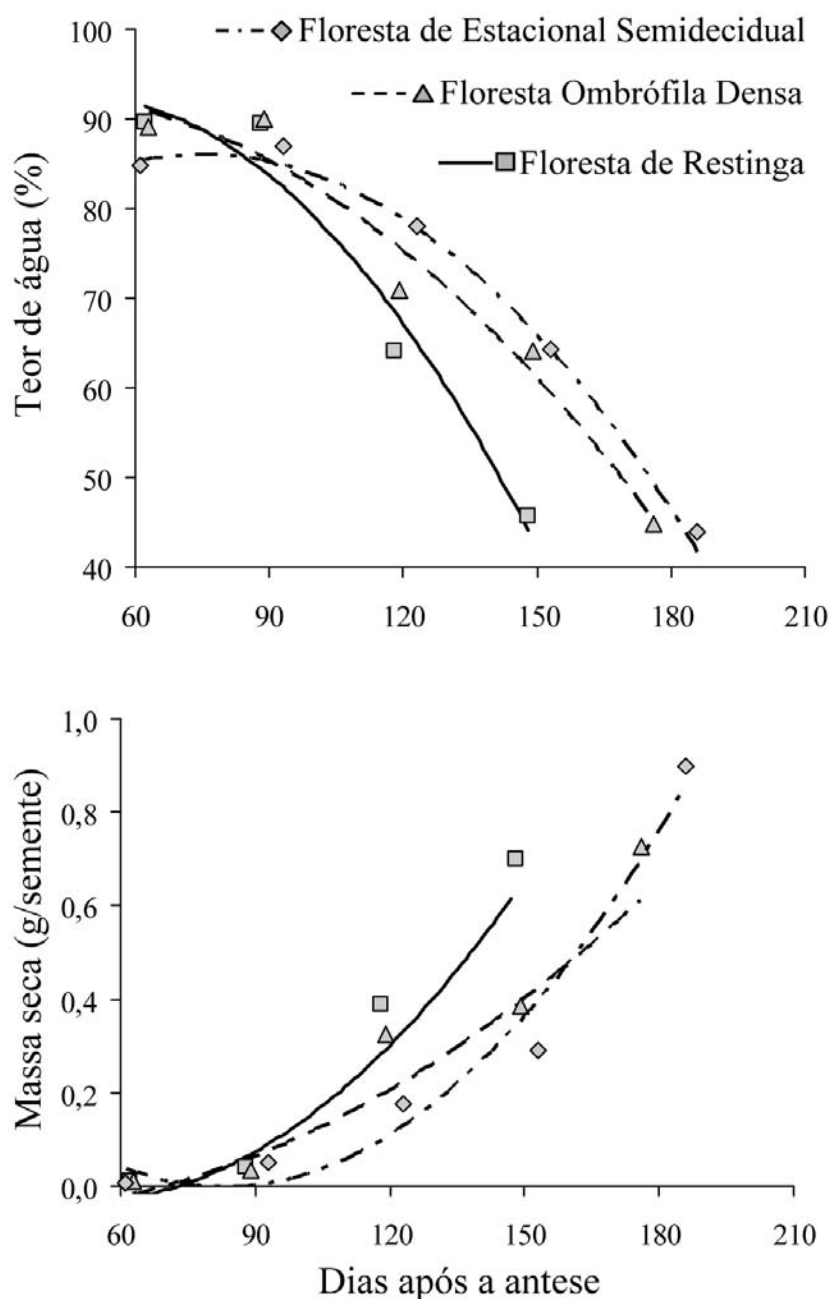


Figura 4 - Regressões logísticas mostrando variações no teor de água e na massa de matéria seca ao longo da maturação de sementes da palmeira *Euterpe edulis* em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo. Os símbolos representam a média obtida a partir de sete repetições por momento de coleta, sendo cada repetição constituída pela média de dez sementes coletadas de uma mesma matriz ao longo de todo o processo (sete matrizes por procedência)

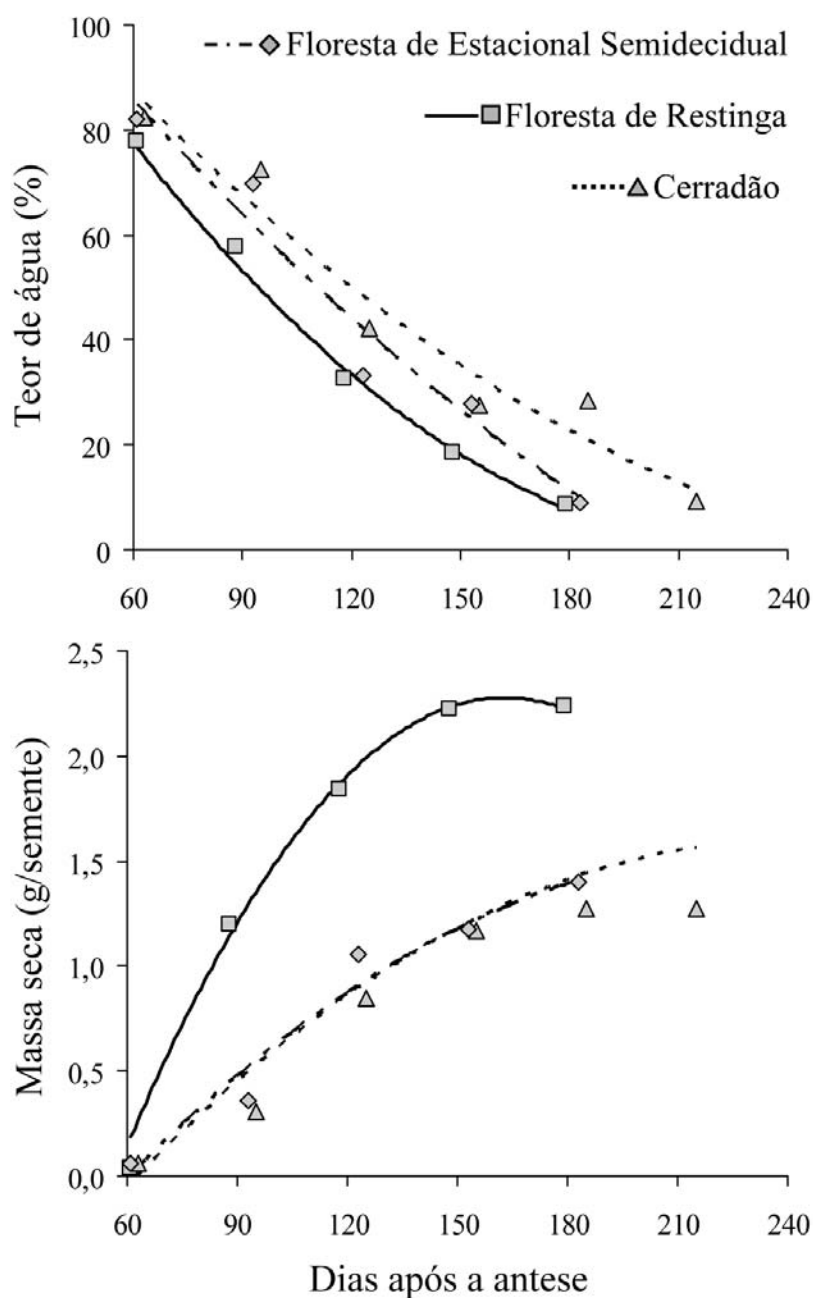


Figura 5 - Regressões logísticas mostrando variações no teor de água e na massa de matéria seca ao longo da maturação de sementes da palmeira *Syagrus romanzoffiana* em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo. Os símbolos representam a média obtida a partir de sete repetições por momento de coleta, sendo cada repetição constituída pela média de dez sementes coletadas de uma mesma matriz ao longo de todo o processo (sete matrizes por procedência)

## Germinação de sementes

As sementes de *E. edulis* e *S. romanzoffiana* remanescentes no substrato após o teste de germinação estavam inviáveis, indicando que as sementes dessas espécies não possuem dormência e que a viabilidade das mesmas foi definida unicamente pelo teste de germinação. A porcentagem e a velocidade de germinação das sementes de *E. edulis* e de *S. romanzoffiana* diferiram entre as populações dessas espécies em 2008, mas não houve diferença significativa no teor de água das sementes (Tabela 2).

Tabela 2 - Efeito da formação florestal de ocorrência das populações de *Euterpe edulis* e de *Syagrus romanzoffiana* no teor de água, na porcentagem e na velocidade de germinação das sementes

| Variáveis dependentes e fator          | <i>F</i> | G.L. | <i>P&gt;F</i> |
|----------------------------------------|----------|------|---------------|
| <b>a) <i>Euterpe edulis</i></b>        |          |      |               |
| Teor de água (%)                       |          |      |               |
| Formação Florestal                     | 1,79     | 2,27 | 0,1864        |
| Germinação (%)                         |          |      |               |
| Formação Florestal                     | 4,37     | 2,27 | <b>0,0228</b> |
| Velocidade de Germinação               |          |      |               |
| Formação Florestal                     | 5,72     | 2,27 | <b>0,0085</b> |
| <b>b) <i>Syagrus romanzoffiana</i></b> |          |      |               |
| Teor de água (%)                       |          |      |               |
| Formação Florestal                     | 2,55     | 2,27 | 0,1479        |
| Germinação (%)                         |          |      |               |
| Formação Florestal                     | 3,82     | 2,27 | <b>0,0346</b> |
| Velocidade de Germinação               |          |      |               |
| Formação Florestal                     | 4,23     | 2,27 | <b>0,0253</b> |

<sup>1</sup>diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) estão indicadas em negrito

As sementes de *E. edulis* da FOD germinaram em maior intensidade e velocidade que as sementes das FES e FR, ao passo que as sementes de *S. romanzoffiana* da FR germinaram em menor intensidade e velocidade que as sementes da FES e do C, que não diferiram entre si (Figura 6).

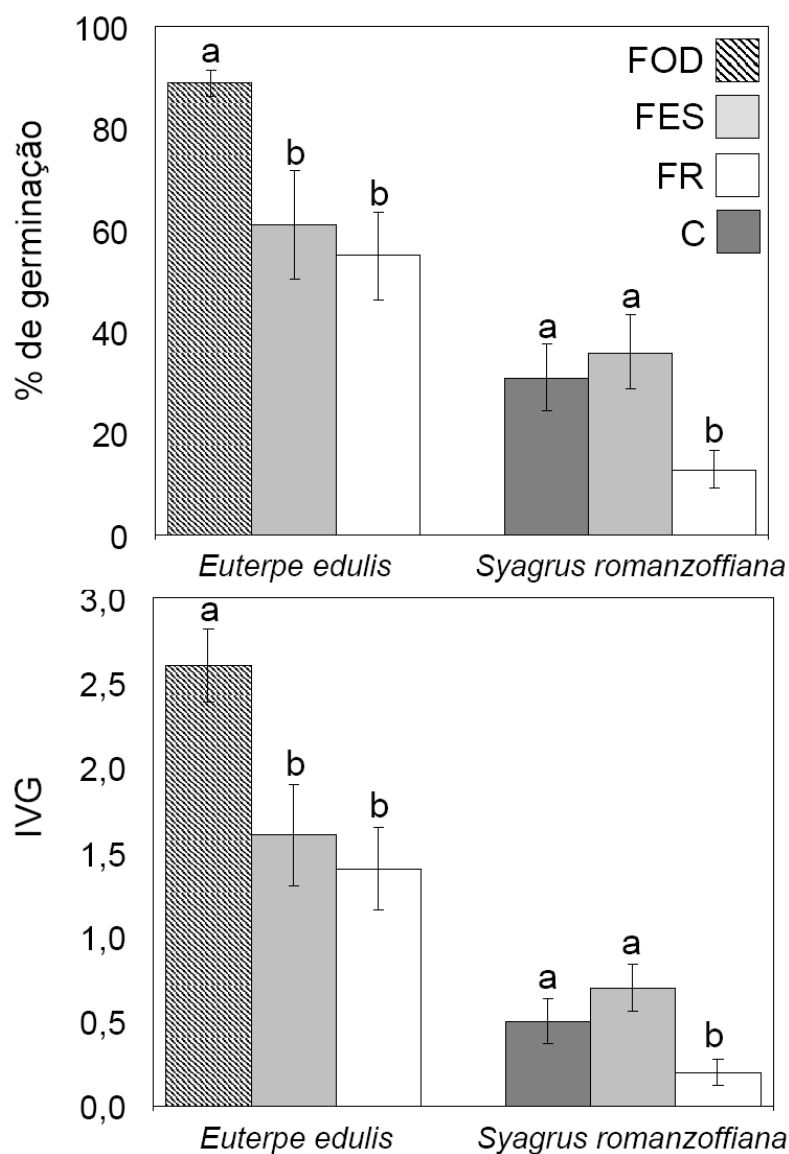


Figura 6 - Porcentagem de germinação e índice de velocidade de germinação de sementes de *Euterpe edulis* e de *Syagrus romanzoffiana* coletadas em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo. Médias seguidas pela mesma letra da barra para uma dada espécie não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ). (As barras representam as medias originais e as linhas verticais o erro padrão)

Embora a porcentagem de germinação não tenha diferido entre as sementes de *E. edulis* coletadas em 2009 na FOD e na FR ( $F_{1,38} = 0,83$ ;  $P = 0,369$ ), a velocidade de

germinação diferiu entre essas procedências ( $F_{1,38} = 5,79$ ;  $P = 0,021$ ), sendo superior para as sementes da FOD (Figura 7).

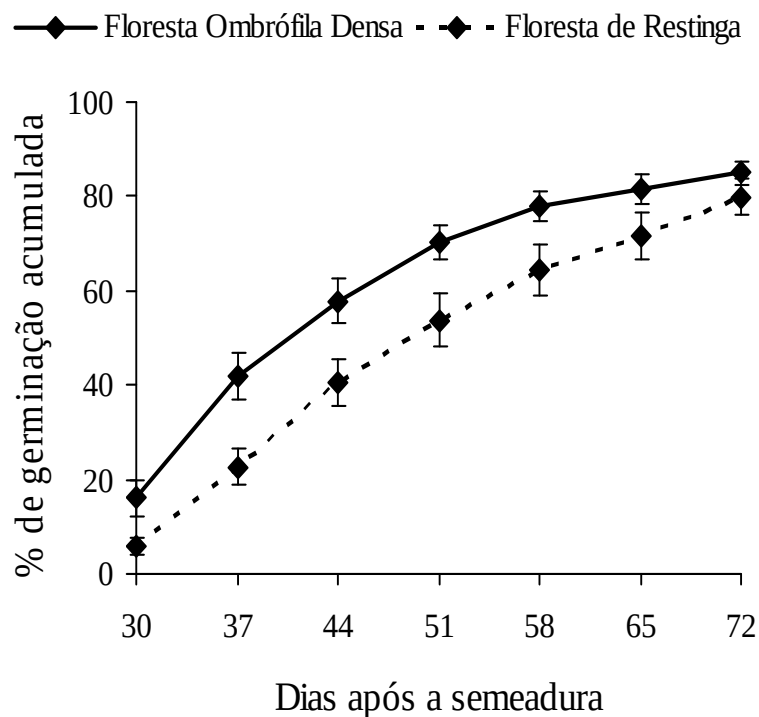


Figura 7 - Distribuição da germinação no tempo de sementes de *Euterpe edulis* coletadas em áreas de Floresta Ombrófila Densa e de Floresta de Restinga no Estado de São Paulo (os símbolos e as linhas verticais representam, respectivamente, a média  $\pm$  o erro padrão de cada avaliação)

Houve correlação significativa apenas entre a porcentagem de germinação e a velocidade de germinação (Tabela 3), sendo essa correlação positiva. A ausência de correlação entre as demais variáveis indicou que o processo germinativo não foi afetado pela massa de matéria seca de sementes, pelo teor de água de sementes, pelo número de sementes por cacho e pelo perímetro do estipe da planta mãe.

Tabela 3 - A porcentagem de germinação (dados transformados para  $\log_{10}$ ) esteve positivamente correlacionada à velocidade de germinação (dados transformados para  $\log_{10}$ ) das sementes de *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* coletadas em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo

| Formação florestal               | ano  | <i>r</i> | <i>P</i> > <i>F</i> |
|----------------------------------|------|----------|---------------------|
| a) <i>Euterpe edulis</i>         |      |          |                     |
| Floresta Ombrólia Densa          | 2008 | 0,871    | <0,0001             |
| Floresta Estacional Semidecidual |      | 0,885    | 0,0006              |
| Floresta de Restinga             |      | 0,961    | <0,0001             |
| Floresta Ombrólia Densa          | 2009 | 0.755    | <0,0001             |
| Floresta de Restinga             |      | 0,706    | 0,0005              |
| b) <i>Syagrus romanzoffiana</i>  |      |          |                     |
| Cerradão                         | 2008 | 0,964    | <0,0001             |
| Floresta Estacional Semidecidual |      | 0,989    | <0,0001             |
| Floresta de Restinga             |      | 0,931    | <0,0001             |

#### 4.4 Discussão

A menor disponibilidade de nutrientes no solo da FR (Tabela 1), que por sua vez resultou em estipes de *E. edulis* com menor pap (Tabela 1), pode ter limitado a quantidade de biomassa investida na produção de sementes dessa população e consequentemente reduzido o período de maturação de sementes e o potencial fisiológico das mesmas. Testando o efeito da disponibilidade de nutrientes às plantas-mãe na germinação de sementes de *Triplasis purpurea* (Poaceae), Cheplick e Sung (1998) verificaram que as sementes produzidas em solução nutritiva com maior concentração de nutrientes apresentaram maior potencial germinativo, além de terem sido produzidas em maior número. Tais resultados indicam que *E. edulis* pode encontrar maior dificuldade de se estabelecer em áreas de FR devido a menor quantidade e qualidade fisiológica de sementes.

A produção de sementes com maior potencial fisiológico pode ser fundamental para que *E. edulis* se estabeleça eficientemente na FOD, já que o principal limitante ao crescimento das plântulas nessa formação florestal é a baixa luminosidade do sub-bosque (NAKAZONO et al., 2000; FANTINI; GURIES, 2007). Em um ambiente altamente competitivo para as plântulas, o atraso da germinação poderia resultar em prejuízos na disputa por luz com plântulas de outras espécies e mesmo de *E. edulis*, já que essa espécie possui padrão agregado de distribuição de plântulas, na qual a mortalidade é altamente dependente da densidade de indivíduos coespecíficos (SILVA MATOS; WATKINSON, 1998; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999). Diversos trabalhos têm demonstrado que a germinação precoce está diretamente relacionada com uma maior vantagem competitiva para a plântula (HARPER; WHITE, 1974; COOK, 1980), podendo a seleção natural ter favorecido indivíduos cujas sementes possuíam maior velocidade de germinação.

Segundo Bischoff et al. (2006), é esperado que as pressões de seleção favoreçam respostas adaptativas no processo de sincronização da germinação em relação aos períodos mais favoráveis para o estabelecimento da plântula (KALISZ, 1986; NAGY; RICE, 1997; KELLER; KOLLMANN, 1999). Tais observações evidenciam a importância que determinadas características de sementes podem exercer no valor adaptativo, de forma que a produção de sementes com maior velocidade de germinação possa ser essencial para explicar a elevada densidade de plântulas, juvenis e adultos de *E. edulis* na FOD.

Para *S. romanzoffiana*, a reduzida disponibilidade de nutrientes no solo pode não ter sido o único fator relacionado ao menor potencial fisiológico das sementes da FR, já que a população do C, que também ocorre em solos com reduzida fertilidade, produziu sementes com maiores percentagem e velocidade de germinação. Nesse caso, outras limitações abióticas, tal como o encharcamento do solo, podem ter conduzido à produção de sementes com menor potencial fisiológico na FR, tanto para *E. edulis* como para *S. romanzoffiana*.

O tamanho da semente também favorece o estabelecimento, sendo esse um dos principais caracteres utilizados na definição do valor adaptativo de plântulas (MAZER, 1987; VENABLE; BROWN, 1988; WESTOBY et al., 2002; MOLES;

WESTOBY, 2004; KENNEDY et al., 2004; MOLES et al., 2005). Contudo, associação positiva entre o tamanho de semente e o valor adaptativo no estabelecimento pode não ser observada em função de variações no potencial germinativo das sementes, que reduz o número de plântulas potencialmente produzidas, embora estas possam ser mais vigorosas que as produzidas por sementes menores. Além disso, a variação da massa de matéria seca de sementes entre os indivíduos de uma mesma população não afetou o potencial germinativo das sementes de ambas as espécies em todas as formações florestais estudadas, evidenciando que o tamanho da semente em si não afeta diretamente o potencial germinativo.

O fato da velocidade de germinação estar sempre positivamente correlacionada à porcentagem de germinação indica que tais caracteres são interdependentes, definidos pelo potencial fisiológico da semente. Assim, indivíduos que produzam sementes com maior porcentagem e velocidade de germinação têm chances maiores de obter um número maior de plântulas estabelecidas ao fim da estação reprodutiva. Caso esse maior potencial fisiológico da semente seja herdável e transmitido aos descendentes, cada população de uma espécie pode produzir sementes com diferentes potenciais germinativos não só em função de limitações de ambiente materno durante a maturação, mas também pelas pressões de seleção impostas por cada habitat no estabelecimento, conduzindo ao surgimento de adaptações locais.

#### **4.5 Conclusões**

As populações de *E. edulis* e de *S. romanzoffiana* produzem sementes com diferentes potenciais germinativos, refletindo as restrições de ambiente materno impostas à reprodução em cada formação florestal e, possivelmente, a ação diferenciada da seleção natural no favorecimento de sementes de maior vigor em ambientes mais competitivos para o estabelecimento de plântulas, como a Floresta Ombrófila Densa.



## Referências

- ALVES-COSTA, C.P.; KNOGGE, C. Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae). **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 92, n. 6, p. 265-268, 2005.
- BERNACCI, L.C.; MARTINS, F.R.; SANTOS, F.A.M. Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 22, n. 1, p. 119-130, 2008.
- BISCHOFF, A.; VONLANTHEN, B.; STEINGER, T.; MÜLLER-SCHÄRER, H. Seed provenance matters - effects on germination of four plant species used for ecological restoration. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v.7, n. 4, p.347-359, 2006.
- CARVALHO, P.E.R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA, CNPF; SPI, 1994. 640 p.
- CASTRO, E.R.; GALETTI, M.; MORELLATO, L.P.C. Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 7, p. 725-735, 2007.
- CHEPLICK, G.P.; SUNG, L.Y. Effects of maternal nutrient environment and maturation position on seed heteromorphism, germination and seedling growth in *Triplasis purpurea* (Poaceae). **International Journal of Plant Science**, Chicago, v. 159, n. 2, p. 338-350, 1998.
- COOK, R.E. Germination and size-dependent mortality in *Viola blanda*. **Oecologia**, Berlin, v. 47, n. 1, p. 115-117, 1980.
- DONOHUE, K.; SHANE HESCHEL, M.; BUTLER, C.M.; BARUA, D.; SHARROCK, R.A.; WHITELAM, G.C.; CHIANG, G.C.K. Diversification of phytochrome contributions to germination as a function of seed-maturation environment. **New Phytologist**, Cambridge, v. 177, n. 2, p. 367-379, 2008.
- FADINI, R.F.; FLEURY, M.; DONATTI, C.A.; GALETTI, M. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. **Acta Oecologica**, Mountrouge, v. 35, n. 2, p. 188-196, 2009.
- FANTINI, A.C.; GURIES, R.P. Forest structure and productivity of palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 242, n. 2, p. 185-194, 2007.
- FENNER, M. The effects of the parent environment on seed germinability. **Seed Science Research**, Wallingford, v. 1, n. 2, p. 75-84, 1991.

FENNER, M.; THOMPSON, K. **The ecology of seeds**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005, 250p.

FLEURY, M.; GALETTI, M. Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation. **Biological Conservation**, Essex, n. 1, v. 131, p. 1-13, 2006.

GALETTI, M.; ALEIXO, A. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic Rain Forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 286-293, 1998.

GALETTI, M.; FERNANDEZ, J.C. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 294-301, 1998.

GALETTI, M.; ZIPPARRO, V.; MORELATTO, L.P. Fruit phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. **Ecotropica**, Berlin, v. 5, n. 1, p. 115-122, 1999.

GALETTI, M.; KEUROGHLIAN, A.; HANADA, L.; MORATO, M.I. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 33, n. 4, p. 723-726, 2001.

GIOMBINI, M.I.; BRAVO, S.P.; MARTÍNEZ, M.F. Seed dispersal of the palm *Syagrus romanzoffiana* by tapirs in the semi-deciduous Atlantic Forest of Argentina. **Biotropica**, Lawrence, v. 41, n. 4, p. 408-413, 2009.

GUIX, J.C.; RUIZ, X. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 73, n. 4, p. 745-748, 1995.

\_\_\_\_\_. Weevil larvae dispersal by guans in Southeastern Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 29, n. 4, p. 522-525, 1997.

GUTTERMAN, Y. Maternal effects on seeds during development. In: FENNER, M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. 2<sup>nd</sup> ed. Wallingford: CABI Publ., 2000. p. 59-84.

HARPER, J.L.; WHITE, J. The demography of plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 5, n. 3, p. 419-463, 1974.

HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. New Jersey: Princeton University Press, 1995. 353 p.

HUFFORD, K.M.; MAZER, S.J. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. **Trends in ecology and evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 3, p. 147-155, 2003.

KALISZ, S. Variable selection on the timing of germination in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). **Evolution**, Lancaster, v. 40, n. 3, p. 479-491, 1986.

KEBREAB, E.; MURDOCH, A.J. The effect of water stress on the temperature range for germination of *Orobanche aegyptiaca* seeds. **Seed Science Research**, Wallingford, v. 10, n. 2, p. 127-133, 2000.

KELLER, M.; KOLLMANN, J. Effects of seed provenance on germination of herbs for agricultural compensation sites. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v. 72, n. 1, p. 87-99, 1999.

KENNEDY, P.G.; HAUSMANN, N.J.; WENK, E.H.; DAWSON, T.E. The importance of seed reserves for seedling performance: an integrated approach using morphological, physiological, and stable isotope techniques. **Oecologia**, Berlin, v. 141, n. 4, p. 547-554, 2004.

KOBE, R.K. Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 66, n. 2, p. 181-201, 1996.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. 2<sup>nd</sup> ed. New York: Springer Verlag, 2008. 604 p.

LINHART, Y.B.; GRANT, M.C. Evolutionary consequence of local genetic differentiation in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 27, n. 1, p. 237-277, 1996.

LUO, M.; DENNIS, E.S.; BERGER, F.; PEACOCK, W.J.; CHAUDHURY, A. *MINISEED3* (*MINI3*), a *WRKY* family gene, and *HAIKU2* (*IKU2*), a leucine-rich repeat (*LRR*) *KINASE* gene, are regulators of seed size in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, Washington, DC, v. 102, n. 48, p. 17531-17536, 2005.

MAGUIRE, J.D. Speeds of germination-aid selection and evaluation for seedling emergence and vigor. **Crop Science**, Madison, v. 2, n. 1, p. 176-177, 1962.

MARTINS, C.C.; NAKAGAWA, J.; BOVI, M.L.A. Desiccation tolerance of four seedlots from *Euterpe edulis* Mart. **Seed Science and Technology**, Zurich, v. 28, n. 1, p. 1-13, 1999.

MAZER, S.J. The quantitative genetics of life history and fitness components in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae): ecological and evolutionary consequences of seed weight variation. **American Naturalist**, Chicago, v. 130, n. 6, p. 891-914, 1987.

McKAY, J.K.; CHRISTIAN, C.E.; HARRISON, S.; RICE, K.J. "How local is local"? A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. **Restoration Ecology**, Malden, v. 13, n. 3, p. 432-440, 2005.

McDONALD, M.B.; COPELAND, L.O. **Seed production: principles and practices**. New York: Chapman; Hall, 1996. 749 p.

MOLES, A.T.; WESTOBY, M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. **Journal of Ecology**, Oxford, UK, v. 92, n. 3, p. 372–383, 2004.

MOLES, A.T.; ACKERLY, D.D.; WEBB, C.O.; TWEDDLE, J.C.; DICKIE, J.B.; WESTOBY, M. A brief story of seed size. **Science**, Washington, v. 307, n. 5709, p. 576–580, 2005.

MOORE, R.P. Interpretation of color differences in tetrazolium testing. **Seed Technologist News**, Louisville, v. 44, n. 3, p. 22-24, 1972.

MUNIR, J.; DORN, L.A.; DONOHUE, K.; SCHMITT, J. The effect of maternal photoperiod on seasonal dormancy in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 88, n. 7, p. 1240-1249, 2001.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NAGY, S.E.; RICE, K.J. Local adaptation in two subspecies of an annual plant: Implications for migration and gene flow. **Evolution**, Lancaster, v. 51, n. 4, p. 1079-1089, 1997.

NAKAZONO, E.M.; COSTA, M.C.; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M.T.S. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 2, p. 173-179, 2001.

OHTO, M.A.; FISCHER, R.L.; GOLDBERG, R.B.; NAKAMURA, K.; HARADA, J.J. Control of seed mass by APETALA2. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 102, n. 8, p.3117-3122, 2005.

PARCELAS PERMANENTES-BIOTA-FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte III: a vegetação**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

\_\_\_\_\_. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte II: fatores abióticos**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

PARCIAK, W. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant. **Ecology**, Tempe, v. 83, n. 3, p. 780-793, 2002.

PLATENKAMP, G.A.J. SHAW, R.G. Environmental and genetic maternal effects on seed characters in *Nemophila menziesii*. **Evolution**, Lancaster, v. 47, n. 2, p. 540-555, 1993.

QUEIROZ, M.H. Biologia do fruto, da semente e da germinação do palmito *Euterpe edulis* Martius – Arecaceae. In: REIS, M.S.; REIS, A. (Ed.). ***Euterpe edulis* Martius (palmito):** biologia, conservação e manejo. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000. p. 39-59.

REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P.; MANTOVANI, A. Management and conservation of natural populations in Atlantic Rain Forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). **Biotropica**, Lawrence, v. 32, n. 4, p. 894-902, 2000.

SAWHNEY, R.; QUICK, W.A.; HSIAO, A.I. The effect of temperature during parental vegetative growth on seed germination of wild oats (*Avena fatua* L.). **Annals of Botany**, London, v. 55, n. 1, p. 25-28, 1985.

SCHMID, B.; DOLT, C. Effects of maternal and parental environment and genotype on offspring phenotype in *Solidago altissima*. **Evolution**, Lancaster, v. 48, n. 5, p. 1525-1549, 1994.

SCHMITT, J.; NILES, J.; WULF, R.D. Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. **American Naturalist**, Chicago, v. 139, n. 3, p. 451-466, 1992.

SILVA MATOS, D.M.S.; WATKINSON, A.R. The fecundity, seed, and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 30, n. 4, p. 595-603, 1998.

SILVA-MATOS, D.M.S.; FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**, Tempe, v. 80, n. 8, p. 2635-2650, 1999.

SPEARS, J.F.; TEKRONY, D.M.; EGLI, D.B. Temperature during seed filling on soybean seed germination. **Seed Science and Technology**, Zurich, v. 25, n. 2, p. 233-244, 1997.

SUNDARESAN, V. Control of seed size in plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 102, n. 50, p. 1787-1788, 2005.

VENABLE, D.L.; BROWN, J.S. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risks in variable environments. **American Naturalist**, Chicago, v. 131, n. 3, p. 360-384, 1988.

VIA, S.; GOMULKIEWICZ, R.; DEJONG, G.; SCHEINER, S.M.; SCHLICHTING, C.D.; VANTIENDEREN, P.H. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 19, n. 5, p. 212-217, 1995.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, n. 1, p. 125-159, 2002.

## 5 CONTRIBUIÇÃO DE ADAPTAÇÕES LOCAIS E DA PLASTICIDADE PARA O ESTABELECIMENTO DE PLÂNTULAS DE *Euterpe edulis* EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO

### Resumo

Espécies com ampla distribuição geográfica e ecológica podem possuir adaptações a cada habitat ocupado. Nesses casos, a identificação de ecótipos pode ser fundamental para o sucesso das ações de conservação e restauração de florestas tropicais. Assim, essa pesquisa foi desenvolvida com o objetivo de avaliar se a palmeira ameaçada de extinção *Euterpe edulis* tem sua ocorrência favorecida em diferentes florestas tropicais devido apenas à plasticidade fenotípica durante o estabelecimento ou também devido à presença de adaptações locais para essa fase. As sementes foram coletadas nas florestas tropicais Floresta de Restinga, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Densa (bioma Mata Atlântica). As sementes recém colhidas foram utilizadas em transplantes recíprocos, utilizando oito blocos experimentais para cada local de estudo. Trinta sementes de cada procedência (três sementes/palmeira matriz) foram semeadas em cada bloco, no interior de gaiolas de exclusão. O número de plântulas produzido foi monitorado aos 90, 180 e 270 após a semeadura. Foram calculados dados de emergência, de mortalidade e de população final de plântulas, e aos 270 dias as plântulas foram removidas para a avaliação da massa de matéria seca da parte aérea e de folíolos. Os resultados indicaram haver uma vantagem das procedências locais para o estabelecimento na Floresta Estacional Semidecidual e na Floresta Ombrófila Densa, onde maior população de plântulas foi obtida para as sementes locais. Na Floresta Estacional Semidecidual, isso foi devido à maior emergência, já que a mortalidade de plântulas não diferiu entre locais de origem. Na Floresta Ombrófila Densa, isso ocorreu como resultado da menor mortalidade de plântulas, sendo que a emergência não diferiu, e sementes locais produziram plântulas com maior massa de matéria seca de parte aérea e de folíolos. Não foram observadas adaptações locais na Floresta de Restinga, onde as sementes da Floresta Ombrófila Densa apresentaram maior valor adaptativo, com emergência superior e plântulas maiores. Dessa forma, as diferentes formações florestais de ocorrência de *E. edulis* devem ser tratadas como zonas ecológicas para a coleta de sementes visando ações de conservação e de restauração ecológica no bioma Mata Atlântica.

Palavras-chave: Ecótipos; Vantagem local; Transplante recíproco; Restauração ecológica

### Abstract

Species with wide geographic and ecological distribution may have local adaptations to their different habitats, increasing the chances of arising local adaptations. In such cases, ecotypes identification may be fundamental for the success of tropical forest's conservation and restoration. Thus, we aimed at investigating if the endangered palm *Euterpe edulis* has its occurrence enhanced in different tropical

forests only due to phenotypic plasticity during establishment or also due to the presence of local adaptations to this phase. Seeds were harvested in the tropical forests of Restinga Forest, Seasonally Dry Forest and Atlantic Rainforest (Atlantic Forest biome). The recently harvested seeds were used in reciprocal transplants, using eight experimental blocks for each study site. Thirty seeds per site (three seeds/mother palm) were sown in each block, inside exclusion cages. The number of seedlings produced was monitored 90, 180 and 270 days after sowing. It was calculated data of seedling emergence, mortality and final stand, and in the 270<sup>th</sup> day the seedlings were removed to evaluate their shoot and leaf dry mass. The results indicated a home-site advantage in the establishment at Seasonally Dry Forest and Atlantic Rainforest, where higher seedling stand was obtained for local seed. In Seasonally Dry Forest this was due to a higher emergence rate, since seedling mortality did not differ among sites of origin. In AR this occurred due to lower mortality, as seedling emergence did not differ. In this forest type local seeds also produced seedlings with higher shoot and leaf dry mass. No local adaptation was found in Restinga Forest, and the seeds from Atlantic Rainforest showed the highest fitness in this forest, with higher emergence and bigger seedlings, suggesting. Therefore, the different forest types where *E. edulis* occur should be treated as seed zones when planning efforts of conservation and restoration ecology in the Atlantic Forest biome.

Keywords: Ecotypes; Home-site advantage; Reciprocal transplants; Restoration ecology

## 5.1 Introdução

Considerando os diferentes desafios para que as espécies vegetais expandam sua distribuição geográfica e ecológica, o estabelecimento é a primeira e uma das mais restritivas etapas para a ocorrência de uma dada espécie em comunidades vegetais (LAMBERS; CHAPIN III; PONS, 2008). Assim, o estabelecimento, que compreende os processos de emergência, sobrevivência e crescimento inicial da plântula (PARCIAK, 2002), é muitas vezes considerado a fase mais crítica da história de vida vegetal (BOWMAN; PANTON, 1993; KOBE, 1996; FENNER; THOMPSON, 2005).

Inicialmente, a conquista de habitats pelas plantas é facilitada por meio da plasticidade, já que é improvável que qualquer grupo de indivíduos possua pré adaptações para se estabelecer em um novo local (VIA; LANDE, 1985; THOMPSON, 1991; VIA et al, 1995). Como o desempenho diferencial no estabelecimento representa o primeiro desafio a ser enfrentado pela espécie colonizadora quando esta invade um novo habitat, logo após o filtro histórico representado pela dificuldade de dispersão



(BURNS, 2005), o potencial plástico apresentado por um dado caractere morfo-fisiológico de semente e de plântula pode determinar tanto a capacidade de expansão da espécie para novos habitats como sua distribuição ecológica.

Contudo, após sucessivas gerações em que a espécie esteve em um novo local, a heterogeneidade ambiental pode aumentar a divergência genética entre populações como uma resposta às pressões de seleção específicas para o habitat, originando ecótipos (VIA et al., 1995; LINHART; GRANT, 1996; HUFFORD; MAZER, 2003; McKAY et al., 2005). Como diversos caracteres de sementes são herdáveis a algum nível (PLATENKAMP; SHAW, 1993; LUO et al., 2005; OHTO et al., 2005), mutações que produzam alterações nas sementes e que aumentem o valor adaptativo durante o estabelecimento certamente podem ser fixadas e constituir fonte de variação genotípica entre populações de uma mesma espécie (KALISZ, 1986; SCHIMITT; NILES; WULF, 1992; SCHIMID; DOLT, 1994; MEYER; KITCHEN; CARLSON, 1995; BISCHOFF et al., 2006). Como a maior parte da mortalidade em plantas ocorre durante o estabelecimento, e a deriva genética aleatória é mínima porque o tamanho populacional é próximo do máximo, a seleção natural favoreceria fortemente mesmo variações minimamente herdáveis em caracteres relacionados ao sucesso nessa fase, e a divergência ecotípica iria provavelmente acompanhar qualquer população cujo estabelecimento seja afetado pela heterogeneidade ambiental.

Embora tanto a contribuição da plasticidade como a de adaptações locais para a colonização de diferentes habitats por uma mesma espécie seja tradicionalmente avaliada em estudos de biologia evolutiva, essa questão tem também cada vez mais se mostrado relevante para o planejamento e implantação de ações de restauração ecológica (LESICA; ALLENDORF, 1999; HUFFORD; MAZER, 2003; McKAY et al., 2005; BISCHOFF et al., 2006). Isso pode ser essencial para a criação de comunidades vegetais auto-sustentáveis e que retenham a variação genética adaptativa, a qual pode ser essencial para a perpetuação de populações introduzidas em áreas restauradas (HUFFORD; MAZER, 2003), especialmente considerando as mudanças climáticas globais (HARRIS et al., 2006; CHAZDON, 2008). Particularmente no caso de florestas tropicais, como a Mata Atlântica, onde os esforços de restauração ecológica ainda são recentes (WUETHRICH, 2007; RODRIGUES et al., 2009), a intensa fragmentação

florestal e a concentração da coleta de sementes em apenas poucas regiões têm contribuído para que as mudas utilizadas na restauração ecológica possuam uma base genética estreita, a qual frequentemente não se constitui de material genético regional (BRANCALION; GANDOLFI; RODRIGUES, 2009). Esse problema também tem sido observado em projetos de restauração ecológica realizados em outros locais do mundo, ressaltando a relevância em se investigar esse tema para aperfeiçoar o planejamento da coleta de sementes (MORTLOCK, 2000; SMITH; SHER; GRANT III, 2007).

Ao longo dos últimos 150 anos, desde a publicação de “A origem das espécies”, a identificação e quantificação de adaptações em populações naturais têm sido uma das principais tarefas da biologia evolutiva. Na década de 40, estudos clássicos conduzidos por Clausen, Keck e Hiesey nos USA estabeleceram a hoje amplamente utilizada técnica dos transplantes recíprocos entre ecótipos putativos. Nessa técnica, amostras de populações de diferentes procedências são submetidas à competição entre si em cada um dos locais de origem, permitindo determinar se uma possível divergência genética entre as populações representa uma resposta adaptativa à seleção natural, sempre que a amostra local supera em competição as demais (HUFFORD; MAZER, 2003). Assim, transplantes recíprocos têm sido adotados em várias situações específicas onde a formação de ecótipos em plantas pode ter ocorrido, como em clines altitudinais (ANGERT; SCHEMSKE, 2005), clines latitudinais (LACEY, 1988; ETTERSON, 2004), clines edáficos (MACNAIR, 1987; BRADY et al., 2005; MACEL et al., 2007; GRØNDAHL; EHLERS, 2008) e clines climáticos (WASER; PRICE, 1985; GALLOWAY; FENSTER, 2000; JOSHI et al., 2001; BISCHOFF et al., 2006), predominantemente em espécies herbáceas e arbustivas em regiões temperadas (MARANON; BARTOLOME, 1993; GORDON; RICE, 1998; HUFFORD; MAZER, 2003; JOSHI et al., 2001; MONTALVO; ELLSTRAND, 2001; BISCHOFF et al., 2006).

Contudo, a existência de ecótipos em espécies arbóreas em geral, e em palmeiras em particular, que ocorrem em diferentes florestas tropicais é praticamente desconhecida. Essa falta de conhecimento pode constituir um considerável obstáculo para várias ações de conservação e restauração de florestas tropicais, de reintrodução de espécies chave e de espécies ameaçadas de extinção, de conservação genética *in situ* e *ex situ*, e de manejo florestal sustentado. Considerando hotspots para a

conservação da biodiversidade (MYERS et al., 2000), a ausência de informações sobre a variação genética adaptativa entre populações vegetais pode ser ainda mais dramática para o planejamento das ações de restauração ecológica devido à eminência da perda de habitat e aos riscos de extinção.

Assim, essa pesquisa foi desenvolvida com o objetivo de avaliar se *Euterpe edulis*, uma palmeira ameaçada de extinção, tem sua ocorrência favorecida em parcelas permanentes inseridas em diferentes florestas tropicais do bioma Mata Atlântica devido apenas à plasticidade fenotípica durante o estabelecimento de plântulas ou também devido à presença de adaptações locais para essa fase.

## 5.2 Material e métodos

### Espécie

*E. edulis* é uma palmeira de estipe única (5-15 m) endêmica da Mata Atlântica (ENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999) e que é a espécie mais abundante na Floresta de Restinga e na Floresta Ombrófila Densa, correspondendo respectivamente a 19,8% e 21,5% das árvores com perímetro a altura do peito (pap) > 15 cm presentes em parcelas permanentes de 10 ha no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (Parcelas PERMANENTES, 2006a). Seu palmito é o mais importante produto não madeireiro explorado da Mata Atlântica e, como resultado da exploração e comércio ilegais, essa espécie está ameaçada de extinção (GALETTI; FERNANDEZ, 1998; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999; REIS et al., 2000b). *E. edulis* também é considerada uma espécie chave para frugívoros na Mata Atlântica (GALETTI; ZIPPARRO; MORELATTO, 1999; FADINI et al., 2009), por produzir frutos que podem ser consumidos por pelo menos 30 espécies de aves e 15 de mamíferos, principalmente em períodos de maior escassez de recursos alimentares (GALETTI; ALEIXO, 1998; GALETTI; ZIPPARRO; MORELATTO, 1999; FLEURY; GALETTI, 2004; CASTRO; GALETTI; MORELLATO, 2007; FADINI et al., 2009).

## Locais de estudo

Visando abranger os habitats naturalmente ocupados por *E. edulis*, foram estudadas populações presentes na Floresta de Restinga (FR), na Floresta Ombrófila Densa (FOD) e na Floresta Estacional Semidecidual (FES) no entorno de três parcelas permanentes inseridas em Unidades de Conservação do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (Figura 1; Tabela 1).

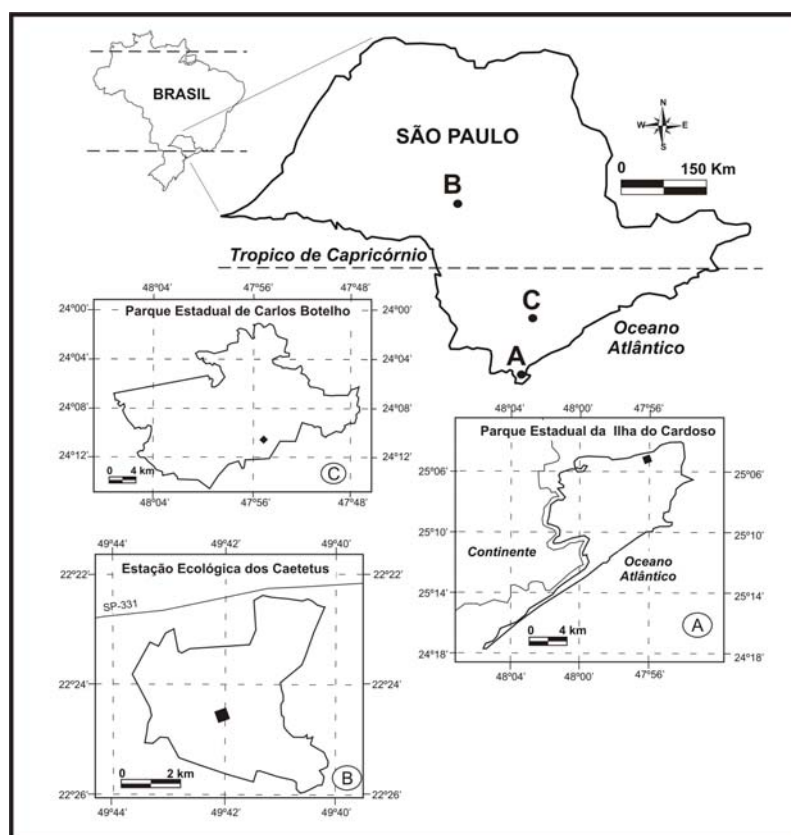


Figura 1 - Locais de onde foram coletadas sementes de *Euterpe edulis* e que foram utilizados para a realização dos experimentos: Parque Estadual da Ilha do Cardoso (A – Floresta de Restinga), Estação Ecológica dos Caetetus (B – Floresta Estacional Semidecidual) e Parque Estadual de Carlos Botelho (C – Floresta Ombrófila Densa). Os quadrados negros dentro de cada área representam as Parcelas Permanentes de 10 ha cujo entorno foi utilizado para a coleta de sementes e para a instalação dos experimentos de transplante recíproco

Tabela 1 - Principais características bióticas e abióticas das formações florestais do bioma Mata Atlântica onde coletas sementes e implantados experimentos de transplante recíproco para a palmeira *Euterpe edulis* (dados obtidos em 256 subparcelas de 20 x 20 m inseridas em Parcelas Permanentes de 10,24 ha – PARCELAS PERMANENTES, 2006a, b)

| Características bióticas e abióticas                                                | Formações Florestais                                                                                                                                                                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |                                                                                                                                                                                                                                                                             |
|-------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                                     | Floresta de Restinga                                                                                                                                                                                                                                                                                     | Floresta Estacional Semidecidual                                                                                                                                                                                                                                                                    | Floresta Ombrófila Densa                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Clima (classificação de Köppen)                                                     | Tropical Super Úmido (Af), com forte influência da oceanidade, temperatura média = 22,4°C e precipitação = 2261 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                                    | Sub-tropical úmido (Cwa), com moderada estação seca no inverno (deficiência hídrica = 10 mm), temperatura média = 21,4°C e precipitação = 1303 mm.                                                                                                                                                  | Tropical Super Úmido (Af), temperatura média = 21,8°C e precipitação = 1582 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                                           |
| Relevo                                                                              | Plano (altitude = 7 m)                                                                                                                                                                                                                                                                                   | Plano a suave ondulado (altitude = 522 m)                                                                                                                                                                                                                                                           | Montanhoso (altitude = 400 m)                                                                                                                                                                                                                                               |
| Solo predominante                                                                   | Espodossolo Ferrocárbico: hidromórfico, arenoso (90% areia, 4% silte, 6% argila), baixa disponibilidade de nutrientes (P = 3,3 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,9 mmol/kg, Mg = 3,0 mmol/kg), ácido ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ = 3,0) e alta concentração de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ = 9,4 mmol/kg) | Argissolo: bem drenado, textura média argilosa (78% areia, 10% silte, 12% argila), alta concentração de nutrientes (P = 4,9 mg/kg, K = 3,1 mmol/kg, Ca = 38,7 mmol/kg, Mg = 8,5 mmol/kg), acidez reduzida ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ = 5,1) e praticamente nula concentração de $\text{Al}^{3+}$ | Cambissolo: argiloso (45% areia, 17% silte, 38% argila), baixa concentração de nutrientes (P = 3,5 mg/kg, K = 1,9 mmol/kg, Ca = 3,8 mmol/kg, Mg = 3,2 mmol/kg), ácido ( $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ = 3,8) e alta concentração de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ = 20 mmol/kg) |
| Riqueza florística da Parcela Permanente (perímetro à altura do peito - pap >15 cm) | 114 espécies e 43 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                               | 148 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                          | 205 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                  |
| Similaridade florística com as demais Parcelas Permanentes                          | 5,48% com a FES<br>13,87% com a FOD                                                                                                                                                                                                                                                                      | 5,48% com a FR<br>11,50% com a FOD                                                                                                                                                                                                                                                                  | 13,87% com a FR<br>11,50% com a FES                                                                                                                                                                                                                                         |
| Abundância de <i>Euterpe edulis</i> (pap > 15 cm)                                   | 19,8% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 300 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                                             | 0,1% do total de indivíduos (65ª espécie mais abundante - 1,3 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                                        | 21,5% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 240 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Euterpe edulis</i>             | 7,4 ± 2 cm, N = 3.076                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 9,92 ± 3 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                                | 10,3 ± 4 cm, N = 2.307                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Habitat predominante de <i>Euterpe edulis</i>                                       | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                            | ocorre predominantemente em Florestas Ribeirinhas e Florestas Paludícolas                                                                                                                                                                                                                           | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                               |

Tais formações florestais pertencem ao bioma Mata Atlântica, o terceiro (~1 milhão de km<sup>2</sup>) maior bioma brasileiro (IBGE, 2006) e o mais ameaçado. Sua cobertura natural foi reduzida para 11-16%, e 80% dos remanescentes tem menos de 50 ha (RIBEIRO et al., 2009). Esse é um bioma único caracterizado por alta diversidade de espécies e altos níveis de endemismo, com riqueza de plantas estimadas em 20.000 espécies, das quais 6.000 são endêmicas (MITTERMEIER et al., 2004). Esses atributos incluíram tal bioma nos 25 “hotspots” mundiais para conservação da biodiversidade (MYERS et al., 2000; LAURANCE, 2009). Como resultado, a Mata Atlântica tem concentrado importantes esforços de restauração ecológica

(WUETHRICH, 2007; RODRIGUES et al., 2009), os quais demandam informações sobre a existência de ecótipos para a perpetuação efetiva das populações vegetais restauradas. Além disso, a identificação de ecótipos é essencial para o planejamento de programas de reintrodução de espécies ameaçadas de extinção nesse bioma.

### **Coleta de sementes**

A coleta de sementes foi realizada no início do período de frutificação em dez palmeiras matrizes ao longo de duas trilhas de cada Unidade de Conservação, respeitando uma distância mínima de 100 m entre matrizes. A polpa foi removida pelo friccionamento dos frutos em peneira na presença de água. Os frutos foram processados separadamente para cada cacho, evitando a mistura entre diferentes matrizes e diferentes procedências. A massa seca e o teor de água das sementes foram determinados pelo método da estufa ( $105\pm 3^{\circ}\text{C}$  por 24 horas), utilizando 20 sementes por matriz.

### **Transplante recíproco**

As sementes foram reciprocamente transplantadas em maio de 2008, sete dias após a coleta das sementes. Oito blocos experimentais (contendo sementes das três procedências) foram alocados ao longo de duas trilhas diferentes em cada formação florestal (quatro blocos por trilha). Em cada trilha, os blocos foram alocados a uma distância de 100 m uns dos outros, e perpendicularmente a 20 m alternadamente à direita e à esquerda da trilha. Cada bloco experimental continha três parcelas com 30 sementes de cada procedência cada (três sementes de cada planta mãe e dez plantas mãe por formação florestal). Cada planta mãe amostrada forneceu sementes para todos os transplantes, de forma que pelo menos metade do genoma foi exatamente repetido ao longo das três formações florestais. A localização exata das sementes de cada planta mãe e procedência foram determinadas pelo uso de placas plásticas

coloridas. Os blocos experimentais foram protegidos de gaiolas de exclusão para evitar a adição de sementes por dispersão e a remoção de sementes por mamíferos (FLEURY; GALETTI, 2004), de forma que qualquer adaptação relativa a esses fatores bióticos não foi estudada. A estrutura das gaiolas foi construída com ferro (110 cm de comprimento x 70 cm de largura x 15 cm de altura) e coberta com tela de arame, a qual tinha aberturas circulares de 1 cm de diâmetro. As sementes foram enterradas no solo até metade de seu diâmetro, permanecendo a outra metade exposta (Figura 2).



Figura 2 – Bloco experimental protegido por gaiola metálica (A) e parcela utilizada para a semeadura, na qual a localização das sementes provenientes de cada matriz foi determinada por placas plásticas coloridas (B). Bloco experimental contendo plântulas das diferentes procedências aos 270 dias após a semeadura (C)



### **Avaliação do valor adaptativo no estabelecimento**

Foram realizadas avaliações do número de plântulas presente nas parcelas aos 90, 180 e 270 dias após a semeadura. As plântulas foram individualmente marcadas nessas avaliações para possibilitar o monitoramento conjunto da emergência e da mortalidade no período. Foi avaliada a população final de plântulas na última contagem, quando a parte aérea de todas as plântulas foi removida das parcelas e inserida individualmente em sacos de papel. A parte aérea das plântulas foi seca em estufa, a 72°C por 48h, para obter a massa de matéria seca da parte aérea e da lâmina foliar.

### **Análise dos dados**

Uma ANOVA foi aplicada aos dados de massa de matéria seca (dados transformados para  $\log_{10}$ ) e de teor de água das sementes. Adotou-se o delineamento de blocos aleatorizados, e cada grupo de três sementes por planta mãe (aproximadamente 10 x 5 cm) como unidade experimental. Aos dados de emergência, de mortalidade, de população final e de massa de matéria seca da parte aérea e de folíolo de plântulas foi aplicada uma RANOVA não-paramétrica de Friedman em esquema fatorial e com dois fatores para avaliar se houve diferenças no estabelecimento de plântulas entre as procedências de sementes em cada local de transplante (avaliação da adaptação local) e entre diferentes locais de transplante para uma dada procedência de semente (avaliação da plasticidade). A massa de matéria seca das sementes foi inserida como co-variável no ajuste do modelo quando o efeito na variável dependente foi significativo. Em seguida, foi realizada a comparação múltipla entre os fatores pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ) usando os ranks.

### **5.3 Resultados**

A massa de matéria seca ( $F_{2,27} = 0,02$ ;  $P = 0,97$ ) e o teor de água ( $F_{2,27} = 1,79$ ;  $P = 0,19$ ) das sementes não diferiu entre as procedências. A emergência de plântulas



ocorreu em menor velocidade e intensidade na FES, mas foi favorecida na FOD e na FR, com valores de emergência próximos de 70% (Figura 3).

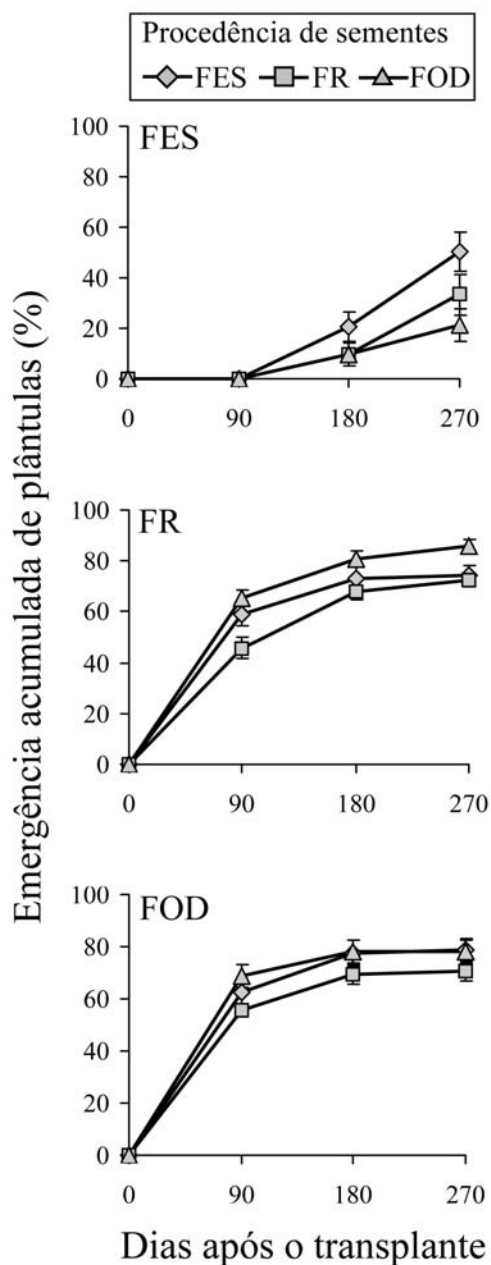


Figura 3 - Emergência de plântulas a partir de diferentes procedências de semente (FES – Floresta Estacional Semidecidual; FR – Floresta de Restinga; FOD – Floresta Ombrófila Densa) da palmeira ameaçada de extinção *Euterpe edulis* em experimentos de transplante recíproco realizados em três formações florestais do bioma Mata Atlântica. Os dados representam a média  $\pm$  erro padrão de oito repetições de 30 sementes por procedência

Marcantes diferenças adaptativas foram observadas entre as três procedências de sementes para o estabelecimento de plântulas em cada local de transplante (Tabela 2) e também para o estabelecimento de plântulas produzidas por uma mesma procedência de semente nos diferentes locais de transplante (Tabela 3).

Tabela 2 - Efeito<sup>1</sup> da procedência (fator) e da massa de matéria seca de sementes (covariável) no estabelecimento de plântulas de *Euterpe edulis* originadas por sementes de diferentes procedências e semeadas em diferentes formações florestais do bioma Mata Atlântica (FES - Floresta Estacional Semidecidual, FOD – Floresta Ombrófila Densa, FR – Floresta de Restinga). A massa de matéria seca de sementes apenas foi inserida como co-variável no ajuste do modelo quando o efeito na variável foi significativo

| Variáveis dependentes, fator e covariável   | F      | G.L.   | P>F               | F      | G.L.   | P>F               | F     | G.L.   | P>F               |
|---------------------------------------------|--------|--------|-------------------|--------|--------|-------------------|-------|--------|-------------------|
|                                             | a) FES |        |                   | b) FOD |        |                   | c) FR |        |                   |
| <b>Emergência de plântulas</b>              |        |        |                   |        |        |                   |       |        |                   |
| Procedência de sementes                     | 11,33  | 2, 229 | <b>&lt;0,0001</b> | 1,84   | 2, 229 | 0,1609            | 6,71  | 2, 229 | <b>0,0015</b>     |
| Massa seca de sementes                      | 4,01   | 1, 229 | <b>0,0463</b>     | 4,22   | 1, 229 | <b>0,0412</b>     | 0,24  | 1, 229 | 0,6242            |
| <b>Mortalidade de plântulas</b>             |        |        |                   |        |        |                   |       |        |                   |
| Procedência de sementes                     | 0,64   | 2, 229 | 0,5279            | 5,71   | 2, 229 | <b>0,0037</b>     | 0,78  | 2, 229 | 0,4612            |
| <b>População final de plântulas</b>         |        |        |                   |        |        |                   |       |        |                   |
| Procedência de sementes                     | 13,27  | 2, 230 | <b>&lt;0,0001</b> | 6,42   | 2, 230 | <b>0,0019</b>     | 2,37  | 2, 230 | 0,0958            |
| <b>Massa seca da parte aérea/plântula</b>   |        |        |                   |        |        |                   |       |        |                   |
| Procedência de sementes                     | 6,33   | 2, 209 | <b>0,0021</b>     | 50,27  | 2, 232 | <b>&lt;0,0001</b> | 28,14 | 2, 351 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Massa seca de sementes                      | 5,9    | 1, 209 | <b>0,0012</b>     | 24,23  | 1, 232 | <b>&lt;0,0001</b> | 16,56 | 1, 351 | <b>&lt;0,0001</b> |
| <b>Massa seca da lâmina foliar/plântula</b> |        |        |                   |        |        |                   |       |        |                   |
| Procedência de sementes                     | 4,54   | 2, 209 | <b>0,0118</b>     | 61,84  | 2, 232 | <b>&lt;0,0001</b> | 31,83 | 2, 351 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Massa seca de sementes                      | 7,12   | 1, 209 | <b>0,0082</b>     | 30,37  | 1, 232 | <b>&lt;0,0001</b> | 31,32 | 1, 351 | <b>&lt;0,0001</b> |

<sup>1</sup>diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) estão indicadas em negrito

Tabela 3 - Efeito<sup>1</sup> do local de transplante (fator) e da massa de matéria seca de sementes (covariável) para o estabelecimento de plântulas de *Euterpe edulis* originadas por sementes de diferentes procedências e semeadas em diferentes formações florestais do bioma Mata Atlântica (FES - Floresta Estacional Semidecidual, FOD – Floresta Ombrófila Densa, FR – Floresta de Restinga). A massa de matéria seca de sementes apenas foi inserida como co-variável no ajuste do modelo quando o efeito na variável dependente foi significativo

| Variáveis dependentes, fator e covariável | F      | G.L.   | P>F     | F      | G.L.   | P>F     | F     | G.L.   | P>F     |
|-------------------------------------------|--------|--------|---------|--------|--------|---------|-------|--------|---------|
|                                           | a) FES |        |         | b) FOD |        |         | c) FR |        |         |
| Emergência de plântulas                   |        |        |         |        |        |         |       |        |         |
| Local de transplante                      | 17,35  | 2, 228 | <0,0001 | 104,2  | 2, 228 | <0,0001 | 32,42 | 2,227  | <0,0001 |
| Massa seca de sementes                    | 0,9    | 1, 227 | 0,3442  | 0,03   | 1, 227 | 0,8715  | 13,4  | 1, 227 | 0,0003  |
| Mortalidade de plântulas                  |        |        |         |        |        |         |       |        |         |
| Local de transplante                      | 73,46  | 2, 228 | <0,0001 | 35,65  | 2, 228 | <0,0001 | 47,19 | 2, 228 | <0,0001 |
| População final de plântulas              |        |        |         |        |        |         |       |        |         |
| Local de transplante                      | 17,59  | 2, 228 | <0,0001 | 17,76  | 2, 228 | <0,0001 | 8,33  | 2,227  | 0,0003  |
| Massa seca de sementes                    | 0,1    | 1, 227 | 0,756   | 0,92   | 1, 227 | 0,3376  | 7,1   | 1, 227 | 0,0082  |
| Massa seca da parte aérea/plântula        |        |        |         |        |        |         |       |        |         |
| Local de transplante                      | 35,45  | 2, 273 | <0,0001 | 59,94  | 2,278  | <0,0001 | 34,8  | 2, 235 | <0,0001 |
| Massa seca de sementes                    | 44,27  | 1,273  | <0,0001 | 15,56  | 1, 278 | 0,0001  | 4,47  | 1, 235 | 0,0356  |
| Massa seca da lâmina foliar/plântula      |        |        |         |        |        |         |       |        |         |
| Local de transplante                      | 46,16  | 2, 273 | <0,0001 | 79,53  | 2,278  | <0,0001 | 46,12 | 2, 235 | <0,0001 |
| Massa seca de sementes                    | 25,08  | 1, 273 | <0,0001 | 12,53  | 1,278  | 0,0005  | 4,16  | 1, 235 | 0,0426  |

<sup>1</sup> diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) estão indicadas em negrito

Houve vantagem adaptativa das procedências locais de sementes para o estabelecimento de plântulas na FES e na FOD (Tabela 4). Na FES, a maior população de plântulas oriunda de sementes locais isso foi devido à maior emergência, já que a mortalidade de plântulas não diferiu entre locais de origem de sementes. Na FOD, essa vantagem adaptativa foi devida a menor mortalidade de plântulas ao invés de uma maior emergência, a qual não diferiu entre as procedências; mais ainda, sementes locais produziram plântulas com maior massa de matéria seca de parte aérea e de folíolos (Tabela 3). Não foram observadas adaptações locais na FR. Ao invés disso, sementes da FOD apresentaram maior valor adaptativo, com emergência superior e plântulas de maior massa (Tabela 4).

Tabela 4 - Valor adaptativo<sup>1</sup> durante o estabelecimento de plântulas da palmeira *Euterpe edulis* originadas por sementes de diferentes procedências e transplantadas para diferentes formações florestais do bioma Mata Atlântica Floresta (FOD - Ombrófila Densa, FES - Floresta Estacional Semidecidual, FR - Floresta de Restinga), onde experimentos de transplante recíproco foram conduzidos (dados dos rankings estão apresentados na tabela)

| Variáveis/procedência da semente         | Locais de transplante†* |                |         |
|------------------------------------------|-------------------------|----------------|---------|
|                                          | FOD                     | FES            | FR      |
| Emergência de plântulas                  |                         |                |         |
| FOD                                      | 44,9 Ba                 | 19,1 Cb        | 54,8 Aa |
| FES                                      | 45,1 Aa                 | <b>31,8 Ba</b> | 45,9 Ab |
| FR                                       | 39,9 Aa                 | 25,2 Bb        | 46,5 Ab |
| Mortalidade de plântulas                 |                         |                |         |
| FOD                                      | <b>46,6Ab</b>           | 24,9 Ba        | 43,3Aa  |
| FES                                      | 54,9Aa                  | 23,9 Ca        | 43,6 Ba |
| FR                                       | 52,0Aa                  | 24,4 Ca        | 41,6 Ba |
| População final                          |                         |                |         |
| FOD                                      | <b>38,8 Ba</b>          | 30,7 Cb        | 50,2 Aa |
| FES                                      | 28,9 Bb                 | <b>46,1 Aa</b> | 43,7 Aa |
| FR                                       | 30,5 Bb                 | 37,5 Bb        | 46,7 Aa |
| Massa seca de parte aérea por plântula   |                         |                |         |
| FOD                                      | <b>53,3 Ba</b>          | 36,4 Ca        | 69,9 Aa |
| FES                                      | 32,8 Bb                 | 29,2 Bb        | 49,5 Ab |
| FR                                       | 29,3 Bb                 | 24,5 Bb        | 52,9 Ab |
| Massa seca de lâmina foliar por plântula |                         |                |         |
| FOD                                      | <b>56,9 Ba</b>          | 36,4 Ca        | 68,6 Aa |
| FES                                      | 32,7 Bb                 | 30,2 Bb        | 46,5 Ab |
| FR                                       | 30,6 Bb                 | 25,5 Bb        | 52,2 Ab |

<sup>1</sup>casos de adaptação local estão indicados em negrito. Valores seguidos por letras minúsculas iguais na coluna ou por letras maiúsculas iguais na linha não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

## 5.4 Discussão

A emergência de plântulas foi prejudicada na FES provavelmente pela baixa disponibilidade hídrica nos primeiros meses após a semeadura, já que essa formação florestal apresenta uma estação seca definida que começa junto com o período de frutificação de *E. edulis*. A intolerância à dessecação das sementes dessa espécie (MARTINS; NAKAGAWA; BOVI, 1999) pode particularmente ter contribuído para aumentar a sensibilidade das mesmas ao estresse hídrico durante a germinação nessa condição mais seca, reduzindo o potencial fisiológico das sementes e consequentemente a emergência de plântulas em campo. Contudo, mesmo nessa condição desfavorável para a sobrevivência e germinação de sementes recalcitrantes, sementes locais da FES apresentaram maiores taxa e porcentagem de emergência de plântulas quando comparadas com outras fontes de sementes. Assim, a tolerância diferenciada das sementes à dessecação pode ser uma adaptação local para a ocorrência de *E. edulis* em florestas tropicais sujeitas ao déficit hídrico. A tolerância à dessecação das sementes não seria um caráter esperado de ser afetado pela seleção natural nas FOD e FR em função da umidade do solo dessas formações florestais ser elevada durante todo o ano, de forma que a menor recalcitrância de sementes não aumentaria o valor adaptativo nessa condição de maior disponibilidade hídrica.

Diferenças na mortalidade de plântulas na FOD estiveram também provavelmente relacionadas à adaptação local durante o estabelecimento dessa espécie. A maior taxa de mortalidade em *E. edulis* ocorre na fase de estabelecimento (plântulas com até três folhas), resultando na distribuição populacional em formato “J invertido” dos diferentes estádios de vida (SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999). A mortalidade de plântulas de *E. edulis* durante o estabelecimento é fortemente dependente da densidade de plântulas e da distância das mesmas de adultos co-específicos, ressaltando a importância da competição intraespecífica e de patógenos com filtro biológico para a sobrevivência dessa espécie (SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999).

A alta densidade de sementes depositada no solo e a presença de condições favoráveis à germinação na FOD contribuem para que o sub bosque dessa formação

florestal seja repleto de plântulas de *E. edulis* (ROTHER; RODRIGUES; PIZO, 2009). A baixa disponibilidade de luz no sub bosque desse tipo de floresta pode, contudo, limitar o recrutamento de *E. edulis* (NAKAZONO et al., 2001; FANTINI; GURIES, 2007) e intensificar a competição intraespecífica por luz entre as plântulas, de forma que a mortalidade de plântulas durante o estabelecimento possa constituir uma importante pressão de seleção nessa formação florestal. Assim, a seleção natural pode ter conduzido à produção de plântulas vigorosas na FOD, com maior taxa de crescimento inicial, de forma que a maior massa de matéria seca de parte aérea e de folíolos de plântulas produzidas com sementes da FOD em seu local de origem possa ser considerada exemplo de adaptação local.

A ausência de adaptações locais na FR pode estar relacionada ao fato das condições para o estabelecimento de plântulas nessa formação florestal terem sido as mais favoráveis dentre as áreas de estudo, com valores superiores de emergência, de população final e de massa de matéria seca de plântulas. Isso permite que essa formação florestal tenha elevada densidade de plântulas de *E. edulis* no sub-bosque (BRANCALION; GABRIEL; GÓMEZ, 2009), de forma que a menor pressão de seleção para o estabelecimento pode não ter estimulado o surgimento de adaptações locais específicas para essa fase do ciclo de vida vegetal, o que reduz o valor adaptativo das populações locais comparativamente às populações provenientes de outras formações florestais, nas quais os filtros seletivos para o estabelecimento de plântulas são mais intensos e restritivos.

Evidências de adaptações locais em *E. edulis* na FOD e na FES são reforçadas pela possibilidade de isolamento reprodutivo dessas populações, a qual reduziria o efeito homogeneizador do fluxo gênico ao longo do tempo evolutivo. *E. edulis* possui duas principais áreas de ocorrência disjunta, sendo uma constituída pelas florestas da encosta atlântica e planícies sedimentares costeiras (i.e. FOD e FR, respectivamente), e outra pelas florestas do interior que ocorrem sobre a bacia do Rio Paraná (FES), as quais são separadas das primeiras por uma ampla faixa de cerrado e de florestas de transição onde a espécie não ocorre. Assim, é possível que as populações dessas duas áreas apresentem divergências genéticas adaptativas entre si como resultado de adaptações locais (REIS et al., 2000a). Análises de estrutura genética de 11

populações de *E. edulis* localizadas em de florestas presentes ao longo da costa atlântica brasileira revelaram que variação genética esteve positivamente correlacionada com a distância geográfica entre essas populações (CARDOSO et al., 2000), evidenciando a possibilidade de existência de ecótipos para essa espécie não só entre diferentes formações florestais, mas também em diferentes localidades dentro de uma mesma formação florestal, já que essa espécie pode ocorrer em florestas costeiras de 15°S a 29°S de latitude.

FOD e FES possuem consistentes padrões de diferenciação florística correlacionados ao regime de chuvas (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000) e vicariância, os quais podem ser resultado da especiação promovida pelas diferentes pressões de seleção presentes nessas formações florestais. Tais padrões de diferenciação florística e reduzido número de espécies compartilhadas indicam que adaptações locais podem ser um dos primeiros passos para a especiação em populações alopátricas presentes tanto na FOD como na FES. Isso evidencia o papel da heterogeneidade de habitat e de distintas histórias biogeográficas na condução dos mecanismos microevolutivos geradores da extrema diversidade vegetal na Mata Atlântica.

### **Implicações para a restauração de florestas tropicais**

O uso de sementes não locais para a restauração ecológica da FOD e da FES por meio da semeadura direta resultaria em reduzida efetividade de restauração. A perpetuação dessa espécie na área restaurada também poderia ser prejudicada nesse caso, já que o estabelecimento deficiente de plântulas iria progressivamente reduzir a abundância da espécie na área e potencialmente resultar na sua extinção local. Além disso, o risco de invasão críptica é outra consequência negativa do uso de materiais genéticos não locais na restauração ecológica (CRESPI, 2000; KELLER, KOLMANN; EDWARDS, 2000). Na invasão críptica, genótipos não-locais apresentam maior valor adaptativo e passam a dominar gradualmente o habitat das populações locais (SALTONSTALL, 2002; HUFFORD; MAZER, 2003). Esse fenômeno se baseia no fato de que os materiais genéticos locais nem sempre apresentam maior valor adaptativo



frente às condições bióticas e abióticas presentes em sua região de ocorrência. A sobreposição dos genótipos locais pode ocorrer nesses casos, resultando no rápido aumento da frequência dos genótipos introduzidos, que podem potencialmente substituir os genótipos locais e conduzir ao empobrecimento genético do conjunto gênico da espécie (HUFFORD; MAZER, 2003).

Além disso, a manutenção da variação genética adaptativa pode ser fundamental para assegurar o potencial evolutivo das espécies vegetais em face das mudanças climáticas globais, da fragmentação de habitat e de outros efeitos antrópicos (HUFFORD; MAZER, 2003; HARRIS et al., 2006; CHAZDON, 2008), destacando a importância de se estabelecerem zonas de coleta de sementes que considerem a distribuição geográfica e ecológica dos ecótipos.

## 5.5 Conclusões

A ocorrência de *Euterpe edulis* na Floresta Ombrófila Densa e na Floresta Estacional é favorecida pela presença de adaptações locais no estabelecimento de plântulas, justificando que tais formações florestais sejam tratadas de forma diferenciada para a coleta de sementes com diversidade genética elevada e adequada para cada área a ser restaurada, contribuindo para o sucesso das ações de restauração ecológica no bioma Mata Atlântica. Assim, estudos de biologia evolutiva são fundamentais para a definição de estratégias de reintrodução de populações vegetais em áreas naturais, justificando a inserção desses estudos como ferramenta para aperfeiçoar os métodos de conservação e restauração da biodiversidade em florestas tropicais.

## Referências

ANGERT, A.L.; SCHEMSKE, D.W. The evolution of species' distributions: reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*. **Evolution**, Lancaster, v. 59, n. 8, p. 1671-1684, 2005.

- BISCHOFF, A.; VONLANTHEN, B.; STEINGER, T.; MÜLLER-SCHÄRER, H. Seed provenance matters - effects on germination of four plant species used for ecological restoration. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v.7, n. 4, p.347-359, 2006.
- BOWMAN, D.M.J.S.; PANTON, W.J. Factors that control monsoon-rainforest seedling establishment and growth in Australian *Eucalyptus* savannas. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 81, n. 2, p. 297-304, 1993.
- BRADY, K.U.; KRUCKEBERG, A.R.; BRADSHAW, H.D. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 36, n. 2, p. 243-266, 2005.
- BRANCALION, P.H.S.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R.R. Incorporação do conceito da diversidade genética na restauração ecológica. In: RODRIGUES, R.R.; BRANCALION, P.H.S.; ISERNHAGEN, I. (Org.). **Pacto para a restauração ecológica da Mata Atlântica: referencial dos conceitos e ações de restauração florestal**. São Paulo: Instituto BioAtlântica, 2009. p. 37-54.
- BRANCALION, P.H.S.; GABRIEL, V.A.; GÓMEZ, J.M. Do terrestrial tank bromeliads in Brazil create safe sites for palm establishment or act as natural traps for its dispersed seeds? **Biotropica**, Lawrence, v. 41, n. 1, p. 3-6, 2009.
- BURNS, K.C. A multi-scale test for dispersal filters in an island plant community. **Ecography**, Copenhagen, v. 28, n. 4, p. 552-560, 2005.
- CARDOSO, S.R.S.; ELOY, N.B.; PROVAN, J.; CARDOSO, M.A.; FERREIRA, P.C.G. Genetic differentiation of *Euterpe edulis* Mart. populations estimated by AFLP analysis. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 9, n. 11, p. 1753-1760, 2000.
- CASTRO, E.R.; GALETTI, M.; MORELLATO, L.P.C. Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 7, p. 725-735, 2007.
- CHAZDON, R.L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, Washington, v. 320, n. 5882, p. 1458-1460, 2008.
- CONTE, R.; NODARI, R.O.; VENCOSKY, R.; REIS, M.S. Genetic diversity and recruitment of the tropical palm, *Euterpe edulis* Mart., in a natural population from the Brazilian Atlantic Forest. **Heredity**, London, v. 91, n. 4, p. 401-406, 2003.
- CRESPI, B.J. The evolution of maladaptation. **Heredity**, London, v. 84, n. 6, p. 623-629, 2000.
- ETTERSON, J.R. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change: I. clinal patterns of selection along an environmental gradient in the great plains. **Evolution**, Lancaster, v. 58, n. 7, p. 1446-1458, 2004.

FADINI, R.F.; FLEURY, M.; DONATTI, C.A.; GALETTI, M. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. **Acta Oecologica**, Mountrouge, v. 35, n. 2, p. 188-196, 2009.

FANTINI, A.C.; GURIES, R.P. Forest structure and productivity of palmitero (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 242, n. 2, p. 185-194, 2007.

FENNER, M.; THOMPSON, K. **The ecology of seeds**. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 248 p.

FLEURY, M.; GALETTI, M. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. **Acta Oecologica**, Mountrouge, v. 26, n.1, p. 179-184, 2004.

GALETTI, M.; ALEIXO, A. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic Rain Forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 286-293, 1998.

GALETTI, M.; FERNANDEZ, J.C. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 294-301, 1998.

GALETTI, M.; ZIPPARRO, V.; MORELATTO, L.P. Fruit phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. **Ecotropica**, Berlin, v. 5, n. 1, p. 115-122, 1999.

GALLOWAY, L.F.; FENSTER, C.B. Population differentiation in an annual legume: local adaptation. **Evolution**, Lancaster, v. 54, n. 4, p. 1173-1181, 2000.

GORDON, D.R.; RICE, K.J. Patterns of differentiation in wiregrass (*Aristida beyrichiana*): implication for restoration efforts. **Restoration Ecology**, Malden, v. 6, n. 2, p. 166-174, 1998.

GRØNDAHL, E.; EHLERS, B.K. Local adaptation to biotic factors: reciprocal transplants of four species associated with aromatic *Thymus pulegioides* and *T. serpyllum*. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 96, n. 5, p. 981-992, 2008.

HARRIS, J.A.; HOBBS, R.J.; HIGGS, E.; ARONSON, J. Ecological restoration and global climate change. **Restoration Ecology**, Malden, v. 14, n. 2, p. 170-176, 2006.

HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. New Jersey: Princeton University Press, 1995. 353 p.

HUFFORD, K.M.; MAZER, S.J. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 18, n. 3, p. 147-155, 2003.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de biomas e de vegetação**. Disponível em: [http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia\\_visualiza.php?id\\_noticia=169&id=](http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id=). Acesso em: 12 nov. 2009.

JOSHI, J.; SCHMID, B.; CALDEIRA, M.C.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.; GOOD, J.; HARRIS, R. HECTOR, A.; HUSS-DANELL, K.; JUMPPONEN, A.; MINNS, A.; MULDER, C.P.H.; PEREIRA, J.S.; PRINZ, A.; SCHERER-LORENZEN, M.; SIAMANTZIOURAS, A.S.D.; TERRY, A.C.; TROUMBIS, A.Y.; LAWTON, J.H. Local adaptation enhances performance of common plant species. **Ecology Letters**, Oxford, v. 4, n. 6, p. 536–544, 2001.

KALISZ, S. Variable selection on the timing of germination in *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). **Evolution**, Lancaster, v. 40, n. 3, p. 479-491, 1986.

KELLER, M.; KOLLMANN, J.; EDWARDS, P.J. Genetic introgression from distant provenances reduces fitness in local weed populations. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 37, n. 4, p. 647-659, 2000.

KOBE, R.K. Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 66, n. 2, p. 181-201, 1996.

LACEY, E.P. Latitudinal variation in reproductive timing of a short-lived monocarp, *Daucus carota* (Apiaceae). **Ecology**, Tempe, v. 69, n. 1, p. 220-232, 1988.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant physiological ecology**. 2<sup>nd</sup> ed. New York: Springer Verlag, 2008. 604 p.

LAURANCE, W.F. Conserving the hottest of the hotspots. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p.1137, 2009.

LESICA, P.; ALLENDORF, F.W. Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? **Restoration Ecology**, Malden, v. 7, n. 1, p. 42-50, 1999.

LINHART, Y.B.; GRANT, M.C. Evolutionary consequence of local genetic differentiation in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 27, n. 1, p. 237-277, 1996.

LUO, M.; DENNIS, E.S.; BERGER, F.; PEACOCK, W.J.; CHAUDHURY, A. *MINISEED3* (*MINI3*), a *WRKY* family gene, and *HAIKU2* (*IKU2*), a leucine-rich repeat (*LRR*) *KINASE* gene, are regulators of seed size in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 102, n. 48, p. 17531-17536, 2005.

MACEL, M., LAWSON, C.S., MORTIMER, S.R., SMILAUEROVA, M., BISCHOFF, A., CREMIEUX, L.; DOLEZAL, J.; EDWARDS, A.R.; LANTA, V.; BEZEMER, T.M.; PUTTEN, W.H. van der; IGUAL, J.M.; RODRIGUEZ-BARRUECO, C.; MÜLLER-SCHÄRER, H.; STEINGER, T. Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species. **Ecology**, Tempe, v. 88, n. 2, p. 424-433, 2007.

MACNAIR, M.R. Heavy-metal tolerance in plants - a model evolutionary system. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 2, n. 12, p. 354-359, 1987.

MARANON, T.; BARTOLOME, J.W. Reciprocal transplants of herbaceous communities between *Quercus agrifolia* woodland and adjacent grassland. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 81, n. 4, p. 673-682, 1993.

MARTINS, C.C.; NAKAGAWA, J.; BOVI, M.L.A. Desiccation tolerance of four seedlots from *Euterpe edulis* Mart. **Seed Science and Technology**, Zurich, v. 28, n. 1, p. 1-13, 1999.

McKAY, J.K.; CHRISTIAN, C.E.; HARRISON, S.; RICE, K.J. "How local is local"? A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. **Restoration Ecology**, Malden, v. 13, n. 3, p. 432-440, 2005.

MEYER, S.E.; KITCHEN, S.O.; CARLSON, S.L. Seed germination timing patterns in intermountain *Penstemon* (Scrophulariaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 82, n. 3, p. 377-389, 1995.

MITTERMEIER, R.; GIL, P.R.; HOFFMANN, M.; PILGRIM, J.D.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B. **Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered ecoregions**. Mexico City: CEMEX; Agrupacion Sierra Madre, 2004. v. 1, 640 p.

MONTALVO, A.M.; ELLSTRAND, N.C. Transplantation of the subshrub *Lotus scoparius*: testing the home-site advantage hypothesis. **Conservation Biology**, Boston, v. 14, n. 4, p. 1034-1045, 2000.

MORTLOCK, W. Local seed for revegetation: where will all that seed come from? **Ecological Management and Restoration**, Carlton, v. 1, n. 2, p. 93-101, 2000.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NAKAZONO, E.M.; COSTA, M.C.; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M.T.S. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 2, p. 173-179, 2001.

NUISMER, S.L.; GANDON, S. Moving beyond common-garden and transplant designs: insights into the causes of local adaptations in species interaction. **American Naturalist**, Chicago, v. 171, n. 5, p. 658-668, 2008.

OHTO, M.A.; FISCHER, R.L.; GOLDBERG, R.B.; NAKAMURA, K.; HARADA, J.J. Control of seed mass by APETALA2. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 102, n. 8, p.3117-3122, 2005.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, Lawrence, v. 32, n.4, p. 793-810, 2000.

PARCELAS PERMANENTES-BIOTA-FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte III: a vegetação**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

\_\_\_\_\_. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte II: fatores abióticos**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

PARCIAK, W. Environmental variation in seed number, size, and dispersal of a fleshy-fruited plant. **Ecology**, Tempe, v. 83, n. 3, p. 780-793, 2002.

PLATENKAMP, G.A.J. SHAW, R.G. Environmental and genetic maternal effects on seed characters in *Nemophila menziesii*. **Evolution**, Lancaster, v. 47, n. 2, p. 540-555, 1993.

REIS, M.S.; GUERRA, M.P.; NODARI, R.O.; RIBEIRO, R.J.; REIS, A. Distribuição geográfica e situação atual das populações na área de ocorrência de *Euterpe edulis* Martius. In: REIS, M.S.; REIS, A. (Ed.), ***Euterpe edulis* Martius (palmiteiro): biologia, conservação e manejo**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 2000a. p. 324-335.

REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P.; MANTOVANI, A. Management and conservation of natural populations in Atlantic Rain Forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). **Biotropica**, Lawrence, v. 32, n. 4, p. 894-902, 2000b.

RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experiences in the Brazilian Atlantic Forest.

**Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1242-1251, 2009.

ROTHER, DC; RODRIGUES, R.R.; PIZO, M.A. Effects of bamboo stands on seed rain and seed limitation in a rainforest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 257, n. 3, p. 885–892, 2009.

SALTONSTALL, K. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. **Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 99, n. 4, p. 2445-2449, 2002.

SCHIMID, B.; DOLT, C. Effects of maternal and parental environment and genotype on offspring phenotype in *Solidago altissima*. **Evolution**, Lancaster, v. 48, n. 5, p. 1525-1549, 1994.

SCHIMITT, J.; NILES, J.; WULF, R.D. Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. **American Naturalist**, Chicago, v. 139, n. 3, p. 451-466, 1992.

SILVA-MATOS, D.M.S.; FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**, Tempe, v. 80, n. 8, p. 2635-2650, 1999.

SMITH, S.L.; SHER, A.A.; GRANT III, T.A. Genetic diversity in restoration materials and the impacts of seed collection in Colorado's restoration plant production industry. **Restoration Ecology**, Malden, v. 15, n. 3, p. 369-374, 2007.

THOMPSON, J.D. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 6, n. 8, p. 246-249, 1991.

VIA, S.; LANDE, R. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. **Evolution**, Lancaster, v. 39, n. 3, p. 505-522, 1985.

VIA, S.; GOMULKIEWICZ, R.; DEJONG, G.; SCHEINER, S.M.; SCHLICHTING, C.D.; VANTIENDEREN, P.H. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 10, n. 5, p. 212-217, 1995.

WASER, N.M.; PRICE, M.V. Reciprocal transplant experiments with *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): evidence for local adaptation. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 72, n. 11, p. 1726-1732, 1985.

WUETHRICH, B. Biodiversity: reconstructing Brazil's Atlantic Rainforest. **Science**, Washington, v. 315, n. 5815, p. 1070-1072, 2007.





## 6 CONTRIBUIÇÃO DE ADAPTAÇÕES LOCAIS E DA PLASTICIDADE NO CRESCIMENTO DE JUVENIS DE *Euterpe edulis* E DE *Syagrus romanzoffiana* EM DIFERENTES FORMAÇÕES FLORESTAIS DO ESTADO DE SÃO PAULO

### Resumo

Espécies com ampla distribuição geográfica e ecológica podem possuir adaptações locais a cada habitat ocupado. Nesses casos, a identificação de ecótipos pode ser fundamental na reintrodução de espécies chave de palmeira para a restauração de florestas tropicais. Assim, essa pesquisa foi desenvolvida com o objetivo de avaliar a contribuição de adaptações locais e da plasticidade no crescimento de juvenis para a ocorrência das espécies de palmeira *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* em diferentes florestas tropicais do Estado de São Paulo. As sementes de *E. edulis* foram coletadas na Floresta de Restinga, na Floresta Estacional Semidecidual e na Floresta Ombrófila Densa (bioma Mata Atlântica), e as de *S. romanzoffiana* nas mesmas Floresta Estacional Semidecidual e Floresta de Restinga, e também no Cerradão (bioma Cerrado). Essas sementes foram utilizadas na produção de plântulas para uso em experimentos de jardim comum (cultivo em viveiro florestal, sombreamento de 50% e sacos plásticos contendo solo adubado) e de transplantes recíproco nas áreas de estudo (o transplante recíproco de *S. romanzoffiana* foi realizado apenas entre as procedências da Floresta Estacional Semidecidual e do Cerradão). Transcorridos 12 e 10 meses, respectivamente, para *E. edulis* e *S. romanzoffiana*, os juvenis foram removidos dos sacos plásticos/parcelas com raiz, secos em estufa a 70°C por 72 h, e utilizados para a avaliação da massa de matéria seca total, de lâmina foliar, de parte aérea e de raízes, e para a determinação da razão entre a massa de matéria seca de raízes e a da parte aérea. Os resultados indicaram haver uma vantagem adaptativa do material local no transplante recíproco para o crescimento de juvenis de *E. edulis* na Floresta de Restinga, onde todas as variáveis utilizadas para a quantificação do crescimento foram superiores para os juvenis produzidos com sementes locais; essa vantagem de juvenis de origem local não foi observada na Floresta Estacional Semidecidual e na Floresta Ombrófila Densa. O crescimento dos juvenis de *E. edulis* não diferiu entre as procedências no experimento de jardim comum, mas foi superior para os indivíduos de *S. romanzoffiana* produzidos com sementes do Cerradão. Contudo, essa superioridade não se refletiu em crescimento diferenciado nos transplantes recíprocos, não tendo havido adaptação local de *S. romanzoffiana* para o crescimento de juvenis na Floresta Estacional Semidecidual e no Cerradão. Assim, a Floresta de Restinga e o Cerradão devem ser particularmente tratados como zonas ecológicas para a coleta de sementes de, respectivamente, *E. edulis* e *S. romanzoffiana*, contribuindo para a auto perpetuação das populações introduzidas nas ações de restauração ecológica dos biomas Mata Atlântica e Cerrado.

Palavras-chave: Ecótipos; Transplante recíproco; Jardim comum; Restauração ecológica

## Abstract

Species with wide geographic and ecological distribution may have local adaptations to their different habitats, increasing the chances of arising local adaptations. In such cases, ecotypes identification may be fundamental for the reintroduction of keystone palm species during tropical forest restoration. Thus, it was investigated the contribution of local adaptation and plasticity in juveniles growth for the occurrence of the palm species *Euterpe edulis* and *Syagrus romanzoffiana* in different forest types of the São Paulo State. *E. edulis* seeds were harvested in the Restinga Forest, Seasonally Dry Forest and Atlantic Rainforest (Atlantic Forest biome) and *S. romanzoffiana* seeds in the same Restinga Forest and Seasonally Dry Forest, and also in the Cerradão (Cerrado biome). These seeds were used in the production of seedlings to be used in common garden (growth in nursery, 50% shading, plastic bags filled with fertilized soil) and reciprocal transplant in the study areas (*S. romanzoffiana* reciprocal transplant was only carried out with the Seasonally Dry Forest and Cerradão provenances). After 12 and 10 months, respectively, for *E. edulis* and *S. romanzoffiana*, the juveniles were removed from the plastic bags/plots containing roots and oven-dried 70°C for 72 h for the evaluation of the dry mass of entire juveniles and their leaf blade, shoot and roots, despite the ratio root/shoot dry mass. The results indicated an adaptive advantage of local materials in the reciprocal transplant for *E. edulis* juveniles growth in the Restinga Forest, where all variables used to quantify their growth were higher for the juveniles produced with local seeds; this advantage of local juveniles was neither observed in the Seasonally Dry Forest nor in the Atlantic Rainforest. *E. edulis* juveniles growth did not differ among provenances in the common garden experiment, but it was higher for *S. romanzoffiana* individuals produced with seeds from Cerradão. However, this advantage did not resulted in higher juveniles growth for this seed provenance in the reciprocal transplants carried out in the Seasonally Dry Forest and Cerradão. Hence, Restinga Forest and Cerradão should particularly be considered as ecological seed zones for, respectively, *E. edulis* and *S. romanzoffiana*, contributing for the self-perpetuation of populations introduced by restoration ecology efforts in the Atlantic Forest and Cerrado biomes.

Keywords: Ecotypes; Reciprocal transplants; Common garden; Restoration ecology

## 6.1 Introdução

As palmeiras têm se adaptado com sucesso ao longo de sua história evolutiva às mudanças climáticas globais, redefinindo sua distribuição como resposta às oscilações da temperatura na Terra. Durante o final do período Cretáceo e início do Terciário, quando o clima era mais quente que o atual, as palmeiras estavam

amplamente distribuídas em todo o Hemisfério Norte (KVACEK; HERMAN, 2004). Contudo, as espécies de palmeiras migraram das latitudes mais altas para os trópicos com o resfriamento do clima durante o Terciário (LAVIN; LUCKOW, 1993), sendo esse processo necessário em função dessas plantas não tolerarem temperaturas baixas o suficiente para causar o congelamento de tecidos, o qual resulta na cavitação irreversível de elementos dos vasos condutores (TOMLINSON, 2006). Assim, parte das palmeiras da América do Sul provavelmente tem origem na imigração de espécies de latitudes mais altas em direção às latitudes mais baixas (BJORHOLM et al., 2005).

A partir da gradativa ocupação dos trópicos por palmeiras, eventos de vicariância podem ter contribuído para a especiação e a diversificação de espécies na família Arecaceae (BJORHOLM et al., 2005), de forma que o surgimento de adaptações locais em populações vicariantes certamente teve participação fundamental na condução dos eventos de especiação. Nesse sentido, a ampla heterogeneidade ecológica presente em ecossistemas tropicais contribuiu para que Arecaceae se tornasse uma das famílias vegetais mais diversificadas e ecologicamente importantes nesses ecossistemas (LAVIN; LUCKOW, 1993; HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; KVACEK; HERMAN, 2004; BJORHOLM et al., 2005).

Embora boa parte das espécies de palmeira seja especializada a determinados habitats (SOUZA; MARTINS, 2004; MONTUFAR; PINTAUD, 2006), diversas espécies ocorrem em condições ambientais ecologicamente contrastantes, sendo submetidas a diferentes pressões de seleção ao longo de seu ciclo de vida (BJORHOLM et al., 2006). Dentre os diferentes mecanismos adotados pelas plantas como estratégia para a colonização e sobrevivência em ambientes heterogêneos, mantendo o valor adaptativo da espécie mesmo quando há variação ambiental, destaca-se a plasticidade fenotípica (THOMPSON, 1991; SCHEINER, 1993).

As modificações fenotípicas têm importância evolutiva, pois permitem que os genótipos sobrevivam em ambientes diferentes, ampliem sua área de distribuição e dêem tempo para que mutações, recombinação e seleção ocorram, o que seria impossível caso o fenótipo fosse inalterável e os genótipos fossem simplesmente incapazes de sobreviver fora de seu ambiente original. Contudo, a redução do fluxo gênico entre populações alopátricas, combinada à seleção natural diferenciada para

cada habitat ocupado, pode levar ao surgimento de ecótipos (VIA et al., 1995; LINHART; GRANT, 1996). Os ecótipos são produtos diretos da divergência genética adaptativa resultante do processo de adaptação local em populações vicariantes, e devem exercer influência significativa no valor adaptativo geral da espécie ao se considerar os diferentes habitats por ela ocupados.

Algumas espécies de palmeira possuem importância destacada em ambientes tropicais por produzir considerável quantia de frutos e sementes que podem ser consumidos por uma grande variedade de vertebrados em períodos de escassez de alimento, sendo por isso consideradas espécies chave (TERBORGH, 1986; PERES, 1994; GALETTI; ZIPPARRO; MORELLATO, 1999; FADINI et al., 2009; GENINI; GALETTI; MORELLATO, 2009; GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009). A reintrodução dessas espécies de palmeira em programas de restauração ecológica de florestas tropicais é fundamental para a atração e manutenção de comunidades de frugívoros em áreas restauradas, os quais são essenciais para o restabelecimento dos processos ecológicos que possibilitam a auto perpetuação dessas florestas (JORDANO et al., 2006). Como diversas espécies chave de palmeira possuem ampla distribuição ecológica, a identificação e quantificação de adaptações em ecótipos são essenciais para se definir estratégias de reintrodução dessas espécies em florestas tropicais degradadas ou que foram submetidas à extração ilegal dessas palmeiras.

Assim, essa pesquisa foi desenvolvida com o objetivo de avaliar a contribuição de adaptações locais e da plasticidade para o crescimento de juvenis das espécies chave de palmeira *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* em diferentes formações florestais do Estado de São Paulo.

## 6.2 Material e métodos

### Espécies

*E. edulis* é uma palmeira de estipe única (5-15 m) endêmica da Mata Atlântica (ENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; SILVA-MATOS; FRECKLETON;

WATKINSON, 1999) e que é a espécie mais abundante na Floresta de Restinga e na Floresta Ombrófila Densa, correspondendo respectivamente a 19,8% e 21,5% das árvores com perímetro a altura do peito (pap) > 15 cm presentes em parcelas permanentes de 10 ha no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil (PARCELAS PERMANENTES, 2006). Seu palmito é o mais importante produto não madeireiro explorado da Mata Atlântica e, como resultado da exploração e comércio ilegais, essa espécie está ameaçada de extinção (GALETTI; FERNANDEZ, 1998; SILVA-MATOS; FRECKLETON; WATKINSON, 1999; REIS et al., 2000). *E. edulis* também é considerada uma espécie chave para frugívoros na Mata Atlântica (GALETTI; ZIPPARRO; MORELATTO, 1999; FADINI et al., 2009), por produzir frutos que podem ser consumidos por pelo menos 30 espécies de aves e 15 de mamíferos principalmente em períodos de maior escassez de recursos alimentares (GALETTI; ALEIXO, 1998; GALETTI; ZIPPARRO; MORELATTO, 1999; FLEURY; GALETTI, 2004; CASTRO; GALETTI; MORELLATO, 2007; FADINI et al., 2009).

*Syagrus romanzoffiana* Cham. é uma palmeira emergente de estipe única (20-25 m) amplamente distribuída na América do Sul (Brasil central e sul, Paraguai, Bolívia e Argentina), estando presente nos biomas brasileiros Mata Atlântica, Cerrado e Pampas (CARVALHO, 1994), tanto em solos permanentemente encharcados como em solos com expressiva limitação sazonal na disponibilidade de água (BERNACCI; MARTINS; SANTOS, 2008; GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009). É a palmeira mais abundante na Floresta Estacional Semidecidual (Bioma Mata Atlântica) e no Cerradão (Bioma Cerrado), correspondendo a 3,9% e 2,7% dos indivíduos com pap > 15 cm presentes em parcelas permanentes de 10 ha (PARCELAS PERMANENTES, 2006a). Essa espécie possui marcante importância como recurso alimentar para frugívoros e para predadores de sementes (GUIX; RUIZ, 1995; GALETTI et al., 2001; FLEURY; GALETTI, 2006), sendo por isso considerada uma espécie chave (GIOMBINI; BRAVO; MARTÍNEZ, 2009).

## Locais de estudo

Visando representar as formações florestais naturalmente ocupadas por ambas as espécies, foram estudadas populações de *E. edulis* na Floresta de Restinga (FR), na Floresta Ombrófila Densa (FOD) e na Floresta Estacional Semidecidual (FES), e populações de *S. romanzoffiana* na FR, na FES e no Cerradão (C) no entorno de quatro parcelas permanentes de 10 ha inseridas em Unidades de Conservação do Estado de São Paulo (Figura 1; Tabela 1).

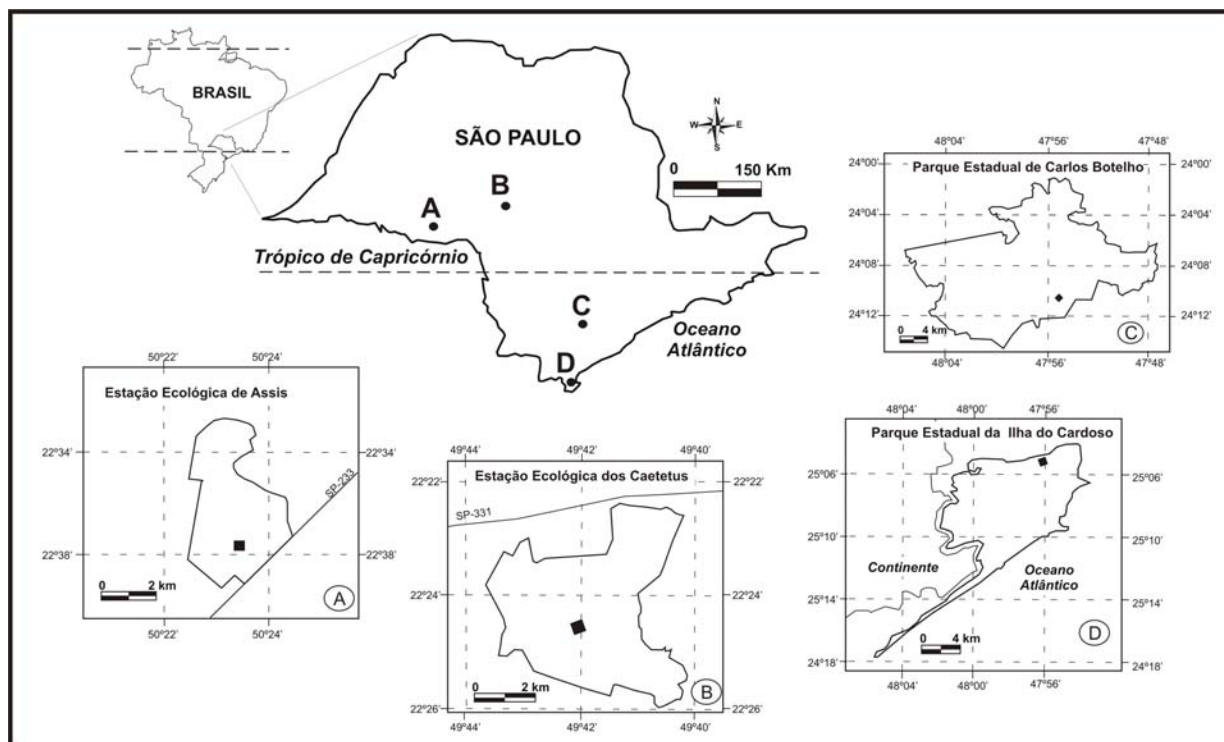


Figura 1 - Locais de realização dos experimentos: A - Estação Ecológica de Assis (Cerradão), B - Estação Ecológica dos Caetetus (Floresta Estacional Semidecidual), C - Parque Estadual de Carlos Botelho (Floresta Ombrófila Densa) e D - Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Floresta de Restinga). Os quadrados negros dentro de cada área representam as Parcelas Permanentes de 10 ha, cujo entorno foi utilizado para os experimentos

FR, FOD e FES pertencem ao bioma Mata Atlântica, sendo o terceiro maior (~1 milhão de km<sup>2</sup>) bioma brasileiro (IBGE, 2006) e o mais ameaçado. Sua cobertura natural foi reduzida para 11-16%, e 80% dos remanescentes tem menos de 50 ha (RIBEIRO et al., 2009). Esse é um bioma único caracterizado por alta diversidade de espécies e altos níveis de endemismo, com riqueza de plantas estimadas em 20.000 espécies, das quais 6.000 são endêmicas (MITTERMEIER et al., 2004). Esses atributos incluíram tal bioma nos 25 “hotspots” mundiais para conservação da biodiversidade (MYERS et al. 2000; LAURANCE, 2009). Como resultado, a Mata Atlântica tem concentrado importantes esforços de restauração ecológica (WUETHRICH, 2007; RODRIGUES et al., 2009), os quais demandam informações sobre a existência de ecótipos para a perpetuação efetiva das populações vegetais reintroduzidas nas áreas restauradas.

Já a formação florestal C faz parte do bioma Cerrado, o qual representa o segundo (~2 milhões de km<sup>2</sup>) maior bioma brasileiro (IBGE, 2006). Esse bioma, que possui cerca de 10.000 espécies vegetais, das quais aproximadamente 4.400 são endêmicas, teve sua área original drasticamente reduzida em cerca de 70% pela atividade antrópica, e se encontra hoje seriamente ameaçado (RATTER; RIBEIRO; BRIDGEWATER, 1997). Como resultado, o Cerrado também está incluído nos 25 “hotspots” mundiais para conservação da biodiversidade (MYERS et al., 2000).

Tabela 1 - Características bióticas e abióticas das formações florestais do Estado de São Paulo onde se avaliou a contribuição de adaptações locais e da plasticidade no crescimento de juvenis de *Euterpe edulis* e *Syagrus romanzoffiana* (dados obtidos em 256 subparcelas de 20 x 20 m inseridas em Parcelas Permanentes de 10,24 ha – PARCELAS PERMANENTES, 2006a, b).

| Características bióticas e abióticas                                                | Formações Florestais                                                                                                                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                                                                                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                                                   |                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
|-------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                                                                     | Floresta de Restinga                                                                                                                                                                                                                                                                           | Floresta Estacional Semidecidual                                                                                                                                                                                                                                                           | Floresta Ombrófila Densa                                                                                                                                                                                                                                          | Cerradão                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
| Clima (classificação de Köppen)                                                     | Tropical Super Úmido (Af), com forte influência da oceanidade, temperatura média = 22,4°C e precipitação = 2261 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                          | Sub-tropical úmido (Cwa), com moderada estação seca no inverno (deficiência hídrica = 10 mm), temperatura média = 21,4°C e precipitação = 1303 mm.                                                                                                                                         | Tropical Super Úmido (Af), temperatura média = 21,8°C e precipitação = 1582 mm, sem estação seca.                                                                                                                                                                 | Tropical de Savana (Aw), com marcante estação seca no inverno (déficit hídrico = 20 mm), temperatura média = 22,4°C e precipitação = 1255 mm.                                                                                                                                                      |
| Relevo                                                                              | Plano (altitude = 7 m)                                                                                                                                                                                                                                                                         | Plano a suave ondulado (altitude = 522 m)                                                                                                                                                                                                                                                  | Montanhoso (altitude = 400 m)                                                                                                                                                                                                                                     | Plano (altitude média = 505 m)                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Solo predominante                                                                   | Espodossolo Ferrocárbico: hidromórfico, arenoso (90% areia, 4% silte, 6% argila), baixa disponibilidade de nutrientes (P = 3,3 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,9 mmol/kg, Mg = 3,0 mmol/kg), ácido (pH <sub>CaCl2</sub> = 3,0) e alta concentração de alumínio (Al <sup>3+</sup> = 9,4 mmol/kg) | Argissolo: bem drenado, textura média argilosa (78% areia, 10% silte, 12% argila), alta concentração de nutrientes (P = 4,9 mg/kg, K = 3,1 mmol/kg, Ca = 38,7 mmol/kg, Mg = 8,5 mmol/kg), acidez reduzida (pH <sub>CaCl2</sub> = 5,1) e praticamente nula concentração de Al <sup>3+</sup> | Cambissolo: argiloso (45% areia, 17% silte, 38% argila), baixa concentração de nutrientes (P = 3,5 mg/kg, K = 1,9 mmol/kg, Ca = 3,8 mmol/kg, Mg = 3,2 mmol/kg), ácido (pH <sub>CaCl2</sub> = 3,8) e alta concentração de alumínio (Al <sup>3+</sup> = 20 mmol/kg) | Latossolo amarelo: bem drenado, arenoso (84% areia, 2% silte, 14% argila), baixa concentração de nutrientes (P = 3,5 mg/kg, K = 0,8 mmol/kg, Ca = 1,7 mmol/kg, Mg = 1,2 mmol/kg), ácido (pH <sub>CaCl2</sub> = 3,6) e alta concentração de alumínio (Al <sup>3+</sup> = 15 mmol.kg <sup>-1</sup> ) |
| Riqueza florística da Parcela Permanente (perímetro à altura do peito - pap >15 cm) | 114 espécies e 43 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                     | 148 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                 | 205 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                        | 118 espécies e 44 famílias                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Similaridade florística com as demais Parcelas Permanentes                          | 5,48% com a FES<br>13,87% com a FOD<br>7,25% com o C                                                                                                                                                                                                                                           | 5,48% com a FR<br>11,50% com a FOD<br>6,67% com o C                                                                                                                                                                                                                                        | 13,87% com a FR<br>11,50% com a FES<br>4,81% com o C                                                                                                                                                                                                              | 7,27% com a FR<br>6,67% com a FES<br>4,81% com a FOD                                                                                                                                                                                                                                               |
| Abundância de <i>Euterpe edulis</i> (pap > 15 cm)                                   | 19,8% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 300 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                                   | 0,1% do total de indivíduos (65ª espécie mais abundante - 1,3 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                               | 21,5% do total de indivíduos (1ª espécie mais abundante - 240 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                      | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Euterpe edulis</i>             | 7,4 ± 2 cm, N = 3.076                                                                                                                                                                                                                                                                          | 9.92 ± 3 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                       | 10,3 ± 4 cm, N = 2.307                                                                                                                                                                                                                                            | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Habitat predominante de <i>Euterpe edulis</i>                                       | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                  | ocorre predominantemente em Florestas Ribeirinhas e Florestas Paludícolas                                                                                                                                                                                                                  | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                     | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Abundância de <i>Syagrus romanzoffiana</i> (pap>15 cm)                              | 0,12% do total de indivíduos (68ª espécie mais abundante - 1,7 indivíduo/ha)                                                                                                                                                                                                                   | 3,9% do total de indivíduos (8ª espécie mais abundante - 31,0 indivíduos/ha)                                                                                                                                                                                                               | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                        | 2,7% do total de indivíduos (16ª espécie mais abundante - 26,1 indivíduo/ha)                                                                                                                                                                                                                       |
| Pap (> 15 cm, X ± DP) do estipe dos indivíduos de <i>Syagrus romanzoffiana</i>      | 18,9 ± 5 cm, N = 100                                                                                                                                                                                                                                                                           | 20,5 ± 4 cm, N = 309                                                                                                                                                                                                                                                                       | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                        | 11,5 ± 3 cm, N = 283                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Habitat predominante de <i>Syagrus romanzoffiana</i>                                | Ocorre predominantemente ao longo de cursos d'água, em solos melhor drenados                                                                                                                                                                                                                   | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                              | não ocorre                                                                                                                                                                                                                                                        | ocorre ao longo de todos os habitats dessa formação florestal                                                                                                                                                                                                                                      |



## Produção de mudas

A coleta de sementes foi realizada no início do período de frutificação em dez palmeiras matrizes ao longo de duas trilhas de cada Unidade de Conservação, respeitando uma distância mínima de 100 m entre matrizes. O despulpamento dos frutos de *E. edulis* foi realizado em laboratório pelo friccionamento dos mesmos em peneira na presença de água, e o dos frutos de *S. romanzoffiana* em uma máquina despulpadora. O processamento dos frutos para a obtenção das sementes foi feito de forma separada para cada matriz, de forma que não houvesse a mistura das sementes provenientes de diferentes populações nem a de sementes de diferentes matrizes para uma mesma população. A massa de matéria seca das sementes foi determinada pelo método da estufa ( $105\pm 3^{\circ}\text{C}$  por 24 horas), utilizando 20 sementes por matriz.

As sementes de cada matriz foram semeadas em caixas plásticas individualizadas contendo areia, respeitando-se a segregação já estabelecida durante a extração das sementes. Transcorridos 90 dias da semeadura, as plântulas produzidas foram transferidas para tubetes de polipropileno de  $56\text{ cm}^3$  contendo substrato orgânico, constituído de casca de pinus compostada e casca de arroz carbonizado, sendo esse substrato inerte em relação à disponibilidade de nutrientes. Não foi realizado qualquer tipo de adubação durante o desenvolvimento das plântulas, para que as mesmas dependessem exclusivamente das reservas acumuladas na semente para seu crescimento inicial. Essas plântulas foram mantidas em viveiro florestal coberto com sombrite 50% e com três irrigações diárias até que houvesse a completa expansão da folha primária. A procedência das sementes que originaram cada grupo de mudas foi controlada pelo uso de etiquetas plásticas com diferentes cores fixadas no colo de cada muda, e o número da matriz que originou as sementes foi registrado em cada etiqueta (Figura 2). Transcorridos dois meses do transplântio das plântulas de *E. edulis* e de *S. romanzoffiana* para os tubetes, as mudas foram utilizadas na instalação de experimentos de jardim comum e de transplante recíproco.

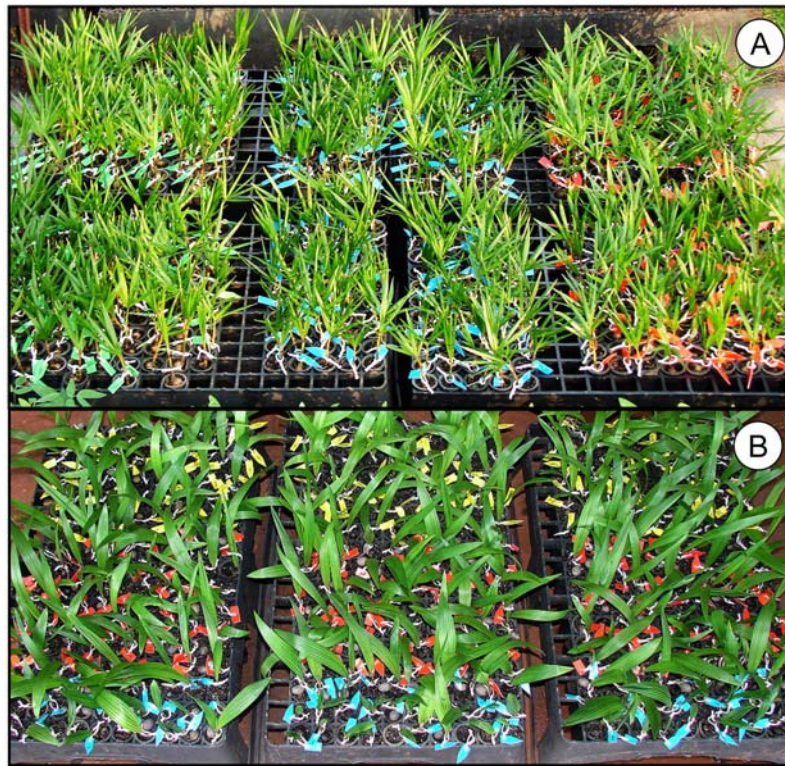


Figura 2 - Mudanças de *Euterpe edulis* (A) e de *Syagrus romanzoffiana* (B) contendo uma única folha expandida, as quais foram utilizadas nos experimentos de jardim comum e de transplante recíproco

### Jardim comum

Do grupo de mudas originadas pelas sementes de cada matriz de *E. edulis*, foram retiradas aleatoriamente duas mudas para o cultivo em jardim comum, totalizando vinte mudas por procedência. Para *S. romanzoffiana*, foram utilizadas mudas produzidas com as sementes de nove matrizes (duas mudas por matriz, 18 mudas por procedência). As mudas foram retiradas dos tubetes e transplantadas para sacos plásticos (22 cm de altura x 13 cm de diâmetro) contendo terra fertilizada, sendo mantidas em viveiro sob sombrite (50% de sombreamento) e com duas irrigações diárias. Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado para a distribuição das mudas de cada espécie no viveiro, e a cada dois meses, as mudas foram trocadas de lugar. As mudas de *E. edulis* e de *S. romanzoffiana* permaneceram nessa condição,

respectivamente, por 12 e 10 meses (Figura 3), quando as mudas foram então retiradas dos sacos plásticos e as raízes separadas da terra por meio da lavagem dessas raízes em água corrente, sobre uma peneira.



Figura 3 - Mudas de *Euterpe edulis* (A) e de *Syagrus romanzoffiana* com, respectivamente, 10 e 12 meses após o transplântio, quando o experimento de jardim comum foi então avaliado

## Transplante recíproco

Os transplantes recíprocos foram realizados com mudas de *E. edulis* produzidas com sementes de dez matrizes por procedência (FR, FES e FOD), e com mudas de *S. romanzoffiana* produzidas com sementes de oito matrizes da FES e do C. Para *S. romanzoffiana*, não foram utilizados juvenis produzidos com as sementes da FR devido à baixa disponibilidade de mudas, resultado das elevadas taxas de predação de sementes na fase pré-dispersão e da baixa germinação de sementes não predadas.

As mudas produzidas com as sementes de *E. edulis* coletadas na FR foram transplantadas na própria FR, na FOD e na FES; as produzidas com sementes da FOD foram transplantadas na própria FOD, na FR e na FES, e as produzidas com sementes da FES foram transplantadas na própria FES, na FOD e na FR. As mudas de *S. romanzoffiana* produzidas com as sementes da FES foram transplantadas para a própria FES e para o C, e as mudas produzidas com as sementes do C foram transplantadas para o próprio C e para a FES. Foram utilizados dez blocos experimentais em cada local de estudo, alocados ao longo de duas trilhas inseridas em cada formação florestal (cinco blocos por trilha). Em cada trilha, os blocos foram alocados a uma distância de 100 m um dos outros, a 20 m alternadamente à direita e à esquerda da trilha. Cada bloco continha 10 mudas de cada procedência de *E. edulis* e oito mudas de *S. romanzoffiana* das procedências FES e C (uma muda representante de cada matriz). Foram utilizadas mudas produzidas com as sementes das mesmas matrizes em todos os transplantes, de forma que pelo menos metade do genoma foi exatamente repetida em todos os transplantes. As mudas foram plantadas nos blocos com espaçamento de 30 cm entre si e em distribuição inteiramente aleatorizada. Transcorridos dez e doze meses, respectivamente, do plantio das mudas de *E. edulis* e de *S. romanzoffiana*, indivíduos inteiros dessas espécies, contendo as raízes, foram removidos dos blocos com o auxílio de uma pá. Posteriormente, as raízes foram separadas do solo que estava aderido às mesmas manualmente (Figura 4). Os juvenis dessas espécies foram posteriormente lavados em água corrente, sobre uma peneira, para remover o solo aderido às folhas, ao estipe e às raízes, para que então esses indivíduos pudessem ser utilizados nas avaliações.





Figura 4 – Bloco experimental contendo juvenis de *Euterpe edulis* com 1 ano pós transplântio (A), retirada de um indivíduo juvenil inteiro dessa espécie com o auxílio de uma pá (B) e remoção do solo aderido às raízes de um indivíduo de *Syagrus romanzoffiana* (C)

### Avaliação do valor adaptativo dos juvenis

Tanto para o experimento de jardim comum como para o de transplante recíproco, os indivíduos foram submetidos à secagem em estufa por 72 h, a 70°C. No experimento de jardim comum, foram avaliados os parâmetros (i) número de folhas, (ii) massa de matéria seca da lâmina foliar, (iii) massa de matéria seca conjunta da raque, da bainha e do estipe, (iv) massa de matéria seca da parte aérea, (v) massa de matéria seca das raízes e (vi) massa de matéria seca total do indivíduo. No experimento de transplante recíproco, foram avaliados os parâmetros (i) massa de matéria seca da lâmina foliar, (ii) massa de matéria seca das raízes, (iii) massa de matéria seca da parte aérea, (iv) massa de matéria seca total do indivíduo e (v) a razão entre a massa de matéria seca das raízes e a massa de matéria seca da parte aérea.

## Análise dos dados

No experimento de jardim comum, adotou-se o delineamento inteiramente casualizado, considerando como níveis de fator as procedências (FR, FOD e FES para *E. edulis*, e FES, FR e C para *S. romanzoffiana*) e como repetições as mudas produzidas a partir das sementes de cada matriz (duas mudas de cada uma das 10 e 9 matrizes por procedência, respectivamente, para *E. edulis* e *S. romanzoffiana*). Foi aplicada uma ANOVA aos dados, seguido da comparação múltipla entre médias pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Nos experimentos de transplante recíproco, adotou-se o delineamento de blocos aleatorizados. Para *E. edulis*, foi aplicada uma ANOVA em esquema fatorial e com dois fatores aos dados de massa de matéria seca da lâmina foliar (dados transformados para raiz quadrada), massa de matéria seca das raízes (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ), massa de matéria seca da parte aérea (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ), massa de matéria seca total do indivíduo (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ) e razão entre a massa de matéria seca das raízes e a massa de matéria seca da parte aérea (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ), visando avaliar se houve diferenças significativas no crescimento de juvenis entre as procedências de sementes em cada local de transplante (avaliação da adaptação local) e entre diferentes locais de transplante para uma dada procedência de semente (avaliação da plasticidade). A massa de matéria seca de sementes foi inserida como co-variável no ajuste do modelo quando o efeito na variável dependente foi significativo. Em seguida, foi realizada a comparação múltipla entre as médias pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Para *S. romanzoffiana*, foi aplicado um teste-*t* pareado aos dados de massa de matéria seca da lâmina foliar (dados transformados para raiz quadrada), massa de matéria seca das raízes (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ), massa de matéria seca da parte aérea (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ), massa de matéria seca total do indivíduo (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ) e razão entre a massa de matéria seca das raízes e a massa de matéria seca da parte aérea (dados transformados para  $\text{Log}_{10}$ ), visando avaliar se houve diferenças no crescimento de juvenis entre as procedências de sementes em cada local de transplante (avaliação da adaptação local) e entre

diferentes locais de transplante para uma dada procedência de semente (avaliação da plasticidade).

### 6.3 Resultados

Os juvenis de *E. edulis* produzidos com sementes das três procedências não diferiram entre si quanto aos diferentes parâmetros avaliados no experimento de jardim comum (Tabela 2). Contudo, houve diferenças significativas de massa de matéria seca de todos os parâmetros avaliados entre os locais de origem de *S. romanzoffiana* (Tabela 2), havendo maior crescimento dos juvenis dessa espécie produzidos com sementes provenientes do C (Tabela 3).

Tabela 2 – Efeito<sup>1</sup> da procedência de sementes (fator) de *Euterpe edulis* (Floresta de Restinga, Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual) e de *Syagrus romanzoffiana* (Floresta de Restinga, Floresta Estacional Semidecidual e Cerradão) na massa de matéria seca de diferentes partes de juvenis e no número de folhas dos mesmos

| Variáveis dependentes e fator                         | F                        | G.L. | P>F    | F                               | G.L. | P>F               |
|-------------------------------------------------------|--------------------------|------|--------|---------------------------------|------|-------------------|
|                                                       | a) <i>Euterpe edulis</i> |      |        | b) <i>Syagrus romanzoffiana</i> |      |                   |
| Massa de matéria seca da raiz                         |                          |      |        |                                 |      |                   |
| Procedência de sementes                               | 2,42                     | 2,57 | 0,0978 | 15,58                           | 2,51 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Massa de matéria seca do estipe, da bainha e da raque |                          |      |        |                                 |      |                   |
| Procedência de sementes                               | 1,00                     | 2,57 | 0,3728 | 14,67                           | 2,51 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Massa de matéria seca da lâmina foliar                |                          |      |        |                                 |      |                   |
| Procedência de sementes                               | 2,54                     | 2,57 | 0,0875 | 12,18                           | 2,51 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Massa de matéria seca da parte aérea                  |                          |      |        |                                 |      |                   |
| Procedência de sementes                               | 1,68                     | 2,57 | 0,1961 | 14,06                           | 2,51 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Massa de matéria seca total do indivíduo              |                          |      |        |                                 |      |                   |
| Procedência de sementes                               | 1,95                     | 2,57 | 0,1518 | 15,77                           | 2,51 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Número de folhas                                      |                          |      |        |                                 |      |                   |
| Procedência de sementes                               | 1,43                     | 2,57 | 0,2467 | 0,24                            | 2,51 | 0,7858            |
| Massa de matéria seca da lâmina foliar por folha      |                          |      |        |                                 |      |                   |
| Procedência de sementes                               | 1,33                     | 2,57 | 0,2724 | 13,88                           | 2,51 | <b>&lt;0,0001</b> |

<sup>1</sup>diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) estão indicadas em negrito

Tabela 3 – Comparação entre a massa de matéria seca<sup>1</sup> de diferentes partes de juvenis de *Syagrus romanzoffiana* produzidos a partir de sementes coletadas na Floresta de Restinga (FR), na Floresta Estacional Semidecidual (FES) e no Cerradão (C)

| Variáveis dependentes e fator                             | Procedência de sementes |        |        |
|-----------------------------------------------------------|-------------------------|--------|--------|
|                                                           | FR                      | FES    | C      |
| Massa de matéria seca da raiz (g)                         | 2,8 B                   | 3,3 B  | 5,6 A  |
| Massa de matéria seca do estipe, da bainha e da raque (g) | 2,4 B                   | 3,0 B  | 4,5 A  |
| Massa de matéria seca da lâmina foliar (g)                | 3,3 B                   | 3,7 B  | 5,4 A  |
| Massa de matéria seca da parte aérea (g)                  | 5,7 B                   | 6,7 B  | 10,0 A |
| Massa de matéria seca total do indivíduo (g)              | 8,6 B                   | 10,1 B | 15,6 A |
| Massa de matéria seca da lâmina foliar por folha (g)      | 0,8 B                   | 0,7 B  | 1,1 A  |

<sup>1</sup>Valores seguidos por letras maiúsculas iguais na linha não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

No transplante recíproco de *E. edulis*, houve diferenças significativas no crescimento de juvenis entre as procedências de sementes, em cada local de transplante, em relação à massa de matéria seca da lâmina foliar, à massa de matéria seca da parte aérea, à massa de matéria seca total do indivíduo e à razão entre a massa de matéria seca das raízes e a massa de matéria seca da parte aérea (relação raiz/parte aérea), indicando que as populações da FR, FOD e FES apresentaram diferentes valores adaptativos para essa fase do ciclo de vida vegetal (Tabela 4). Tais resultados não foram afetados pela massa de matéria seca média do grupo de sementes que originou os juvenis. A massa de matéria seca da lâmina foliar foi o caractere adaptativo mais afetado pelos locais de transplante, embora outras variáveis, como a relação raiz/parte aérea, também tenham sido afetadas (Tabela 5).



Tabela 4 - Efeito<sup>1</sup> da procedência (fator) e da massa de matéria seca de sementes (covariável) no crescimento de juvenis (dados transformados para Log<sub>10</sub>, exceto a massa seca da lâmina foliar, que foi transformada para raiz quadrada) de *Euterpe edulis* originados por sementes de diferentes procedências e plantados em diferentes formações florestais do bioma Mata Atlântica (FES - Floresta Estacional Semidecidual, FOD – Floresta Ombrófila Densa, FR – Floresta de Restinga). A massa de matéria seca de sementes apenas foi inserida como co-variável no ajuste do modelo quando o efeito na variável foi significativo

| Variáveis dependentes, fator e covariável | F      | G.L.  | P>F           | F      | G.L.  | P>F           | F     | G.L.  | P>F               |
|-------------------------------------------|--------|-------|---------------|--------|-------|---------------|-------|-------|-------------------|
|                                           | a) FES |       |               | b) FOD |       |               | c) FR |       |                   |
| Massa seca de raiz                        |        |       |               |        |       |               |       |       |                   |
| Procedência                               | 1,58   | 2,121 | 0,2110        | 0,88   | 2,148 | 0,4153        | 1,94  | 2,118 | 0,1481            |
| Massa seca de sementes                    | 0,08   | 1,121 | 0,7805        | 0,18   | 1,148 | 0,6679        | 0,13  | 1,118 | 0,7230            |
| Massa seca da lâmina foliar               |        |       |               |        |       |               |       |       |                   |
| Procedência                               | 4,31   | 2,121 | <b>0,0156</b> | 7,49   | 2,148 | <b>0,0008</b> | 10,55 | 2,118 | <b>&lt;0,0001</b> |
| Massa seca de sementes                    | 0,20   | 1,121 | 0,1653        | 0,01   | 1,148 | 0,9295        | 0,82  | 1,118 | 0,3683            |
| Massa seca da parte aérea                 |        |       |               |        |       |               |       |       |                   |
| Procedência                               | 5,67   | 2,121 | <b>0,0044</b> | 6,46   | 2,148 | <b>0,0020</b> | 9,28  | 2,118 | <b>0,0002</b>     |
| Massa seca de sementes                    | 0,24   | 1,121 | 0,6226        | 0,28   | 1,148 | 0,5984        | 1,60  | 1,118 | 0,2082            |
| Massa seca total                          |        |       |               |        |       |               |       |       |                   |
| Procedência                               | 4,88   | 2,121 | <b>0,0092</b> | 4,47   | 2,148 | <b>0,0130</b> | 6,62  | 2,118 | <b>0,0019</b>     |
| Massa seca de sementes                    | 0,21   | 1,121 | 0,6499        | 0,02   | 1,148 | 0,8934        | 1,12  | 1,118 | 0,2915            |
| Relação raiz/parte aérea                  |        |       |               |        |       |               |       |       |                   |
| Procedência                               | 5,27   | 2,121 | <b>0,0064</b> | 3,96   | 2,148 | <b>0,0212</b> | 8,72  | 2,118 | <b>0,0003</b>     |
| Massa seca de sementes                    | 0,01   | 1,121 | 0,9287        | 0,69   | 1,148 | 0,4079        | 1,61  | 1,118 | 0,2066            |

<sup>1</sup>diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) estão indicadas em negrito

Tabela 5 - Efeito<sup>1</sup> do local de transplante (fator) e da massa de matéria seca de sementes (covariável) para crescimento de juvenis de *Euterpe edulis* (dados transformados para Log<sub>10</sub>, exceto a massa seca da lâmina foliar, que foi transformada para raiz quadrada) originados por sementes de diferentes procedências e plantados em diferentes formações florestais do bioma Mata Atlântica (FES - Floresta Estacional Semidecidual, FOD – Floresta Ombrófila Densa, FR – Floresta de Restinga). A massa de matéria seca de sementes apenas foi inserida como co-variável no ajuste do modelo quando o efeito na variável dependente foi significativo

| Variáveis dependentes, fator e covariável | F      | G.L.  | P>F           | F      | G.L.  | P>F           | F     | G.L.  | P>F           |
|-------------------------------------------|--------|-------|---------------|--------|-------|---------------|-------|-------|---------------|
|                                           | a) FES |       |               | b) FOD |       |               | c) FR |       |               |
| Massa seca de raiz                        |        |       |               |        |       |               |       |       |               |
| Local de transplante                      | 0,62   | 2,112 | 0,5392        | 1,16   | 2,130 | 0,1371        | 2,00  | 2,144 | 0,1390        |
| Massa seca de sementes                    | 3,19   | 1,112 | 0,0768        | 0,51   | 1,130 | 0,4781        | 1,50  | 1,144 | 0,2225        |
| Massa seca da lâmina foliar               |        |       |               |        |       |               |       |       |               |
| Local de transplante                      | 5,78   | 2,112 | <b>0,0410</b> | 3,59   | 2,130 | <b>0,0305</b> | 6,33  | 2,144 | <b>0,0023</b> |
| Massa seca de sementes                    | 6,19   | 1,112 | <b>0,0143</b> | 0,01   | 1,130 | 0,9223        | 2,58  | 1,144 | 0,1106        |
| Massa seca da parte aérea                 |        |       |               |        |       |               |       |       |               |
| Local de transplante                      | 2,22   | 2,112 | 0,1130        | 2,24   | 2,130 | 0,1101        | 7,75  | 2,144 | <b>0,0006</b> |
| Massa seca de sementes                    | 8,01   | 1,112 | <b>0,0055</b> | 0,41   | 1,130 | 0,5247        | 4,05  | 1,144 | <b>0,0467</b> |
| Massa seca total                          |        |       |               |        |       |               |       |       |               |
| Local de transplante                      | 1,75   | 2,112 | 0,1790        | 1,99   | 2,130 | 0,1405        | 6,19  | 2,144 | <b>0,0026</b> |
| Massa seca de sementes                    | 0,10   | 1,112 | <b>0,0089</b> | 0,05   | 1,130 | 0,8248        | 3,71  | 1,144 | 0,0561        |
| Relação raiz/parte aérea                  |        |       |               |        |       |               |       |       |               |
| Local de transplante                      | 1,33   | 2,112 | 0,2699        | 3,79   | 2,130 | <b>0,0251</b> | 4,74  | 2,144 | <b>0,0101</b> |
| Massa seca de sementes                    | 1,64   | 1,112 | 0,2027        | 1,90   | 1,130 | 0,1709        | 4,78  | 1,144 | 0,0098        |

<sup>1</sup>diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) estão indicadas em negrito

Houve adaptação local para o crescimento de juvenis de *E. edulis* na FR, refletindo-se em valores superiores de massa de matéria seca da lâmina foliar, da parte aérea e da planta como um todo em comparação com os juvenis produzidos pelas sementes da FES e da FOD e transplantados para a própria FR. Não houve adaptação local para o crescimento de juvenis dessa espécie na FES, onde os indivíduos de origem da FR apresentaram maior crescimento que os indivíduos de origem local, nem adaptações locais para a FOD, onde o crescimento dos juvenis produzidos com sementes locais não diferiu do observado em juvenis produzidos com sementes da FR (Tabela 6). Nas três as formações florestais onde se instalaram os experimentos de transplante recíproco (FR, FES e FOD), houve maior investimento de biomassa proporcionalmente em relação à parte aérea (relação raiz/parte aérea) nos juvenis de *E. edulis* produzidos com sementes da FES (Tabela 6).

A massa de matéria seca da lâmina foliar foi maior tanto para a procedência FES como para a FOD, quando o transplante foi realizado na FES (Tabela 6).

Tabela 6 - Valor adaptativo<sup>1</sup> durante o crescimento de juvenis da palmeira *Euterpe edulis* originadas por sementes de diferentes procedências e transplantadas para diferentes formações florestais do bioma Mata Atlântica Floresta (FOD - Ombrófila Densa, FES - Floresta Estacional Semidecidual, FR - Floresta de Restinga), onde experimentos de transplante recíproco foram conduzidos (dados originais estão apresentados na tabela)

| Variáveis/procedência da semente | Locais de transplante |          |                |
|----------------------------------|-----------------------|----------|----------------|
|                                  | FOD                   | FES      | FR             |
| massa seca de raiz (mg)          |                       |          |                |
| FOD                              | 145 Aa                | 172 Aa   | 135 Aa         |
| FES                              | 168 Aa                | 179 Aa   | 161 Aa         |
| FR                               | 170 Aa                | 193 Aa   | 187 Aa         |
| massa seca de lâmina foliar (mg) |                       |          |                |
| FOD                              | 187 Bab               | 247 Aab  | <b>190 Bb</b>  |
| FES                              | 159 Bb                | 233 Ab   | <b>171 Bb</b>  |
| FR                               | 229 Ba                | 286 Aa   | <b>280 Aa</b>  |
| massa seca de parte aérea (mg)   |                       |          |                |
| FOD                              | 378 Bab               | 468 Aab  | <b>399 ABb</b> |
| FES                              | 344 Ab                | 441 Ab   | <b>388 Ab</b>  |
| FR                               | 448 Ba                | 551 Aa   | <b>589 Aa</b>  |
| massa seca total (mg)            |                       |          |                |
| FOD                              | 524 Ba                | 640 Aab  | <b>533 Bb</b>  |
| FES                              | 512 Aa                | 619 Ab   | <b>549 Ab</b>  |
| FR                               | 618 Ba                | 744 Aa   | <b>776 Aa</b>  |
| relação raiz parte aérea         |                       |          |                |
| FOD                              | 0,43 Ab               | 0,38 Bb  | 0,37 Bb        |
| FES                              | 0,61 Aa               | 0,43 Aa  | 0,45 Aa        |
| FR                               | 0,40 Ab               | 0,38 ABb | 0,33 Bb        |

<sup>1</sup>casos de adaptação local estão indicados em negrito. Valores seguidos por letras minúsculas iguais na coluna ou por letras maiúsculas iguais na linha não diferem pelo teste de Tukey ( $P < 0,05$ ).

Não houve adaptação local no crescimento de juvenis de *S. romanzoffiana* para a FES e C, embora diferenças de valor adaptativo entre os juvenis dessas duas populações tenham sido observadas no experimento de jardim comum (Tabela 7).

Tabela 7 - Efeito<sup>1</sup> da procedência de sementes (fator) no crescimento de juvenis de *Syagrus romanzoffiana* (dados transformados para Log<sub>10</sub>, exceto a massa seca da lâmina foliar, que foi transformada para raiz quadrada) em transplante recíproco realizado no Cerradão (C) e na Floresta Estacional Semidecidual (FES) com mudas produzidas a partir de sementes coletadas nessas duas formações florestais

| Variáveis                              | <i>t</i> | G.L. | <i>P</i> > <i>F</i> | <i>t</i> | G.L. | <i>P</i> > <i>F</i> |
|----------------------------------------|----------|------|---------------------|----------|------|---------------------|
|                                        | a) C     |      |                     | b) FES   |      |                     |
| Massa de matéria seca de raízes        | 0,03     | 6    | 0,98                | 2,04     | 9    | 0,07                |
| Massa de matéria seca da lâmina foliar | -1,60    | 6    | 0,16                | 1,17     | 9    | 0,27                |
| Massa de matéria seca da parte aérea   | -1,87    | 6    | 0,11                | 1,54     | 9    | 0,16                |
| Massa de matéria seca total            | -1,30    | 6    | 0,24                | 1,89     | 9    | 0,09                |
| Relação raiz/parte aérea               | 1,96     | 6    | 0,10                | 1,26     | 9    | 0,24                |

<sup>1</sup>diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) estão indicadas em negrito

Houve diferença significativa no desenvolvimento dos juvenis produzidos pelas sementes da FES em relação ao local de transplante (Tabela 8). Tais juvenis apresentaram maiores massas de matéria seca total, de raízes, de lâmina foliar e de parte aérea (Tabela 9), evidenciando que as condições ambientais presentes no C foram mais favoráveis para o crescimento em comparação com as condições presentes na FES.

Tabela 8 - Efeito<sup>1</sup> do local de transplante (fator) no crescimento de juvenis de *Syagrus romanzoffiana* (dados transformados para Log<sub>10</sub>, exceto a massa seca da lâmina foliar, que foi transformada para raiz quadrada) em transplante recíproco realizado no Cerradão (C) e na Floresta Estacional Semidecidual (FES) com mudas produzidas a partir de sementes coletadas nessas duas formações florestais

| Variáveis                              | <i>t</i> | G.L. | <i>P</i> > <i>F</i> | <i>t</i> | G.L. | <i>P</i> > <i>F</i> |
|----------------------------------------|----------|------|---------------------|----------|------|---------------------|
|                                        | a) C     |      |                     | b) FES   |      |                     |
| Massa de matéria seca de raízes        | 1,92     | 15   | 0,07                | 8,18     | 15   | <b>&lt;0,0001</b>   |
| Massa de matéria seca da lâmina foliar | 1,31     | 15   | 0,21                | 4,75     | 15   | <b>&lt;0,0001</b>   |
| Massa de matéria seca da parte aérea   | 1,67     | 15   | 0,12                | 5,44     | 15   | <b>&lt;0,0001</b>   |
| Massa de matéria seca total            | 1,85     | 15   | 0,08                | 6,59     | 15   | <b>&lt;0,0001</b>   |
| Relação raiz/parte aérea               | 1,37     | 15   | 0,19                | 0,48     | 15   | 0,641               |

<sup>1</sup>diferenças significativas ( $P < 0,01$ ) estão indicadas em negrito

Tabela 9 - Valor adaptativo<sup>1</sup> durante o crescimento de juvenis da palmeira *Syagrus romanzoffiana* originados por sementes coletadas na Floresta Estacional Semidecidual (FES) e transplantados para a própria FES e também para o Cerradão (C) (dados originais estão apresentados na tabela)

| Variáveis                                   | C      | FES    |
|---------------------------------------------|--------|--------|
| Massa de matéria seca de raízes (mg)        | 0,15 A | 0,09 B |
| Massa de matéria seca da lâmina foliar (mg) | 0,26 A | 0,18 B |
| Massa de matéria seca da parte aérea (mg)   | 0,41 A | 0,26 B |
| Massa de matéria seca total (mg)            | 0,56 A | 0,35 B |

<sup>1</sup>Valores seguidos por letras maiúsculas iguais na linha não diferem pelo teste *t* ( $P < 0,01$ ).

## Discussão

A ausência de diferenças na massa de matéria seca entre juvenis de *E. edulis* nos experimentos de jardim comum indica que não há diferença de crescimento entre as procedências quando em condições não restritivas, de forma que possíveis variações de valor adaptativo possam se expressar apenas em condições ambientais que exijam uma performance diferenciada desses juvenis na fase de crescimento. Contudo, a maior massa de matéria seca dos juvenis de *S. romanzoffiana* produzidos com sementes provenientes do C indica que, mesmo em condições favoráveis ao crescimento, diferenças adaptativas puderam ser observadas nessa espécie.

Essas diferenças de crescimento entre procedências de *S. romanzoffiana* podem estar relacionadas às diferentes limitações ecofisiológicas para a ocorrência dessa espécie nos diferentes tipos de floresta. Como o C apresenta solos com considerável restrição na disponibilidade hídrica e nutricional, a população dessa formação florestal pode ter juvenis de maior rusticidade e tolerância a condições adversas. Assim, quando submetidos a condições em que os recursos limitantes ao crescimento estejam plenamente disponíveis, pode haver maior eficiência de uso desses recursos e, conseqüentemente, será observado maior crescimento dos juvenis. Embora *S. romanzoffiana* também ocorra na FR, os solos de baixa disponibilidade de nutrientes encontrados nessa formação florestal não podem ser considerados como um ambiente típico para essa espécie. *S. romanzoffiana* possui abundância consideravelmente inferior na parcela permanente inserida na FR (1,7 indivíduos/ha) em comparação com as parcelas permanentes inseridas na FES (31 indivíduos/ha) e no C (26 indivíduos/ha) e, além disso, essa espécie ocorre predominantemente na FR sobre depósitos primitivos de conchas e restos de animais marinhos utilizados na alimentação de populações humanas primitivas. Nessas áreas, conhecidas como “sambaquis”, a disponibilidade de nutrientes de forma geral, mas especialmente P e Ca ( $P = 123 \text{ mg/kg}$  and  $Ca = 96 \text{ mmol/kg}$ ), é maior que na FR como um todo, evidenciando que a menor disponibilidade de nutrientes é um limitante para a sobrevivência de *S. romanzoffiana*. Assim, considerando FES e C como ambientes típicos de *S. romanzoffiana*, verifica-se que as diferenças de disponibilidade de nutrientes entre

essas formações florestais pode ter resultado em uma pressão de seleção diferenciada, dando origem a divergências genéticas adaptativas em relação ao crescimento de juvenis. As significativas diferenças de diâmetro de estipe entre as palmeiras de *S. romanzoffiana* dessas duas formações florestais (Tabela 1) e as diferenças morfológicas encontradas entre indivíduos dessa espécie presentes em diferentes localidades (LORENZI, 2002) também ressaltam a possibilidade de existência de diferenças adaptativas entre as populações estudadas, favorecendo o surgimento de ecótipos.

Contudo, não foram observadas adaptações locais para as populações de *S. romanzoffiana* nos experimentos de transplante recíproco. O lento crescimento de plântulas dessa espécie, principalmente em condições naturais de interior de floresta, somado ao período restrito de duração do experimento (10 meses), pode ter limitado a possibilidade de identificação de adaptações locais para essa espécie. Apenas a título de comparação, os juvenis cultivados nos experimentos de jardim comum possuíam, ao final dos 10 meses de cultivo, massa de matéria seca total 25 vezes superior ao dos juvenis obtidos no transplante recíproco. Tal observação ressalta a necessidade metodológica em se trabalhar com experimentos de longa duração para a identificação e quantificação de ecótipos em árvores e palmeiras. Da mesma forma como já comentado para *S. romanzoffiana*, experimentos conduzidos em um período maior poderiam dar tempo para que as eventuais adaptações locais se expressassem para as populações de *E. edulis* da FES e da FOD, ampliando a representação de pressões de seleção divergentes que podem exercer influência na expressão de adaptações.

Contudo, essa limitação temporal para o estudo de adaptações locais em espécies de ciclo longo pode não ser um obstáculo para algumas espécies e situações. No caso particular de *E. edulis*, mesmo tendo os indivíduos avaliados nos transplantes massa de matéria seca total 44 vezes menor que a dos juvenis cultivados no experimento de jardim comum, foi possível observar a existência de adaptações locais para o crescimento de juvenis na FR, sugerindo a existência de um ecótipo para essa formação florestal.

Com base na história natural da vegetação de Restinga, não era de se esperar, a princípio, que houvesse adaptações locais para esse ambiente. Como resultado da



instabilidade geológica, já que ocorre sobre planícies sedimentares jovens, criadas e destruídas por mudanças cíclicas no nível do mar, o tempo para a especiação é reduzido. Consequentemente, a flora da restinga é essencialmente não endêmica, embora altamente diversificada, sendo um habitat marginal predominantemente formado pela colonização de outras espécies das florestas vizinhas presentes na encosta atlântica (SCARANO, 2002; 2009).

Considerando que a dispersão de sementes de *E. edulis* pode chegar a 20 km (GAJOTTO; GRATAPAGLIA; VENCovsky, 2003), que FOD e FR podem ter extensas áreas de contato, e que a FR é uma formação pioneira efêmera, é possível inferir que a população de *E. edulis* da FR seja um produto da colonização das áreas de FOD vizinhas via dispersão de sementes. Embora as populações de *E. edulis* da FR e da FOD não possam ser consideradas alopátricas, já que ocorrem juntas ao longo de toda a encosta atlântica, as diferenças fenológicas no florescimento e no período de frutificação entre as populações dessa espécie na FR e na FOD (CASTRO; GALETTI; MORELLATO, 2007) pode reduzir o efeito homogeneizador do fluxo gênico e favorecer o acúmulo de divergências genéticas adaptativas. Dado que as condições abióticas e, consequentemente, os filtros seletivos, são marcadamente diferentes entre a FOD e a FR, e que *E. edulis* ocorre em elevada densidade populacional na FR, o que aumenta a probabilidade de surgimento de variantes vantajosos para as condições específicas desse habitat, chega-se à hipótese plausível de surgimento de ecótipos mesmo para a FR. Assim, embora a duração desse ambiente seja inferior ao normalmente exigido para que os eventos de especiação se completem, os oito mil anos estimados da FR estudada (SAMPAIO et al., 2005) parecem ter sido suficiente para o surgimento de ecótipos nesse ambiente.

Os caracteres adaptativos que resultaram no ganho de competição dos juvenis de origem da FR em seu próprio ambiente podem ter inclusive favorecido um crescimento superior ao dos juvenis produzidos com sementes da FES, inclusive na própria FES. Na FES, a principal limitação para a ocorrência de *E. edulis* é a baixa disponibilidade hídrica do solo (BRANCALION, 2008), principalmente durante o período de déficit hídrico sazonal observado durante o inverno, o qual certamente restringe a sobrevivência e o crescimento de juvenis dessa espécie. Contudo, o inverno e a

primavera de 2009 foram os mais chuvosos dos últimos anos no Estado de São Paulo graças ao fenômeno El Niño (aquecimento superficial das águas do Oceano Pacífico equatorial), de forma que os juvenis submetidos às condições de transplante na FES não vivenciaram um período de déficit hídrico típico dessa floresta, e consequentemente, não foram submetidos ao principal filtro seletivo que limita a ocorrência de *E. edulis* nesse ambiente, que é um inverno seco. Em função dessa condição e do solo de maior fertilidade presente nessa formação florestal, os dados obtidos no estudo da plasticidade fenotípica indicaram que os juvenis de diferentes procedências de *E. edulis* apresentaram alguns dos maiores valores observados de massa de matéria seca total, de lâmina foliar e de parte aérea de juvenis na FES. Embora essas condições favoreçam o crescimento dos juvenis de forma geral, elas limitam a “resolução” do experimento de transplante recíproco, visto que tais condições de maior umidade no solo não representam aquelas que estiveram historicamente presentes ao longo do tempo evolutivo na FES, e que certamente condicionaram a ocorrência de espécies vegetais nessa formação florestal.

O maior investimento proporcional de biomassa no crescimento do sistema radicular em relação à parte aérea pelos juvenis de *E. edulis* produzidos com as sementes da FES, em todos os locais de transplante, indicou que os juvenis dessa procedência apresentaram uma estratégia de desenvolvimento que favorece a tolerância a períodos de estresse hídrico, tornando-os possivelmente melhores adaptados às condições de restrição hídrica no solo tipicamente presentes em áreas de FES. Embora essa característica não possa ser, a princípio, interpretada como uma adaptação local, já que não resultou em crescimento diferenciado de juvenis no campo, a maior relação raiz/parte aérea desses juvenis indica que os mesmos poderiam eventualmente ter uma sobrevivência e crescimento diferenciados em condições de restrição hídrica. O investimento proporcionalmente inferior no desenvolvimento da parte aérea pode efetivamente reduzir a biomassa do juvenil em função da redução da área foliar, que reduz a quantidade de fotoassimilados que podem ser produzidos pelo indivíduo. Contudo, embora possam apresentar crescimento vegetativo potencialmente inferior, juvenis com maior relação raiz/parte aérea podem superar com maior sucesso períodos de déficit hídrico sazonal, em função da menor evapotranspiração potencial e

da maior estrutura de sistema radicular para a absorção de água em camadas mais profundas do solo.

O fato dos juvenis de *S. romanzoffiana* originários da FES terem apresentado maior crescimento no C do que em seu próprio local de origem pode estar relacionado à maior incidência de luz no sub bosque dessa formação florestal, adicionalmente à maior disponibilidade hídrica atipicamente presente na estação seca de 2009. Essa diferença de resposta adaptativa dos juvenis provenientes de sementes da FES comparativamente aos do C, que não apresentaram variação de crescimento de juvenis nos diferentes locais de transplante, ressaltam a existência de divergência genética adaptativa entre essas populações, as quais podem se refletir em adaptações locais em outras fases do ciclo de vida vegetal.

### 6.3 Conclusões

A ocorrência de *Euterpe edulis* na Floresta de Restinga foi favorecida pela presença de adaptações locais no crescimento de juvenis, ao passo que o maior crescimento de juvenis de *Syagrus romanzoffiana* produzidos com sementes do Cerradão nos experimentos de jardim comum indicou a existência de divergência genética adaptativa nessa espécie. Assim, a Floresta de Restinga e o Cerradão devem ser particularmente tratados de forma diferenciada para a coleta de sementes de, respectivamente, *E. edulis* e *S. romanzoffiana* com diversidade genética elevada e adequada para cada área a ser restaurada, contribuindo para o sucesso das ações de restauração ecológica nos biomas Mata Atlântica e Cerrado.

### Referências

BERNACCI, L.C.; MARTINS, F.R.; SANTOS, F.A.M. Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 22, n. 1, p. 119-130, 2008.

BJORHOLM, S.; SVENNING, J.; BAKER, W.; SKOV, F.; BALSLEV, H. Historical legacies in the geographical diversity patterns of New World palm (Arecaceae) subfamilies. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 151, n. 1, p. 113-125, 2006.

BRANCALION, P.H.S. Palmiteiro (*Euterpe edulis*). In: CASTRO, P.R.C.; KLUGE, R.A.; SESTARI, I. (Ed.). **Manual de fisiologia vegetal: fisiologia de cultivos**. Piracicaba: Agronômica Ceres, 2008. p. 352-364.

CARVALHO, P.E.R. **Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Brasília: EMBRAPA; CNPF, SPI, 1994. 640 p.

CASTRO, E.R.; GALETTI, M.; MORELLATO, L.P.C. Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 7, p. 725-735, 2007.

FADINI, R.F.; FLEURY, M.; DONATTI, C.A.; GALETTI, M. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. **Acta Oecologica**, Paris, v. 35, n. 2, p. 188-196, 2009.

FLEURY, M.; GALETTI, M. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. **Acta Oecologica**, Mountrouge, v. 26, n. 1, p. 179-184, 2004.

\_\_\_\_\_. Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation. **Biological Conservation**, Essex, n. 1, v. 131, p. 1-13, 2006.

GAIOTTO, F.A.; GRATAPAGLIA, D.; VENCovsky, R. Genetic structure, mating system, and long distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). **Journal of Heredity**, London, v. 94, n. 5, p. 399-406, 2003.

GALETTI, M.; ALEIXO, A. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic Rain Forest of Brazil. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 286-293, 1998.

GALETTI, M.; FERNANDEZ, J.C. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, n. 2, p. 294-301, 1998.

GALETTI, M.; ZIPPARRO, V.; MORELLATO, L.P. Fruit phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. **Ecotropica**, Bonn, v. 5, n. 1, p. 115-122, 1999.

GALETTI, M.; KEUROGHLIAN, A.; HANADA, L.; MORATO, M.I. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 33, n. 4, p. 723-726, 2001.

GENINI, J.; GALETTI, M.; MORELLATO, P.C. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. **Flora**, Jena, n. 2, v. 204, p. 131-145, 2009.

GIOMBINI, M.I.; BRAVO, S.P.; MARTÍNEZ, M.F. Seed dispersal of the palm *Syagrus romanzoffiana* by tapirs in the semi-deciduous Atlantic Forest of Argentina. **Biotropica**, Lawrence, v. 41, n. 4, p. 408-413, 2009.

GUIX, J.C.; RUIZ, X. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 73, n. 4, p. 745-748, 1995.

HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. New Jersey: Princeton University Press, 1995. 353 p.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de biomas e de vegetação**. Disponível em: [http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia\\_visualiza.php?id\\_noticia=169&id=](http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/noticia_visualiza.php?id_noticia=169&id=). Acesso em: 12 nov. 2009.

JORDANO, P.; GALETTI, M.; PIZO, M.A.; SILVA, W.R. Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. In: DUARTE, C.F.; BERGALLO, H.G.; SANTOS, M.A. (Ed.). **Biologia da conservação**: essências. São Paulo: Ed. Rima, 2006. p. 411-436.

KVACEK, J.; HERMAN, A.B. Monocotyledons from the Early Campanian (Cretaceous) of Gröblich, Lower Austria. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Berlin, v. 128, n. 2, p. 323-353, 2004.

LAURANCE, W.F. Conserving the hottest of the hotspots. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p.1137, 2009.

LAVIN, M.; LUCKOW, M. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 80, n. 1, p. 1-14, 1993.

LINHART, Y.B.; GRANT, M.C. Evolutionary consequence of local genetic differentiation in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 27, n. 1, p. 237-277, 1996.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. 4. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002. v. 1, 368 p.

MITTERMEIER, R.; GIL, P.R.; HOFFMANN, M.; PILGRIM, J.D.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B. **Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered ecoregions**. Mexico City: CEMEX; Agrupacion Sierra Madre, 2004. v. 1, 640 p.

MONTUFAR, R.; PINTAUD, J. Variation in species composition, abundance and microhabitat preferences among western Amazonian *terra firme* palm communities. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 151, n. 1, p. 127-140, 2006.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

PARCELAS PERMANENTES-BIOTA-FAPESP. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte III: a vegetação**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

\_\_\_\_\_. **IV Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte II: fatores abióticos**. Disponível em: <<http://www.lerf.esalq.usp.br/parrel2005.php>>. Acesso em: 12. nov. 2009.

PERES, C.A. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian Terra firme forest. **Biotropica**, Lawrence, v. 26, n. 3, p. 285-294, 1994.

RATTER, J.A.; RIBEIRO, J.F.; BRIDGEWATER, S. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany**, London, v. 80, n. 3, p. 223-30, 1997.

REIS, M.S.; FANTINI, A.C.; NODARI, R.O.; REIS, A.; GUERRA, M.P.; MANTOVANI, A. Management and conservation of natural populations in Atlantic Rain Forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). **Biotropica**, Lawrence, v. 32, n. 4, p. 894-902, 2000.

RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experiences in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1242-1251, 2009.

SAMPAIO, D.; SOUZA, V.C.; OLIVEIRA, A.A.; PAULA-SOUZA, J.; RODRIGUES, R.R. **Árvores da restinga**: guia ilustrado para a identificação das espécies da Ilha do Cardoso. São Paulo: Editora Neotrópica, 2005. 277p.

SCARANO, F.R. Structure, function and floristic relationship of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rain-forest. **Annals of Botany**, London, v. 90, n. 3, p. 517-524, 2002.

\_\_\_\_\_. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. **Biological Conservation**, Essex, v. 142, n. 6, p. 1201-1208, 2009.

SCHEINER, S.M. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 24, n. 1, p. 35-68, 1993.

SILVA-MATOS, D.M.S.; FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. **Ecology**, Tempe, v. 80, n. 8, p. 2635-2650, 1999.

SOUZA, A.F.; MARTINS, F.R. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. **Ecological Research**, Tokyo, v. 19, n. 5, p. 521-532, 2004.

TERBORGH, J. Keystone plant resources in the tropical forest. In: SOULÉ, M.E. (Ed.). **Conservation Biology**. Sunderland: Sinauer, 1986. p. 330-340.

THOMPSON, J.D. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 6, n. 8, p. 246-249, 1991.

TOMLINSON, P.B. The uniqueness of palms. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 151, n. 1, p. 5-14, 2006.

VIA, S.; GOMULKIEWICZ, R.; DEJONG, G.; SCHEINER, S.M.; SCHLICHTING, C.D.; VANTIENDEREN, P.H. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, v. 19, n. 5, p. 212-217, 1995.

WUETHRICH, B. Biodiversity: reconstructing Brazil's Atlantic Rainforest. **Science**, Washington, v. 315, n. 5815, p. 1070-1072, 2007.





## 7 CONCLUSÕES GERAIS

Tanto *Euterpe edulis* como *Syagrus romanzoffiana* necessitam superar limitações específicas para a reprodução nas diferentes formações florestais estudadas, as quais se refletem principalmente em variações na quantidade, no tamanho e no potencial germinativo das sementes produzidas, embora limitações bióticas à ocorrência de *S. romanzoffiana*, referentes à predação de sementes na fase pré-dispersão, não tenham diferido entre as procedências. Mesmo diante desses filtros fisiológicos tão diferenciados presentes nas florestas estudadas, a plasticidade fenotípica permitiria que cada população de *E. edulis* e de *S. romanzoffiana* pudesse se expandir e colonizar os outros tipos de floresta onde a espécie ocorre, ressaltando a importância desse mecanismo evolutivo para facilitar a ampliação da distribuição geográfica e ecológica dessas espécies de palmeira. Contudo, tais pressões de seleção diferenciadas resultaram em diferenças adaptativas entre as populações estudadas, reflexos principalmente da presença de adaptações locais para o estabelecimento de plântulas e crescimento de juvenis de *E. edulis*, além de diferenças de crescimento de juvenis de *S. romanzoffiana* no experimento de jardim comum. Diante dos resultados obtidos e da carência ainda de informações sobre a formação de ecótipos em espécies tropicais, conclui-se que as sementes e plântulas de espécies arbóreas nativas em geral, e de palmeiras em particular, devem ser coletadas e utilizadas no mesmo tipo de floresta a ser submetido às ações de restauração ecológica nas diferentes formações florestais do Estado de São Paulo.