



Aspectos ecofisiológicos limitantes da regeneração natural ¹

Felipe Turchetto²; Luciane Almeri Tabaldi³; Daniele Guarienti Rorato⁴; Daniele Rodrigues Gomes⁴

Resumo: A regeneração de florestas compreende as etapas iniciais de estabelecimento e desenvolvimento, sendo considerada um processo lento e imprevisível, devido à complexa interação entre o sucesso no estabelecimento de plântulas e os fatores ambientais. Desse modo, esse trabalho teve como objetivo apresentar uma revisão bibliográfica abordando aspectos ecofisiológicos que influenciam a regeneração natural de florestas, como reserva da semente, produção e dispersão de sementes, dormência e germinação, temperatura, e disponibilidade de água e luz. O conhecimento do efeito desses fatores e suas interações com a comunidade são essenciais para a gestão das florestas, no que tange o seu manejo e a revegetação de áreas alteradas. Nesse sentido, simulações de regeneração constituem, naturalmente, uma ferramenta muito útil.

Palavras - chave: Semente; Germinação; Ecofisiologia; Fatores ambientais.

Ecophysiological aspects limiting natural regeneration

Abstract: Natural regeneration comprises the initial stages of establishment and development, and is considered a slow and unpredictable process, due to the complex interaction between the successful establishment of seedlings and different environmental factors. Thus, the aim of this study was show a review addressing eco-physiological factors influencing the natural regeneration of forests as reserves of seed, production and seed dispersal, germination and dormancy, temperature, and water availability and light. Knowledge of the effect of these factors and their interactions with the community are essential to forest management, regarding its management and revegetation of disturbed areas. Thus, simulations of regeneration constitute naturally a very useful tool.

Keywords: Seed; Germination; Ecophysiology; Environmental factors.

¹ Recebido em 04.03.2015 e aceito para publicação como **artigo de revisão** em 22.09.2015.

² Engenheiro Florestal, Msc., Doutorando do Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal da UFSM. E-mail: <turchetto.felipe@gmail.com>.

³ Bióloga, Dr., Professora do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Santa Maria. E-mail: <lutabaldi@yahoo.com.br>.

⁴ Engenheira Florestal, Msc., Doutoranda do Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal da UFSM. E-mail: <dannirorato@hotmail.com>; <daniele.rodriguesgomes@yahoo.com.br>.

Introdução

A regeneração natural constitui parte do ciclo de crescimento de uma floresta, sendo originada da interação de processos naturais de restabelecimento do ecossistema, por meio de fases iniciais do estabelecimento e desenvolvimento da vegetação. Considerando aspectos silviculturais, a regeneração de florestas é definida como a renovação de um povoamento florestal, que pode ser feita pela introdução de novos indivíduos via plantio ou mediante mecanismos de regeneração natural como a chuva de sementes, caracterizada pelo aporte de propágulos, os quais podem ser transportados pelo vento, pássaros, mamíferos, insetos e outros meios (PARDOS et al., 2005a).

De acordo com Daniel e Jankauskis (1989), o entendimento dos processos de regeneração natural de florestas é importante para o sucesso do manejo, o qual necessita de informações básicas em qualquer nível de investigação. Além disso, a avaliação da regeneração natural é importante para a compreensão da sucessão secundária de espécies florestais (RODRIGUEZ-GARCIA et al., 2011). A recolonização da vegetação em um ambiente perturbado ocorre principalmente por meio do banco de sementes do solo, sendo esse mecanismo fundamental para o equilíbrio dinâmico da floresta (SCHMITZ, 1992).

A regeneração natural envolve muitos estágios do ciclo de vida das plantas, e a mortalidade mais elevada ocorre nas fases iniciais da plântula. Nesse sentido, o estabelecimento de plântulas é fundamental para a formação de comunidades vegetais (SILVERTOWN et al., 1993; GRIME, 2001). A transição da fase de muda para as etapas posteriores da vida e do sucesso de cada etapa depende de fatores locais, que podem ser considerados como todos os fatores físicos e bióticos que definem o habitat (MATNEY e HODGES, 1991), incluindo as interações e perturbações que podem alterar este habitat. Esses incluem fatores climáticos, fisiológicos e de solo, assim como fatores bióticos, que envolvem interações com plantas associadas,

animais e microorganismos acima e abaixo do solo (BARNES et al., 1998).

Em ecossistemas florestais tropicais, diversos fatores afetam o estabelecimento, desenvolvimento e a sobrevivência de plântulas. Dentre estes fatores estão a produção e dispersão de sementes, disponibilidade de água e luz e a temperatura, que varia entre comunidades de um mesmo ecossistema e entre ecossistemas distintos, além da presença de animais herbívoros que são capazes de controlar algumas populações de plantas, reduzindo suas taxas de crescimento e reprodução, sendo esses considerados eventos cruciais para o crescimento e/ou manutenção das populações.

Dessa forma, a importância relativa desses fatores evidencia diferenças significativas nos padrões de perturbações naturais a que cada ambiente está submetido (MELO et al., 2004). Todavia, independente das relações filogenéticas e ecossistêmicas que ocorram, as espécies tendem a apresentar resposta adaptativa similar para determinado fator de perturbação.

Nesse contexto, a compreensão da forma com que cada espécie responde a um ou mais fatores que modificam o seu habitat natural, e dos efeitos causados por eles nas comunidades naturais, torna-se um ponto fundamental no processo de regeneração natural de uma floresta. Isso permite entender como as plântulas interagem com o ambiente e outros organismos que compõem o meio, propiciando a criação de modelos e o desenvolvimento de teorias, no que se refere à dinâmica de populações e comunidades florestais, além de nortear pesquisas a cerca dos processos de sucessão florestal.

Dessa forma, o presente trabalho teve por objetivo referenciar os principais fatores ecofisiológicos e suas implicações no processo de regeneração natural de florestas.

Desenvolvimento

Reservas da semente

A qualidade e quantidade de reservas

energéticas das sementes estão diretamente associada à morfologia funcional do cotilédone. Tais características afetam de forma significativa o estabelecimento e o desenvolvimento das plântulas (MELO et al., 2004), pois as reservas armazenadas na semente suportam o crescimento da plântula até ela se tornar autotrófica (KITAJIMA e MYERS, 2008). Segundo Kozlowski (2002), a mortalidade de plântulas é particularmente alta devido às suas baixas reservas de carboidratos e nutrientes minerais. Isso pode ser comprovado por estudos de sobrevivência e crescimento inicial de plântulas, como os realizados por Ferreira et al. (2009), nas planícies aluviais da Amazônia, os quais verificaram forte influência do suplemento de reservas das sementes no desenvolvimento inicial de plântulas de espécies florestais. A dependência das reservas da semente pode ser relacionada com tamanho da semente, qualidade e concentração de reservas, eficiência na translocação, eficiência fotossintética de folhas e cotilédones e taxa de crescimento das plântulas (HENERY e WESTOBY, 2001; KITAJIMA, 2002).

Os compostos acumulados nas sementes funcionam tanto como fonte de energia para manter processos metabólicos em funcionamento e/ou como fonte de matéria-prima para a produção de tecidos vegetais que irão constituir a plântula. Uma vez dispersas, as sementes se tornam indivíduos independentes da planta-mãe podendo se desenvolver em outro local com suas próprias reservas nutritivas, armazenadas principalmente na forma de carboidratos, lipídios e proteínas (BUCKERIDGE et al., 2004). Nesse contexto, esses mesmos autores, observaram que o estabelecimento das plântulas durante o crescimento heterotrófico envolve o uso metabolicamente controlado dessas reservas (mobilização e partição dos produtos) até que elas sejam capazes de extrair do ambiente os recursos necessários para seu crescimento.

As diferentes características das sementes refletem diversas estratégias de adaptação das plantas aos seus respectivos locais de ocorrência. Em nível bioquímico, há mobilização de certos

compostos de reserva, que irão funcionar com fonte de energia para os processos metabólicos durante a germinação e/ou como fonte de matéria para construção dos tecidos vegetais do novo indivíduo. Kitajima (2002) mostrou que o crescimento de plântulas de três espécies de Bignoniaceae depende da concentração de nitrogênio. Nas sementes que armazenam óleo de *Dalbergia miscolobium* (espécie do Cerrado) e *Caesalpinia peltophoroides* (floresta semidecídua), os lipídios fazem um importante papel durante a germinação e crescimento inicial das plântulas (BORGES-CORTE et al., 2006). Soriano et al. (2013) mostraram que durante a germinação e crescimento inicial de plântulas, a morfologia da semente e a composição e translocação das reservas pode determinar o sucesso no estabelecimento das plântulas em Florestas Tropicais Decíduas, requerendo, dessa forma, o conhecimento das espécies. As reservas podem também ter influência no tempo de permanência das sementes no banco de sementes e na sua susceptibilidade à predação.

O período de esgotamento das reservas deve coincidir com o estágio em que as plântulas apresentam sistema radicular e estruturas fotossintéticas bem desenvolvidas, caso contrário, a sobrevivência é comprometida (KITAJIMA, 1992). Após fornecer nutrientes necessários para o desenvolvimento da plântula durante a germinação, os cotilédones tendem a murchar e morrer ou desenvolver cloroplastos para a realização da fotossíntese.

Devido ao fato de que a possibilidade de uma plântula se estabelecer e sobreviver em um local, depende das reservas metabólicas contidas na semente, a planta-mãe deve responder a uma alternativa dupla: 1) a produção de sementes abundantes, contudo, de pequeno porte, com reservas limitadas; ou 2) produzir uma quantidade menor de sementes, porém de maior tamanho e com reservas abundantes (WESTOBY et al., 1992).

De acordo com Greene et al. (1999), a germinação é dependente do tamanho da semente, a qual é considerada a principal fonte de hidratos de carbono para o embrião. Esse suprimento de energia oriundo do endosperma

ocorre durante as primeiras semanas até o surgimento das primeiras folhas verdadeiras, ou seja, folhas capazes de absorverem luz e realizar trocas gasosas com a atmosfera para iniciar o processo de fotossíntese e a produção de compostos de carbono. Em geral, espécies que apresentam sementes de diâmetros maiores têm apresentado crescimento inicial superior, mas menor taxa de crescimento no tempo (AIZEN e PATTERSON, 1990).

Desse modo, pode-se considerar que o desempenho da planta depende dos padrões subjacentes de disponibilidades de recursos. Os recursos variam espacial e temporalmente e as espécies diferem em sua capacidade de tolerar a abundância ou escassez dos mesmos.

Produção e disponibilidade de sementes

O processo de regeneração natural dos povoamentos florestais inicia-se com o fornecimento de sementes, mas a oferta é altamente variável. A maior parte das espécies de árvores apresentam baixa produtividade e sementes de tamanhos reduzidos em períodos sazonais de produção, cujo processo é conhecido como mastreação (KELLY, 1994).

A regularidade de produção de sementes varia muito entre espécies. Por exemplo, na Espanha, *Quercus suber* apresenta grande produção de sementes a cada dois ou quatro anos (MONTROYA, 1988), enquanto *Quercus petraea*, na mesma região, a cada nove a dez anos (GIL et al., 1999). Nessas mesmas condições meridionais, *Fagus sylvatica* produz boas sementes a cada quatro a seis anos, mas durante os anos de mastro, ou seja, durante os intervalos entre boas colheitas, mais de 90% das sementes estão vazias (GIL et al., 1999). Em condições tropicais *Apulleia leiocarpa* apresenta floração e frutificação mais intensa a cada dois anos, enquanto que *Cabralea canjerana*, nas mesmas condições, apresenta floração/frutificação anual (FILIPPI et al., 2012). Além dessas, algumas espécies de pinheiros mediterrânicos apresentam produção anual de sementes (por exemplo, *Pinus halepensis*), no entanto, outros a cada quatro a

seis anos (GORDO et al., 2000).

O tempo seco e quente no momento da diferenciação de gemas reprodutivas é o principal determinante da produtividade (25% da variância), tanto para coníferas quanto para folhosas (GREENE e JOHNSON, 2004). Contudo, outros fatores também estão envolvidos, como a umidade durante a polinização e o efeito negativo da alta produtividade de um ano sobre a próxima safra, devido ao esgotamento dos recursos e a competição pela assimilação entre os órgãos vegetativos e reprodutivos (SEDGLEY e GRIFFIN, 1989).

Desse modo, autores como Greene et al. (1999), afirmaram que a máxima efetividade da regeneração de povoamentos florestais tende a ocorrer, geralmente, após um ano de colheita das sementes grandes. Isso é atribuído ao acúmulo de reservas, algumas vezes superior nas sementes de maiores dimensões em relação às menores, possibilitando assim, a plântula se manter viva por um maior período, até desenvolver mecanismos para a realização da fotossíntese.

Dispersão de sementes

A variação anual na produção de frutos e de sementes influencia o estabelecimento e desenvolvimento das populações, representando um importante componente no potencial de regeneração de uma floresta (GROMBONE-GUARATINI e RODRIGUES, 2002). A contribuição relativa de diferentes fontes de sementes (banco de sementes autóctone e alotóctone) pode determinar a estrutura futura da comunidade de espécies arbóreas (MARTÍNEZ-RAMOS e SOTO-CASTRO, 1993).

A dispersão de sementes está estruturada de forma a reduzir a competição por espaço e nutrientes (com a planta-mãe, outras mudas e/ou com vegetação circundante), para assim colonizar locais favoráveis (HOWE e SMALLWOOD, 1982). Essa afirmação é fundamentada na hipótese de escape, a qual preconiza que o estabelecimento de plântulas é favorecido quando se dá a uma certa distância da

planta-mãe (JANZEN, 1970; CONNELL, 1971).

Características morfológicas associadas à dispersão, frequentemente, são evidentes nos diásporos, sendo interpretáveis de imediato. Sementes e frutos transportados pelo vento normalmente são alados ou possuem estruturas que aumentam a razão superfície/volume, reduzindo a velocidade da queda. Diásporos dispersos por animais comumente apresentam apêndices comestíveis ou algum tipo de polpa que servem de atrativos aos agentes, que os ingerem como parte de sua dieta e, mais tarde, liberam no ambiente.

Algumas espécies de coníferas apresentam uma estratégia de armazenamento de sementes na copa, onde, pelo menos parte da colheita de sementes do ano anterior é retida até que as sementes do ano atual estejam maduras (LAMONT et al., 1991). Dessa forma, os cones podem não abrir, mas permanecem vivos por anos, enquanto ainda ligados à planta-mãe. Tal estratégia tem sido particularmente estudada em *Pinus* (22 de 95 espécies), mas também observada como uma estratégia altamente desenvolvida em Cupressaceae (40 de 42 espécies), onde os cones podem permanecer vivos por até 25-30 anos (BATTISTI et al., 2003).

Dormência

A habilidade das sementes em retardar a germinação até encontrar as condições ótimas é um importante mecanismo de sobrevivência das plantas. Dormência em sementes é uma característica herdada geneticamente, cuja intensidade é modificada pelo ambiente durante o seu desenvolvimento (Pardos, 2000).

A dormência pode ser exógena ou endógena (COPELAND e MCDONALD, 2001). Dormência exógena está geralmente relacionada com propriedades físicas do tegumento (impermeabilidade à água, gases e restrição física para o desenvolvimento do embrião). Em condições naturais, a dormência exógena é superada pelos extremos de temperatura atingidos pelo solo, a ingestão por animais,

incêndios, entre outros.

Por exemplo, espécies das famílias Leguminosae, Malvaceae e Solanaceae comumente apresentam dormência por impermeabilidade ao tegumento (KRAMER e KOZLOWSKI, 1972; POPINIGIS, 1977). Em laboratório, diversos métodos têm sido utilizados na superação desse tipo de dormência, sendo os mais utilizados a embebição em água, a escarificação mecânica e a escarificação química, principalmente com ácido sulfúrico (POPINIGIS, 1977; WILLAN, 1990).

Dormência endógena ou fisiológica é devido às propriedades intrínsecas da semente, onde há diferenciação do embrião, porém o mesmo se encontra pouco desenvolvido. Frequentemente é observado em espécies das famílias Annonaceae, Arecaceae, Araceae, Magnoliaceae e outras, sendo a maioria de clima tropical e poucas espécies de clima temperado (BASKIN e BASKIN, 1998).

A dormência de sementes em plantas superiores é regulada por um equilíbrio de inibidores e promotores da germinação (hormônios de crescimento). Os níveis desses compostos são controlados pela luz e temperatura. O equilíbrio é alterado quando as sementes são expostas a temperaturas extremas, ou quando são embebidas em soluções.

Temperatura

A temperatura afeta de modo significativo à germinação de sementes e o crescimento inicial de plântulas, sendo esse um processo complexo que envolve muitas reações e fases individuais (COPELAND e MCDONALD, 2001).

Para a maioria das sementes florestais a temperatura ótima para germinação situa-se entre 15 e 30°C (Tabela 1). Todavia, sementes de muitas espécies requerem temperaturas flutuantes diariamente para quebra da dormência e germinação adequada (COPELAND e MCDONALD, 2001). Um modelo de superação de dormência pode ser desenvolvido, no qual mudanças térmicas simulam o período que as sementes permanecem no solo (BATLLA e BENECH-ARNOLD, 2003), o que acarreta a



estratificação das sementes, que por sua vez proporciona uma germinação uniforme.

Tabela 1: Relação de espécies florestais e temperaturas ideais para a germinação das sementes (BRASIL, 2013).

Table 1: Relationship of forest and ideal temperatures for seed germination species (BRAZIL, 2013).

Espécie	Temperatura (°C)	Literatura consultada
<i>Alchornea triplinervia</i>	30	Brasil, 2013
<i>Allophylus edulis</i>	25; 30	Medeiros e Abreu, 2005
<i>Apuleia leiocarpa</i>	25	Brasil, 2012
<i>Araucaria angustifolia</i>	25; 30	Brasil, 2013
<i>Astronium balansae</i>	25	Oliveira et al., 1989
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	30	Figliolia e Piña-Rodrigues, 1995
<i>Bauhinia forficata</i>	25; 30	Pereira, 1992
<i>Bixa orellana</i>	20; 25; 20-30; 25-30	Salomão et al., 2003; Gomes et al., 1989
<i>Bowdichia virgilioides</i>	20; 25; 30	Salomão et al., 2003; Cruz et al., 2012;
<i>Caesalpinia ferrea</i>	30	Lopes et al., 1998
<i>Casearia sylvestris</i>	25	Rosa e Ferreira, 2001
<i>Cedrela fissilis</i>	25	Brasil, 2011
<i>Cedrela odorata</i>	25	Brasil, 2011
<i>Ceiba speciosa</i>	25	Brasil, 2010
<i>Cordia trichotoma</i>	20; 25; 30; 20-30	Salomão et al., 2003; Oliveira et al.,
<i>Cupania vernalis</i>	25; 30	Carvalho et al., 2006
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	25	Brasil, 2010
<i>Erythrina crista-galli</i>	25; 30	Silva et al., 2006
<i>Erythrina falcata</i>	25	Carvalho et al., 2006
<i>Eugenia involucrata</i>	25	Salomão et al., 2003
<i>Inga marginata</i>	25	Salomão et al., 2003
<i>Inga sessilis</i>	25	Salomão et al., 2003
<i>Mimosa scabrella</i>	25	Brasil, 2012
<i>Melia azedarach</i>	25; 30	Brasil, 2013
<i>Myrocarpus frondosus</i>	25; 30	Oliveira et al., 1989; Wielewicki et al.,
<i>Nectandra lanceolata</i>	25; 30	Brasil, 2013
<i>Nectandra megapotamica</i>	30	Brasil, 2013
<i>Parapiptadenia rigida</i>	25	Brasil, 2011
<i>Phytolacca dioica</i>	30	Brasil, 2013
<i>Schefflera morototoni</i>	20; 25; 30	Ohashi e Leão, 2005
<i>Schinus terebinthifolius</i>	25	Brasil, 2012
<i>Sebastiania commersoniana</i>	20-30	Santos e Paula, 2007
<i>Senna multijuga</i>	25	Brasil, 2012
<i>Vitex megapotamica</i>	30	Cosmo et al., 2009

As temperaturas no solo da floresta podem variar entre os habitats encontrados. A fragmentação e a presença de grandes clareiras naturais (queda de árvores) ou artificiais (corte de árvore, roçada, entre outros), propiciam ambientes com maior amplitude térmica

comparado com locais sombreados do sub-bosque. Isso acarreta mudanças na qualidade e intensidade de luz, umidade e temperatura do solo, bem como em suas propriedades, que inclui o aumento do processo de decomposição, disponibilidade de nutrientes e exposição do solo

mineral (VIEIRA e HIGUCHI, 1990). Dessa forma, mudanças microclimáticas influenciam a composição florística, uma vez que há diferentes necessidades eco-fisiológicas de cada espécie.

Essas mudanças no meio físico alteram o meio biológico. Assim, plântulas estabelecidas na regeneração florestal, sensíveis à luz solar, tendem a morrer, enquanto que plântulas de espécies de alta plasticidade, que apresentam capacidade de suportar a grande variação climática do ambiente, tendem a germinar, se estabelecer no sub-bosque e maximizar seu incremento (VIEIRA e HIGUCHI, 1990).

Disponibilidade de água

O balanço entre o ganho de água por meio da absorção pelas raízes e a perda de água pela evapotranspiração, determina a probabilidade de sobrevivência das plântulas (MELO et al., 2004).

Pardos et al. (2005b), estudando o estresse hídrico em plantas na bacia do mediterrâneo salientaram que a disponibilidade de umidade no solo durante a seca de verão é, muitas vezes, crucial para o estabelecimento de espécies arbóreas. Todavia, o efeito da inundação no solo priva as sementes e mudas do oxigênio necessário para a respiração, e conseqüentemente também pode determinar o sucesso ou não da regeneração (KOZLOWSKY, 2002).

É importante notar que as respostas fisiológicas aos estresses de seca e inundação diferem entre plântulas e plantas adultas. Em geral, os potenciais hídricos na madrugada tendem a ser mais negativos em plântulas do que em indivíduos adultos, provavelmente, devido a menor profundidade do sistema radicular e o padrão de recarga de água no solo, bem como o escoamento da superfície para as camadas mais profundas (MATZNER et al., 2003).

Nesse contexto, é notório destacar que mudas podem diferir muito quanto ao comportamento em condições de déficit hídrico. Algumas espécies apresentam tolerância à seca, sendo capazes de resistir à extrema desidratação do protoplasma (parte viva da célula) ou a baixos

potenciais hídricos (KOZLOWSKI e PALLARDY, 2002). Outras espécies desenvolveram adaptações para evitar a seca, as quais incluem folhas menores, menor número de estômatos, mesófilo desenvolvido, fechamento rápido dos estômatos, queda das folhas, baixa resistência ao fluxo de água e elevado potencial de crescimento da raiz após transplante.

O fechamento dos estômatos é um mecanismo capaz de manter o turgor do mesófilo, por evitar perdas excessivas de água por transpiração, quando submetidas a condições de estresse hídrico. Este mecanismo é bem desenvolvido tanto em espécies que vivem em ambientes de baixa disponibilidade luminosa, quanto naquelas que vivem em ambientes de luz solar direta. Para Press et al. (1996), o regime de abertura/fechamento dos estômatos varia entre espécies, tornando difícil estabelecer um padrão entre elas. Mesmo espécies que apresentam taxas fotossintéticas idênticas, possuem distintos padrões de fechamento estomático. Desse modo, pode-se deduzir que essas apresentam diferentes graus de eficiência do uso da água.

A fotossíntese e as reações de produção de compostos de carbono também dependem da água para haver a formação de seus produtos finais. Nessas reações, a quebra da molécula de água promove o suprimento de elétrons para o fotossistema II, possibilitando assim a síntese de ATP e NADPH, usados para a produção de sacarose ou amido no Ciclo de Calvin (TAIZ e ZEIGER, 2013). Adicionalmente, grande parte dos elementos químicos absorvidos pelas plantas são considerados elementos essenciais, participando diretamente da incorporação de gás carbônico na fotossíntese, além de serem responsáveis pela ativação enzimática e em processos como a abertura e fechamento dos estômatos. Dessa forma, as plântulas quando submetidas a estresse hídrico antes de ter o sistema radicular bem desenvolvido, capaz de suprir suas necessidades hídricas e nutricionais, tendem a dessecar e morrer.

Disponibilidade de luz

O crescimento das plantas pode refletir a



habilidade de adaptação das espécies às condições de radiação do ambiente em que estão se desenvolvendo. A luz é fundamental como fonte direta de energia para o desenvolvimento de todos os vegetais (WALTER, 1971), desempenhando importante papel no funcionamento, estrutura e sobrevivência de qualquer ecossistema (WHATLEY e WHATLEY, 1982). O sucesso na adaptação de uma espécie a ambientes com baixa ou alta radiação está associado a eficiência na partição dos fotoassimilados para diferentes partes da planta e na rapidez em ajustar variáveis morfo-fisiológicas no sentido de maximizar a aquisição dos recursos primários (DIAS-FILHO, 1997), indicando uma capacidade de aclimação das espécies a diferentes condições de luminosidade.

A distribuição local das espécies em uma comunidade florestal está fortemente influenciada pelas diferenças na disponibilidade de luz, que condiciona direta ou indiretamente grande parte dos processos de crescimento das plantas (WALTER, 1971).

A adaptação das espécies à luminosidade ambiental é importante, principalmente na fase juvenil, por condicionar mudanças morfo-genéticas e fisiológicas em sua estrutura e função, determinando o sucesso ou não da regeneração. De acordo com Melo et al. (2004), em ambientes sombreados, plantas com características heliófilas apresentam alongamento do caule, caracterizando o estiolamento, redução da área foliar, ramificações e emissão de folhas de cor verde-clara.

O aumento do sombreamento provoca alterações, em nível de folha, como por exemplo, na relação dos complexos fotossintéticos, e conseqüente redução na razão de clorofila a/b (CHOW et al., 1991; CHAZDON, 1992). A diminuição da razão clorofila a/b pode ser considerada como uma adaptação cromática para ajudar no balanço da absorção de luz entre os PSI e PSII (ANDERSON, 1986). O aumento paralelo do teor de clorofila total e a diminuição na razão clorofila a/b, indicam um aumento do tamanho da unidade fotossintética, em conseqüência do maior desenvolvimento das

antenas coletoras de luz dos PSII e PSI (LICHTENTHALER et al., 1982; WILD et al., 1986).

De maneira geral, as espécies de rápido crescimento respondem positivamente à luz, aumentando as taxas de recrutamento e a velocidade de desenvolvimento das plântulas. No entanto, a magnitude no aumento das taxas de respiração é determinada pela plasticidade fotossintética que a espécie apresenta, ou seja, o quanto a plântula responde aos estímulos provenientes do aumento da taxa fotossintética ao ser estimulada com maior entrada de luz.

Nesse contexto, pode-se considerar que espécies de rápido crescimento podem aumentar em várias vezes sua atividade metabólica, com o aumento da taxa de assimilação de carbono, quando submetidas à alta intensidade luminosa. Já espécies de crescimento lento possuem amplitude muito menor na taxa fotossintética (MELO et al., 2004).

Assim como a germinação, o estabelecimento e a velocidade de desenvolvimento também sofrem influência das taxas de intensidade luminosa. Segundo Bickford e Dunn (1972), existem três tipos principais de respostas da germinação à luz branca: estimulação por irradiação curta, estimulação por irradiação intermitente ou prolongada e inibição por irradiação prolongada.

Embora a luz branca seja eficiente na superação da dormência das sementes fotossensíveis, nem todos os comprimentos de onda que a constituem produzem o efeito esperado. A partir de pesquisas realizadas com o objetivo de verificar a função do fator luminosidade, por meio do uso de luz monocromática no processo de germinação, foi possível determinar o espectro de ação para o estímulo (600 a 690 nm, luz vermelha) e para inibição (720 a 780 nm, vermelho-distante). Assim, a luz com comprimento de onda abaixo de 550 nm (luz azul) é relativamente inibitória e os efeitos sobre a estimulação e inibição por vermelho e vermelho distante são totalmente reversíveis (WHATLEY e WHATLEY, 1982).

O crescimento e o desenvolvimento de espécies florestais também sofre influência

direta da intensidade luminosa, responsável por desencadear o processo fotossintético, a partir da transferência de energia à molécula de clorofila. As espécies florestais tendem a responder de forma diferente aos comprimentos de onda na qual a planta é submetida. Essas respostas dependem diretamente do teor de carotenoides, clorofila *a* e clorofila *b*, os quais absorvem energia em comprimentos de onda diferentes.

Considerações finais

Diversos fatores estão envolvidos no processo de regeneração de florestas, tornando-o muitas vezes lento, imprevisível e extremamente complexo. Desse modo, a melhor compreensão da ecologia de florestas possibilita uma melhor compreensão dos impactos ocasionados pelos diferentes fatores que influenciam a dinâmica de regeneração natural florestal.

Fatores como temperatura e disponibilidade de água e de luz são os principais responsáveis por desencadear características adaptativas intrínsecas de cada espécie, permitindo assim, suportar as diferentes condições de sítio e microclima a que são submetidas no sub-bosque florestal.

Referências Bibliográficas

AIZEN, M. A.; PATTERSON, W. A. Acorn size and geographical range in the North American oaks (*Quercus* L.). **Journal of Biogeography**, n. 17, p. 327-332, 1990.

ANDERSON, J. M. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 37, p. 93-136, 1986.

BARNES, B. V.; ZAK, D.; DENTON, S. R.; SPURR, S. H. **Regeneration Ecology Forest Ecology**, 4th ed. John Wiley, New York, p. 94 - 121, 1998.

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Ecology, Biogeography, and evolution of dormancy and germination**. San Diego: Academic Press, 1998. 666 p.

BATLLA, D.; BENECH-ARNOLD, R. L. A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds: development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. **Seed Science Research**, n. 13, p. 55-68, 2003.

BATTISTI, A. et al. Serotinous cones of *Cupressus sempervirens* provide viable seeds in spite of high seed predation. **Annals of Forest Science**, n. 60, p. 781-787, 2003.

BICKFORD, E. D.; DUNN, S. **Lighting For Plant Growth, Kent**, Ohio, Kent State University Press, 1972. 221p.

BORGES-CORTE, V. et al. Mobilização de reservas durante a germinação das sementes e crescimento das plântulas de *Caesalpinia peltophoroides* benth. (Leguminosae - Caesalpinoideae). **Revista Árvore**, v. 30, p. 941-949, 2006.

BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. **Regras para análise de sementes**. Brasília, 2009, p. 399.

BRASIL. Instrução Normativa nº 44, de 23 de dez. de 2010. **Diário Oficial da União, Brasília, DF**, 24 de dezembro de 2010, Seção 1, p. 2.

BRASIL. Instrução Normativa nº 35, de 14 de jul. de 2011. **Diário Oficial da União, Brasília, DF**, 15 de julho de 2011, Seção 1, p. 2.

BRASIL. Instrução Normativa nº 26, de 10 de set. de 2012. **Diário Oficial da União, Brasília, DF**, 10 de dezembro de 2012, Seção 1, p. 2.

BRASIL. Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento. **Instruções para a análise de sementes de espécies florestais**, 2013, 97p.



- BUCKERIDGE, M. S. et al. Acúmulo de reservas. In: FERREIRA, A. G. (Ed.). **Germinação: do básico ao aplicado**, Porto Alegre, 2004. p. 32-50.
- CARVALHO, L. R.; SILVA, E. A. A.; DAVIDE, A. C. Classificação de sementes florestais quanto ao comportamento no armazenamento. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 28, n. 2, p. 15-25, 2006.
- CHAZDON, R. L. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. **Oecologia**, v. 92, p. 586-595, 1992.
- CHOW, W. S.; ADAMSON, H. Y.; ANDERSON, J. M. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: lack of adjustment of light-harvesting components and its consequences. **Physiologia Plantarum**, v. 81, p. 175-182, 1991.
- CONNELL, J. H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: DEN BOER, P. J.; GRADWELL, G. R. (EDS). **Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced study institute of dynamics numbers in populations**. Wageningen: Center for Agricultural Publishing and Documentation, p. 298-310, 1971.
- COPELAND, L. O.; McDONALD, M. B. Principles of seed science and technology. Kluwer **Academic Publishers**, London, p. 467, 2001.
- COSMO, N. L. GOGOS, A. M.; NOGUEIRA A. C.; BONA, C.; KUNIYOSHI, Y. S. Morfologia do fruto, da semente e morfo-anatomia da plântula de *Vitex megapota mica* (Spreng.) Moldenke (Lamiaceae). **Acta Botânica Brasilica**, v. 23, n. 2, p. 389-397, 2009.
- DANIEL, O.; JANKAUSKIS, J. Avaliação de metodologia para o estudo do estoque de sementes do solo. **Instituto de Pesquisa Florestais**, Piracicaba, v. 41/42, p. 18-26, 1989.
- DIAS-FILHO, M. B. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. to contrasting light environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 32, n. 8, p. 789-796, 1997.
- FERREIRA, C. S. et al. Adaptive strategies to tolerate prolonged flooding in seedlings of floodplain, upland populations of *Himatanthus succuba*, a Central Amazon tree. **Aquatic Botany**, v. 90, p. 246-252, 2009.
- FILLIPI, M. **Morfologia e silvicultura de espécies arbóreas da Floresta Estacional Decidual**. 2012. 211 p. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Centro de Ciências Rurais, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria.
- FIGLIOLIA, M. B.; PINÃ-RODRIGUES, F. C. M. Manejo de sementes de espécies arbóreas, São Paulo: **Instituto Florestal de São Paulo**, 1995, 56 p.
- GIL, L. et al. El hayedo de Montejo: pasado y presente. Consejería de Medio Ambiente, CCAA Madrid, 1999, 165 p.
- GOMES, S. M. S. et al. Influência da temperatura e substratos na germinação de sementes de urucu (*Bixa orellana* L.) colhidas no estado da Paraíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SEMENTES. Brasília, DF. **Anais...** Brasília; ABRATES, 1989.
- GORDO, F. J.; MUTKE S.; GIL, L. La producción de piña de *Pinus pinea* L. en los montes públicos de Valladolid. **In Simposio del pino piñonero** (*Pinus pinea* L.) Valladolid, febrero 2000.
- GREENE D. F., JOHNSON E. A. Modelling the temporal variation in the seed production of North American trees. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 34, p. 65-75, 2004.
- GREENE, D. F. et al. A review of the regeneration of boreal forest trees. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 29, p. 824-839,

1999.

GRIME, J. P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Wiley, Chichester, 2001.

GROMBONE-GUARATINI, M. T.; RODRIGUES, R. R. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, n. 5, p. 759-774, 2002.

HENERY, M. L.; WESTOBY, M. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. **Oikos**, v. 92, p. 479-490, 2001.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, n. 13, p. 201-228, 1982.

JANZEN, D. H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v. 104, p. 501-528, 1970.

KELLY, D. The evolutionary ecology of mast seedling. **Trends Ecology & Evolution**, n. 9, p. 465-470, 1994.

KITAJIMA, K. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. **Functional Ecology**, v. 6, p. 582-589, 1992.

KITAJIMA, K. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. **Functional Ecology**, v.16, p. 433-444, 2002.

KITAJIMA, K.; MYERS, J. A. Seedling ecophysiology; strategies toward achievement of positive net carbon balance. In: Leck, M.A.; Parker, T.V.; Simpson, R.L. (eds) **Seedling ecology and evolution**. Cambridge University, Cambridge, p. 172-188, 2008.

KOZLOWSKI, T. T. Physiological ecology of

natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. **Forest Ecology and Management**, n. 158, p. 195-221, 2002.

KOZLOWSKI, T. T.; PALLARDY, S. G. Acclimation and adaptative responses of woody plants to environmental stresses. **The Botanical Review**, v. 68, p. 270-334, 2002.

LAMONT, B. B. et al. Canopy seed storage in woody plants. **The Botanical Review**, v. 57, p. 277-317, 1991.

KRAMER, P. J.; KOZLOWSKI, T. T. **Fisiologia das árvores**. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkan, 1972. 745p.

LICHTENTHALER, H. K. et al. Changes in photosynthetic pigments and in vivo chlorophyll fluorescence parameters under photoinhibitory growth conditions. **Photosynthetica**, v. 27, p. 343-353, 1982.

LOPES, J. C. et al. Germinação de sementes de espécies florestais de *Caesalpineia férrea* Mart. Ex Tul. Var *leiostachya* Benth., *Cassia grandis* L.E e *Samanea saman* IMerril, após tratamentos para superar a dormência. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 20, n. 1, p. 80-86, 1998.

MARTINEZ-RAMOS, M.; SOTO-CASTRO, A. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain Forest. **Vegetation**, v. 107/108 p. 299-318, 1993.

MATNEY, D.T.; HODGES, D.J. EVALUATING regeneration success. In: Duryea, M.L.; Dougherty, P.M. (eds). **Forest regeneration manual**. Kluwer Academic, Dordrecht, 1991.

MATZNER, S. L.; RICE, K. J.; RICHARDS, J. H. Patterns of stomatal conductance among blue oak (*Quercus douglassi*) size classes and populations: implications for seedling establishment. **Tree Physiology**, v. 23, p. 777-784, 2003.



- MEDEIROS, A. C. de S.; ABREU, D. C. A de. Instruções para teste de germinação de sementes florestais nativas da Mata Atlântica. Colombo: **Embrapa Florestas**, 5 p., 2005.
- MELO, F. P. L. et al. Recrutamento e estabelecimento de plântulas. In: FERREIRA, A. G. **Germinação: do básico ao aplicado**, Porto Alegre, 2004, p. 237-250,
- MONTOYA, J. M. **Los alcornoques**. MAPA. Serie Manuales Técnicos, 2ª Ed., 267 p. 1988.
- OHASHI, S. T.; LEÃO, N. V. M. Morototó, *Shefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin. **Rede de Sementes da Amazônia**, 2005. (Informativo Técnico, 12).
- OLIVEIRA, E. C.; PINÃ-RODRIGUES, F. C. M.; FIGLIOLIA, M. B. Propostas para Padronização de Metodologias em Análise de Sementes Florestais. **Revista Brasileira de Sementes**, Londrina, v. 11, n. 1-2-3, 1989.
- PARDOS, J. A. **Fisiología Vegetal aplicada a espécies forestales**. ETSI Montes. Fundación Conde del Valle de Salazar, 2000. 456 p..
- PARDOS, M. et al. Water relations of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings in response to shading and moderate drought. **Annals of Forest Science**, v. 62, n. 5, p. 377-384, 2005a.
- PARDOS, M. et al. Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. **European Journal of Forest Research**, v. 126, p. 37-47, 2005b.
- PEREIRA, T. S. Germinação de sementes de *Bauhinia forficata* Link. (Leguminosae Caesalpinoideae). **Revista Brasileira de Sementes**, Londrina, v. 14, n. 1, p. 77-82, 1992.
- POPINIGIS, F. **Fisiologia da semente**. Brasília: AGIPLAN, 1977. 289p.
- PRES, M. C. et al. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. In: SWAINE, M. D (Ed.). **The ecology of tropical forest tree seedlings**. Paris: UNESCO/Parthenon Publishers, p. 41-58, 1996.
- RODRIGUEZ-GARCIA, E.; GRATZER, G.; BRAVO, F. Climatic variability and other site factor influences on natural regeneration of *Pinus pinaster* Ait. in Mediterranean forests. **Annals of Forest Science**, v. 68, p. 811-823, 2011.
- ROSA, S. G. T.; FERREIRA, A. G. Germinação de sementes de plantas medicinais lenhosas. **Acta Botânica Brasileira**, Belo Horizonte, v. 15, n. 2, p. 147-154, 2001.
- SALOMÃO, A. N. et al. **Germinação de sementes e produção de mudas e plantas do Cerrado**. Brasília: Rede de Sementes do Cerrado. 2003. 96p
- SANTOS, S. R. G. dos; PAULA, R. C. de. Qualidade fisiológica de sementes de *Sebastiania commersoniana* (Baill.) Smith & Downs (branquilha – Euphorbiaceae) durante o armazenamento. **Scientia florestalis**, Piracicaba, n. 74, p. 87-94, 2007.
- SCHIMTZ, M. C. Banco de sementes no solo em áreas do reservatório da UHE Paraibuna. In: KAGEYAMA, P. Y. Recomposição da vegetação com espécies arbóreas nativas em reservatórios de usinas hidrelétricas da CESP. Instituto de Pesquisa Florestal, Piracicaba, v. 8, n. 25, p. 7-8, 1992.
- SEDGLEY, M.; GRIFFIN A. R. Sexual reproduction of tree crops. **Academic Press**, 378 p, 1989.
- SILVA, A. J. C.; CARPANEZZI, A. A.; LAVORANTI, O. J. Quebra de dormência de sementes de *Erythrina cristagalli*, **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 53, p. 65-78, 2006.
- SILVERTOWN, J. ET AL. Comparative plant demography. Relative importance of lifecycle components to the finite rate of increase in

woody and herbaceous perennials. **Journal of Ecology**, v. 81, p. 465–476, 1993.

SORIANO, D. ET AL. Seed reserve translocation and early seedling growth of eight tree species in a tropical deciduous forest in México. **Plant Ecology**, v. 214, p. 1361–1375, 2013.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5ª edição, Porto Alegre: Artmed Editora, 2013. 918 p.

VIEIRA, G.; HIGUCHI, N. Efeito do tamanho de clareira na regeneração natural em floresta mecanicamente explorada na Amazônia Brasileira. In: CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6. 1990. **Resumos...** Campos do Jordão, 1990, p. 22-27.

WALTER, H. **Ecology of tropical and subtropical vegetation**. Edinburg: Oliver & Boyd, 1971, p. 1-29.

WESTOBY M.; JURADO, E.; LEISHMAN, M. Comparative evolutionary ecology of seed size. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 7, n. 11, p. 368-372, 1992.

WATLEY, J. M.; WATLEY, F. R. **A luz e a vida das plantas**. São Paulo. EPU-EDSP, 1982. (Temas de Biologia, 30).

WIELEWICK, A. P. et al. Proposta de padrões de germinação e teor de água para sementes de algumas espécies florestais presentes na região sul do Brasil. **Revista Brasileira de sementes**, Londrina, v. 28, n. 3, p. 191-197, 2006.

WILD, A. et al. Changes in stoichiometry of photosystem II components as an adaptive response to high-light and low-light conditions during growth. **Zeitschrift Fuer Naturforschung Teil**, v. 41, p. 597-603, 1986.

WILLAN, R.L. **Seed pretreatment**. Humleback, Danida Forest Seed Centre, 1990. 19p.

