

# O banco de sementes e suas implicações na diversidade da Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, SP, Brasil<sup>1</sup>

Silvana Cristina Pereira Muniz de Souza<sup>2,5</sup>, Ricardo Ribeiro Rodrigues<sup>3</sup> e Carlos Alfredo Joly<sup>4</sup>

Recebido: 21.07.2016; aceito: 15.05.2017

**ABSTRACT** - (The seed bank and its implications for the diversity of the Submontane Ombrophilous Dense Forest in the Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo State, Brazil). This study aimed to characterize the composition and dynamics of the species present in the seed bank within the Parque Estadual Carlos Botelho, in a permanent plot of 10 ha subdivided into 256 sub-plots of 20 × 20 m. From these, 25 sub-plots were randomly selected, from which three soil samples of 0.25 × 0.25 × 0.05 m were collected. As a result, 3,204 seeds of 93 species were germinated. The arboreal life form presented 50% of the total germinated seeds, of which 97% were intolerant to shade and 3% tolerant. The dominant dispersal syndrome was the zoochory. The floristic similarity between collectings was low and there was high spatial variation of species. We accept the hypotheses that the species present in the seed bank are predominantly shrubs and trees, shade intolerant and zoochoric, and that the floristic composition varies in time and space.

Keywords: ecological groups, natural regeneration, seed dispersal, shade-tolerance

**RESUMO** - (O banco de sementes e suas implicações na diversidade da Floresta Ombrófila Densa Submontana no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, SP, Brasil). Este estudo teve como objetivo caracterizar a composição e dinâmica das espécies presentes no banco de sementes no interior do Parque Estadual Carlos Botelho, em uma parcela permanente de 10 ha, subdividida em 256 subparcelas de 20 × 20 m. Destas, foram sorteadas 25 subparcelas, das quais foram coletadas três amostras de solo de 0,25 × 0,25 × 0,05 m. Germinaram 3.204 sementes de 93 espécies, a forma de vida arbórea representou 50% do total de sementes germinadas, dentre estas 97% eram intolerantes à sombra e 3% tolerantes. A síndrome de dispersão dominante foi a zoocórica. A similaridade florística entre coletas foi baixa e ocorreu alta variação espacial das espécies. Aceitamos as hipóteses de que as espécies presentes no banco de sementes são predominantemente arbustivas e arbóreas, intolerantes à sombra e zoocóricas e que a sua composição florística varia no tempo e no espaço.

Palavras-chave: dispersão de sementes, grupos ecológicos, regeneração natural, tolerância à sombra

## Introdução

Estudos sobre os processos naturais que influenciam a dinâmica florestal têm mostrado que o banco de sementes é uma das principais fontes de recrutamento de novos indivíduos na sucessão secundária (Hall & Swaine 1980, Butler & Chazdon 1998, Hopfensperger 2007).

Nas florestas tropicais o banco de sementes está envolvido em, pelo menos, quatro processos nos níveis

de população e de comunidade; o estabelecimento de populações, a manutenção da diversidade de espécies, o estabelecimento de grupos ecológicos e a restauração da riqueza de espécies durante a regeneração da floresta após distúrbios naturais ou antrópicos (Harper 1977, Garwood 1989, Martini & Santos 2007).

O banco de sementes é caracterizado como um depósito de elevada densidade de sementes viáveis, presentes na superfície ou no interior do solo de determinada área, constituindo-se em um sistema

1. Parte da Tese de Doutorado do primeiro Autor

2. Instituto Florestal, Rua do Horto, 931, 02377-000 São Paulo, SP, Brasil

3. Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal, Avenida Pádua Dias, 11, caixa postal 9, 13418-900 Piracicaba, SP, Brasil

4. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, caixa postal 6109, Barão Geraldo, 13081-970 Campinas, SP, Brasil

5. Autor para correspondência: [silvana1souza@gmail.com](mailto:silvana1souza@gmail.com)

dinâmico de entradas e saídas (Garwood 1989, Dalling *et al.* 1998). Garwood (1989) descreveu dois tipos básicos de banco de sementes do solo: o persistente, composto, sobretudo por espécies pioneiras com grande ou contínua frutificação; e o transitório, com espécies que dispersam num período restrito de tempo composto por sementes de curta longevidade.

A composição do banco de sementes, geralmente reflete a riqueza de espécies presentes na vegetação local ou na vizinhança imediata (Saulei & Swaine 1988). Pode refletir também a proporção entre as síndromes de dispersão encontrada nas florestas. Segundo Howe & Smallwood (1982), a síndrome de dispersão mais frequente em florestas tropicais é a zoocórica, com ocorrência mínima de 50% até mais de 75%.

Em decorrência dos intensos impactos que vêm sofrendo os ecossistemas, houve um aumento no interesse em conhecer o papel do banco de sementes na determinação da composição florística de áreas alteradas (Nóbrega *et al.* 2009). Muitos estudos recentes com o banco de sementes têm sido realizados em áreas secundárias: perturbadas (Vinha *et al.* 2011), sob plantios de nativas (Franco *et al.* 2012, Neto *et al.* 2014, Correia & Martins 2015), ou sob plantios comerciais (Carmo *et al.* 2012) com o intuito de se definir metodologias diferenciadas de restauração, ou verificar o sucesso da restauração. No entanto, há uma escassez de estudos em áreas com vegetação nativa pouco alterada com enfoque na manutenção da diversidade.

Os estudos com o banco de sementes têm frequentemente destacado variações no espaço e no tempo. Alterações temporais na composição florística da comunidade, variações sazonais na frutificação e nos tipos de síndrome de dispersão, influenciam na abundância de sementes, espécies e formas de vida disponíveis no solo durante o ano e entre anos (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos 1990, Dalling *et al.* 1997, 1998).

O conhecimento da distribuição, quantificação e composição populacional do banco de sementes do solo resulta em valiosa ferramenta para o entendimento da evolução das espécies e sobre o estabelecimento e evolução de um ecossistema florestal, permitindo que sejam feitas várias inferências sobre o processo de regeneração natural (Nóbrega *et al.* 2009).

A regeneração a partir do banco de sementes apresenta como principal fator limitante a luz, diante da inexistência de restrições hídricas e nutricionais das florestas tropicais, em especial em Floresta Ombrófila

Densa (Chazdon 1988, Poorter *et al.* 2005). Estas condições têm levado a uma visão dicotômica da floresta, na qual dois microhabitats existiriam - as clareiras e o subosque, e uma separação genérica das espécies em tolerantes e intolerantes à sombra (Swaine & Whitmore 1988). As sementes das espécies intolerantes à sombra são geralmente fotoblásticas e germinam apenas quando submetidas à luz vermelha. Para as espécies oportunistas e tolerantes à sombra a qualidade da luz é indiferente, o que possibilita a germinação sob o dossel ou sob luz solar direta (Vázquez-Yanes & Smith 1982, Kageyama & Viana 1991).

Dentro deste contexto, o presente estudo teve como objetivo investigar a composição, a dinâmica e as características das espécies presentes no banco de sementes em uma área preservada e testar as seguintes hipóteses: i) no banco de sementes a riqueza de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra é maior do que a riqueza de espécies tolerantes à sombra, ii) no banco de sementes há um predomínio de indivíduos de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra, iii) a proporção entre as síndromes de dispersão das espécies presentes no banco de sementes não difere da proporção esperada nas florestas tropicais, iv) a composição florística do banco de sementes é variável no tempo e no espaço.

## Material e métodos

Área de estudo - O presente estudo foi conduzido em uma das parcelas permanentes do projeto temático: "Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes", localizada no município de Sete Barras, região sul do Estado de São Paulo, sobre a vertente atlântica da Serra de Paranapiacaba, no interior do Parque Estadual Carlos Botelho (PECB) (24°00' a 24°15'S, 47°45' a 48°10'W). Nessa área a vegetação é classificada como Floresta Ombrófila Densa Submontana (cota de 300 m) (IBGE 2012).

A parcela estudada está localizada na unidade geomorfológica conhecida como Planalto de Guapiara, apresenta clima quente úmido sem estiagem, classificada como Cfa segundo o sistema de Köppen (1948), com temperaturas inferiores a 18 °C no mês mais frio e superiores a 22 °C no mês mais quente. A área é caracterizada, predominantemente, por períodos de excedente hídrico, com precipitação média anual de 1.582 mm (DAEE), concentrando-se nos meses de outubro a março (Rodrigues 2005).

No interior da parcela permanente do PECB foram encontrados os seguintes tipos de solo: Cambissolos Háplicos Tb distróficos latossólicos, Cambissolos Háplicos Tb distróficos rasos, Gleissolos Háplicos Tb distróficos típicos e Neossolos Flúvicos. O solo Cambissolo é predominante na parcela, os demais tipos restringindo-se a pequenas manchas (Soares-Junior *et al.* 2004).

Delineamento experimental – a parcela permanente consiste em uma área contínua de 320 × 320 m (10,24 ha), subdividida em 256 subparcelas de 20 × 20 m (400 m<sup>2</sup>). Para o estudo do banco de sementes foram sorteadas, dentre as 256, 25 subparcelas em que foram efetuadas coletas de solo em quatro épocas distintas. Foram realizadas duas amostragens de solo por ano, no final do verão, em março de 2004 e 2005 (coletas 1 e 3) e as demais no final do inverno, em setembro de 2004 e 2005 (coletas 2 e 4).

Em cada período de coleta, foram retiradas, ao acaso, três amostras de solo de cada subparcela, totalizando 75 amostras. As amostras foram coletadas com um molde metálico de 0,25 × 0,25 m (0,0625 m<sup>2</sup>), com 0,05 m de profundidade, desprezando-se a serapilheira, totalizando uma área de 4,69 m<sup>2</sup> e um volume de 0,23 m<sup>3</sup> de solo em cada coleta (Roberts 1981).

Método - Para verificar a presença de sementes viáveis e quantificar o número de indivíduos no solo foi utilizado o método de incubação (Simpson *et al.* 1989).

O solo coletado foi acondicionado em sacos plásticos pretos, devidamente identificados e transportados até a casa de vegetação da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). Na casa de vegetação, cada amostra de solo foi revolvida separadamente e colocada em bandeja plástica perfurada. A cada sete bandejas com solo coletado na floresta foi adicionada uma bandeja com solo estéril, totalizando 10 bandejas controle (Simpson *et al.* 1989, Baider *et al.* 1999).

O solo incubado foi mantido na casa de vegetação da UNICAMP, que é revestida com plástico transparente, sob condições de alta luminosidade (70% da luminosidade total). Foram aplicadas três irrigações diárias, automatizadas, de modo a manter as condições adequadas à germinação do maior número possível de sementes. Mensalmente, pelo período de seis meses para cada coleta, realizou-se a avaliação da germinação nas bandejas. A cada três meses de avaliação, todas as plântulas identificadas

foram retiradas e o solo revolvido para promover a germinação de sementes que pudessem ter ficado enterradas.

Para confirmar a identificação botânica das plantas germinadas, pelo menos um indivíduo de cada espécie foi transplantado para saco de polietileno e seu desenvolvimento acompanhado até que fosse possível herborizar o material para identificação segura. A classificação do material foi realizada com base no sistema APG III (Souza & Lorenzi 2012).

A identificação e a classificação de todo o material foi realizada mediante consulta a especialistas, material de herbário e literatura especializada. Após a identificação do material, as espécies foram classificadas por forma de vida em: arbórea (vegetal lenhoso que ramifica acima de 0,5 m), arbustiva (vegetal lenhoso que ramifica abaixo de 0,5 m de altura), liana (toda planta de hábito escandente de forma ampla, tanto herbácea quanto lenhosa) e herbácea (vegetal não lignificado) (Aubréville 1963). Todas as espécies também foram classificadas pela síndrome de dispersão das sementes em: espécies zoocóricas, anemocóricas e autocóricas, com base em Pijl (1982).

As espécies arbustivas e arbóreas também foram classificadas em grupos ecológicos, segundo as estratégias de regeneração em: i) intolerantes à sombra, equivalente às pioneiras (Swaine & Whitmore 1988), composto por espécies cujas sementes podem germinar somente em clareiras em que a luz atinge diretamente a superfície do solo pelo menos em parte do dia; ii) tolerantes à sombra, equivalente às não pioneiras (Swaine & Whitmore 1988), composto por espécies que germinam em condições de sombra no interior da floresta. A classificação das espécies em pioneiras e não pioneiras foi realizada mediante consulta à literatura (Gandolfi 1991, 2000, Tabarelli & Mantovani 1997, Sztutman & Rodrigues 2002, Oliveira-Filho *et al.* 2004, Alves & Metzger 2006, Bernacci *et al.* 2006). As demais formas de vida não foram classificadas quanto a esta característica devido à inexistência de informações.

Análise dos dados - Os dados obtidos (número de indivíduos por unidade amostral) foram testados quanto à normalidade pelo Teste de Lilliefors e a homogeneidade de variância pelo Teste de Bartlett (Zar 1999). Foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis para comparar a densidade de sementes entre as coletas, já que os dados não apresentaram normalidade e homogeneidade de variância, mesmo quando transformados em raiz quadrada e log (n + 1).

A similaridade florística entre as coletas foi avaliada entre as espécies arbustivas e arbóreas e entre as demais formas de vida, pelo índice de Sørensen (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974), utilizando-se o software R versão 3.3.3 por meio do pacote vegan (R Development Core Team 2017).

Avaliou-se a similaridade entre as 25 parcelas para cada coleta pelo método de distância euclidiana simples, utilizando-se os dados de abundância das espécies.

Para as espécies com mais de um indivíduo em cada coleta, foi calculada a distribuição espacial pelo índice de Morisita padronizado ( $I_p$ ) segundo formulário descrito por Krebs (1998). A distribuição, com 95% de confiança, foi considerada agregada quando os valores foram iguais ou acima de 0,5 e uniforme quando os valores foram menores ou iguais a -0,5. Dentro deste limite de valores a distribuição foi considerada aleatória (Krebs 1998).

Para verificar a estrutura temporal do banco de sementes, investigou-se, por meio de dendrogramas, a existência de parcelas que formaram grupos consistentes durante as diferentes coletas. Os dendrogramas foram construídos pelo método de Ward (variância mínima), a partir de matrizes de similaridades calculadas pela distância euclidiana simples, utilizando-se, para tanto, os dados de abundância das espécies presentes nas 25 parcelas em cada coleta. Para os referidos cálculos utilizamos o software R versão 3.3.3, pacote vegan (R Development Core Team 2017).

A proporção entre as espécies arbustivas e arbóreas tolerantes e intolerantes à sombra foi testada a partir de um teste de  $\chi^2$  de aderência, com o nível de significância de 5% (Gotelli & Ellison 2004).

## Resultados

Nas quatro coletas de solo, germinaram 3.204 sementes, de 93 espécies, resultando em densidade absoluta de  $170,9 \pm 42,6$  sementes  $m^{-2}$  (sem  $m^{-2}$ ). As espécies mais abundantes foram: *Cecropia glaziouii* (56,2 sem  $m^{-2}$ ), *Begonia cucullata* (25,2 sem  $m^{-2}$ ), *Celosia grandifolia* (22,3 sem  $m^{-2}$ ) e *Mikania glomerata* (6,1 sem  $m^{-2}$ ) (tabela 1).

Considerando todas as coletas, as espécies arbóreas foram as mais abundantes (em número de sementes germinadas) com densidade relativa de 50%, seguidas das espécies herbáceas (39%), lianas (5%), epífitas (4%), arbustivas (1%) e indeterminadas (1%).

A forma de vida com o maior número de espécies foi a arbórea com 34 espécies, seguida pela herbácea (30), epífita (12), liana (11), indeterminada (4) e arbustiva (2) (tabela 2).

A coleta de verão de 2005 foi a que apresentou o maior número de sementes, 227,0 sem  $m^{-2}$ , seguida da coleta de inverno de 2004 (175,6 sem  $m^{-2}$ ), inverno de 2005 (155,1 sem  $m^{-2}$ ) e verão de 2004 com 125,9 sem  $m^{-2}$ . O maior número de espécies foi encontrado na coleta de verão de 2005 (56 espécies), seguida pela coleta de inverno de 2005 (52), inverno de 2004 (41) e verão de 2004 com 36 espécies (tabela 2).

Foram encontradas diferenças significativas no número de sementes germinadas entre as coletas do banco de sementes de inverno e verão em 2004 ( $p = 0,003$ ) e 2005 ( $p = 0,003$ ). Entre as coletas de verão, em março de 2004 e março de 2005, também foram encontradas diferenças significativas ( $p = 0,00$ ), indicando variação no número de sementes germinadas entre estações e anos.

Os valores de similaridade florística entre coletas, considerando todas as formas de vida, foram menores que 0,5, indicando que a composição florística do banco de sementes foi distinta entre as coletas (tabela 3). Considerando separadamente, as espécies arbustivas e arbóreas das demais formas de vida foi observado menores valores de similaridade entre as espécies arbustivas e arbóreas do que entre as demais formas de vida (tabela 3).

Consequentemente, o banco de sementes apresentou uma grande variação na composição de espécies entre as coletas (figuras 1-2). Em todas as coletas observamos a existência de dois grupos de parcelas. No entanto, apenas a separação da parcela B7 é constante ao longo do tempo, enquanto as demais variam, formando grupos distintos a cada coleta. A manutenção da parcela B7 como um grupo isolado se deve à presença de *Celosia grandifolia* formando um banco homogêneo e permanente neste ponto da floresta, diferente do que ocorre no restante da comunidade.

A distribuição espacial agregada, índice de agregação maior que 0,5 foi atribuída a 38 espécies, em pelo menos uma coleta. Destas, 68% possuem síndrome de dispersão zoocórica, 21% anemocórica e 11% autocórica (tabela 1).

A síndrome de dispersão predominante, considerando o número de espécies e sementes germinadas foi a zoocórica, com 57 espécies e 55% do total das sementes germinadas, seguida pela anemocórica com 28 espécies e 14% do total das

Tabela 1. Lista das espécies encontradas no banco de sementes de um trecho de floresta no Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, SP, Brasil. Número da coleta: (1, 2, 3, 4), DA: densidade absoluta (sementes m<sup>-2</sup>), FV: forma de vida (A: árvore, E: epífita, H: erva, L: liana, N: indeterminada, S: arbusto), I<sub>p</sub>: índice de agregação de Morisita, SD: síndrome de dispersão (U: autocórica, W: anemocórica, Z: zoocórica), e TS: tolerância à sombra (I: intolerante à sombra, T: tolerante à sombra).

Table 1. List of species found in the seed bank of a forest stretch in the Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo State, Brazil. Collecting number (1, 2, 3, 4), DA: absolute density (seed m<sup>-2</sup>), FV: life form (A: tree, E: epiphyte, H: herb, L: vine, N: undetermined, S: shrub), I<sub>p</sub>: Morisita aggregation index, SD: dispersal syndrome (U: autochorous, W: anemochorous, Z: zoochorous), TS: shade tolerance (I: shade intolerant, T: shade tolerant).

Famílias/Espécies	FV	SD	TS	DA	DA	DA	DA	DA	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>
				1	2	3	4	Total				
Acanthaceae												
<i>Aphelandra ornata</i> (Ness) T. Anderson	H	U	-	2,8	0,9	3,6	1,5	2,2	0,58	-0,07	0,66	0,51
Amaranthaceae												
<i>Celosia grandifolia</i> Moq.	H	U	-	23,0	22,4	24,7	19,2	22,3	0,54	0,55	0,61	0,55
Annonaceae												
<i>Annona neosericea</i> H. Rainer	A	Z	T	0,4	0,9	0,0	0,0	0,3	0,61	-	-	-
Araceae												
<i>Monstera adansonii</i> Schott	E	Z	-	0,0	0,4	0,0	0,6	0,3	-	1,00	-	-0,05
<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	E	Z	-	0,0	0,0	0,0	0,4	0,1	-	-	-	1,00
<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadruz & Mayo	E	Z	-	0,0	0,0	0,6	0,0	0,2	-	-	-0,02	-
<i>Philodendron</i> sp.	E	Z	-	0,0	0,0	0,9	0,0	0,2	-	-	0,52	-
Arecaceae												
<i>Euterpe edulis</i> Mart.	A	Z	-	0,0	4,9	0,0	0,6	1,4	-	0,50	-	-0,05
<i>Geonoma elegans</i> Mart.	A	Z	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Asteraceae												
<i>Baccharis</i> cf. <i>trinervis</i> Pers.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	S	W	I	0,4	0,6	0,2	0,0	0,3	-0,02	-0,05	-	-
<i>Baccharis</i> sp. 1	N	W	-	1,7	0,2	0,0	0,0	0,5	-0,16	-	-	-
<i>Baccharis</i> sp. 2	N	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	H	W	-	0,4	0,0	0,0	0,0	0,1	-0,02	-	-	-
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M. King & H. Rob.	H	W	-	1,5	0,0	0,0	0,0	0,4	-0,35	-	-	-
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	H	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H. Rob.	H	W	-	0,2	1,3	1,3	0,0	0,7	-	0,56	0,56	-
<i>Erechtites</i> sp.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	-0,05
<i>Mikania glomerata</i> Spreng.	L	W	-	3,0	7,5	11,9	2,1	6,1	-0,19	0,52	0,51	0,51
<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera	H	W	-	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-

continua

Tabela 1 (continuação)

Famílias/Espécies	FV	SD	TS	DA	DA	DA	DA	DA	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>
				1	2	3	4	Total	1	2	3	4
<i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) H. Rob.	A	W	I	0,6	0,0	0,0	0,6	0,3	0,59	-	-	-0,05
<i>Vernonia</i> sp.	N	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Begoniaceae												
<i>Begonia cucullata</i> Willd.	H	U	-	0,0	0,0	79,1	21,5	25,2	-	-	0,51	0,51
<i>Begonia fischeri</i> Schrank	H	U	-	0,2	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
<i>Begonia radicans</i> Vell.	L	U	-	0,0	0,0	1,9	0,4	0,6	-	-	0,53	-0,02
Boraginaceae												
<i>Cordia silvestris</i> Fresen.	A	Z	I	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	0,59
Bromeliaceae												
<i>Canistropsis billbergioides</i> (Schult. & Schult.f.) Leme	E	W	-	0,0	0,4	0,4	0,0	0,2	-	-0,02	-0,02	-
Clethraceae												
<i>Clethra scabra</i> Pers.	A	W	I	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Clusiaceae												
<i>Clusia criuva</i> Cambess.	E	Z	-	0,2	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Convulvulaceae												
<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O'Donell	L	W	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
Costaceae												
<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe	H	Z	-	0,2	0,6	0,6	0,0	0,4	-	-0,05	-0,05	-
Cucurbitaceae												
<i>Sicyos polyacanthus</i> Cogn.	L	Z	-	0,2	0,6	0,0	0,0	0,2	-	-0,05	-	-
Cyperaceae												
<i>Cyperus luzulae</i> (L.) Retz.	H	W	-	0,0	0,0	4,9	6,0	2,7	-	-	0,84	0,64
<i>Pleurostachys stricta</i> Kunth	H	W	-	0,0	0,0	1,3	0,0	0,3	-	-	-0,11	-
<i>Pleurostachys urvillei</i> Brongh.	H	Z	-	0,0	0,0	4,9	2,8	1,9	-	-	0,80	0,60
Dilleneaceae												
<i>Davilla</i> sp.	L	Z	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Euphorbiaceae												
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	A	Z	I	0,2	15,4	0,0	0,2	3,9	-	0,51	-	-
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	A	Z	I	5,5	0,0	0,2	0,4	1,5	0,50	-	-	-0,02
<i>Croton macrobothrys</i> Baill.	A	Z	I	1,7	0,0	1,3	0,9	1,0	0,75	-	0,60	0,52
<i>Dalechampia brevipes</i> Müll. Arg.	L	Z	-	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	A	Z	T	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	A	Z	I	3,0	0,0	1,9	3,0	2,0	-0,05	-	0,53	-0,44

continua

Tabela 1 (continuação)

Famílias/Espécies	FV	SD	TS	DA	DA	DA	DA	DA	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>
				1	2	3	4	Total				
Fabaceae												
<i>Schnella microstachya</i> Raddi	L	U	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
Gesneriaceae												
<i>Nematanthus striatus</i> (Handro) Chautems	E	Z	-	0,2	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Iridaceae												
<i>Trimezia martinicensis</i> (Jacq.) Herb.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	-0,05
Juncaceae												
<i>Juncus microcephalus</i> Kunth	H	W	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
Loganiaceae												
<i>Spigelia beyrichiana</i> Cham & Schlttdl.	H	Z	-	0,0	0,0	0,9	1,3	0,5	-	-	0,52	0,53
Marantaceae												
<i>Calathea communis</i> Wand. & S. Vieira	H	Z	-	3,6	2,1	2,8	0,9	2,3	0,52	0,51	0,63	0,52
Marcgraviaceae												
<i>Marcgravia polyantha</i> Delpino	E	Z	-	0,4	0,0	0,0	4,9	1,3	1,00	-	-	-0,47
Melastomataceae												
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	E	Z	-	0,0	10,2	4,3	5,1	4,9	-	0,51	-0,08	0,52
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	A	Z/U	I	0,0	1,9	0,0	0,2	0,5	-	0,51	-	-
<i>Tibouchina pulchra</i> Cogn.	A	W	I	0,0	10,7	1,7	2,3	3,7	-	0,52	-0,16	-0,23
Menispermaceae												
<i>Cissampelos andromorpha</i> DC.	L	Z	-	0,2	0,0	1,1	2,1	0,9	-	-	-0,09	-0,48
Moraceae												
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	A	Z	T	0,2	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-
<i>Dorstenia hirta</i> Desv.	H	Z	-	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Myrtaceae												
<i>Eugenia mosenii</i> (Kasusel) Sobral	A	Z	T	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	-	-0,02	-	-
<i>Eugenia pruinosa</i> D. Legrand	A	Z	T	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
<i>Eugenia verticillata</i> (Vell.) Angely	A	Z	T	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
Nyctaginaceae												
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	A	Z	T	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Olacaceae												
<i>Tetrastylidium grandifolium</i> (Baill.) Sleumer	A	Z	T	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
Orchidaceae												
Morfo sp.	E	W	-	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	-	-0,02	-	-

continua

Tabela 1 (continuação)

Famílias/Espécies	FV	SD	TS	DA	DA	DA	DA	DA	I <sub>p</sub> 1	I <sub>p</sub> 2	I <sub>p</sub> 3	I <sub>p</sub> 4
				1	2	3	4	Total				
Passifloraceae												
<i>Passiflora edulis</i> Sims	L	Z	-	0,2	1,3	0,2	0,0	0,4	-	0,53	-	-
<i>Passiflora porophylla</i> Vell.	L	Z	-	0,0	0,0	0,4	0,2	0,2	-	-	-0,02	-
Phyllanthaceae												
<i>Hyeronima alchorneoides</i> Allemão	A	Z	I	1,1	2,6	7,9	4,7	4,1	-0,09	0,51	0,51	0,50
Piperaceae												
<i>Piper aduncum</i> L.	H	Z	-	0,9	0,9	1,1	0,9	0,9	0,52	-0,07	0,50	-0,07
<i>Piper</i> sp. 1	H	Z	-	0,0	1,3	1,3	0,9	0,9	-	-0,11	-0,11	-0,07
<i>Piper</i> sp. 2	H	Z	-	1,7	3,4	3,0	2,8	2,7	0,60	0,52	0,52	0,62
<i>Piper umbellatum</i> L.	H	Z	-	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Poaceae												
<i>Chusquea oligophylla</i> Rupr.	H	W	-	0,0	0,0	0,0	0,2	0,1	-	-	-	-
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	H	W	-	0,0	0,0	0,4	0,0	0,1	-	-	-0,02	-
Primulaceae												
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	A	Z	I	0,2	2,8	1,5	1,5	1,5	-	-0,52	0,54	-0,14
Rubiaceae												
<i>Alseis floribunda</i> Schott	A	W	I	0,0	0,0	0,6	0,0	0,2	-	-	0,52	-
<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil) K. Schum.	A	W	I	0,4	16,0	0,2	2,3	4,7	-0,02	0,63	-	0,54
<i>Coccocypselum geophiloides</i> Wawra	H	Z	-	0,2	0,0	0,2	0,4	0,2	-	-	-	-0,02
<i>Manettia paraguariensis</i> Chodat	L	Z	-	0,0	0,4	0,2	0,6	0,3	-	-0,02	-	-0,05
<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	A	Z	T	0,0	0,0	0,2	0,6	0,2	-	-	-	-0,05
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	A	Z	T	0,0	0,2	0,0	0,0	0,1	-	-	-	-
Rutaceae												
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	A	Z	T	0,0	0,0	0,2	0,2	0,1	-	-	-	-
Salicaceae												
<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	A	Z	I	0,0	0,9	0,0	0,6	0,4	-	-0,07	-	0,59
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	A	Z	I	0,6	0,4	1,7	0,6	0,9	-0,05	-0,02	0,60	0,59
Sapotaceae												
<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	A	Z	T	0,0	0,4	0,0	0,0	0,1	-	-0,02	-	-
Schlegeliaceae												
<i>Schlegelia parviflora</i> (Oerst.) Monach.	E	Z	-	0,0	0,2	0,6	0,0	0,2	-	-	-0,05	-

continua



Tabela 1 (continuação)

Famílias/Espécies	FV	SD	TS	DA				DA	DA	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>	I <sub>p</sub>
				1	2	3	4						
Solanaceae													
<i>Brunfelsia pauciflora</i> (Cham. & Schltldl.) Benth.	S	Z	-	3,4	0,0	0,2	0,2	1,0	-0,51	-	-	-	
<i>Cestrum cf. intermedium</i> Sendtn.	A	Z	I	0,4	0,0	1,9	0,6	0,7	-0,02	-	-0,18	0,59	
<i>Solanum melissarum</i> Bohs	A	Z	I	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-	
<i>Solanum</i> sp.	N	Z	-	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	-	-	-	-	
<i>Solanum swartzianum</i> Roem. & Schult.	A	Z	I	0,0	0,0	0,0	0,6	0,2	-	-	-	-0,05	
<i>Solanum vaillantii</i> Dunal	H	Z	-	0,6	0,0	0,2	1,5	0,6	-0,05	-	-	0,56	
Thyphaceae													
<i>Typha</i> sp.	H	Z	-	0,0	0,0	0,0	3,4	0,9	-	-	-	-0,51	
Ulmaceae													
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	A	U/Z	I	0,0	0,6	0,6	0,0	0,3	-	0,59	1,00	-	
Urticaceae													
<i>Cecropia glaziovii</i> Snethl.	A	Z	I	65,7	57,6	50,1	51,4	56,2	0,50	0,50	0,50	0,50	
Violaceae													
<i>Noisettia orchidiflora</i> (Rudge) Ging.	H	Z	-	0,0	3,4	0,9	0,2	1,1	-	0,51	0,52	-	

Tabela 2. Número de sementes e de espécies do banco de sementes do Parque Estadual Carlos Botelho, separadas de acordo com a forma de vida, Sete Barras, SP, Brasil. N (%): número de sementes e respectiva porcentagem entre parênteses, Sp: número de espécies.

Table 2. Number of seeds and species in the seed bank of Parque Estadual Carlos Botelho, separated according to the life form, Sete Barras, São Paulo State, Brazil. N (%): number of seeds and respective percentage in parentheses, Sp: number of species.

Coletas	2004				2005				Total	
	Verão		Inverno		Verão		Inverno		N (%)	Sp
	N(%)	Sp	N (%)	Sp	N (%)	Sp	N (%)	Sp		
Árvores	376 (64)	13	543 (66)	16	334 (31)	18	342 (47)	22	1595 (50)	34
Arbustos	18 (3)	2	3 (0,4)	1	2 (0,2)	2	1 (0,1)	1	24 (0,7)	2
Ervas	166 (28)	12	174 (21)	13	617 (58)	19	304 (42)	18	1261 (39)	30
Lianas	18 (3)	6	46 (6)	4	75 (7)	8	28 (4)	7	167 (5)	11
Epífitas	4 (1)	3	56 (7)	6	33 (3)	6	52 (7)	4	145 (5)	12
Indeterminadas	8 (1)	1	1 (0,1)	1	3 (0,9)	3	0 (0)	0	12 (0,4)	4
Número total	590	36	823	41	1064	56	727	52	3204	93

sementes germinadas e, por último, a autocórica com apenas 8 espécies, mas com 31% do total das sementes germinadas. Em relação às formas de vida, a síndrome zoocórica teve uma maior proporção de sementes germinadas para árvores, arbustos e epífitas; entre as ervas prevaleceu a autocoria e entre as lianas a anemocoria (figura 3).

Dentre as espécies arbustivas e arbóreas, as que apresentaram os maiores valores de densidade relativa no banco de sementes foram aquelas classificadas como intolerantes à sombra: *Cecropia glaziovii* (56%), *Bathysa australis* (5%), *Hyeronima alchorneoides* (4%) e *Alchornea glandulosa* (4%) (tabela 1).

Tabela 3. Similaridade florística de Sørensen considerando todas as formas de vida (T), entre as espécies arbóreas (A) e entre as demais formas de vida (D) encontradas no banco de sementes do Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, SP, Brasil.

Table 3. Sørensen floristic similarity calculated for all life forms (T), among the arboreal species (A) and the other life forms (D) found in the seed bank of Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo State, Brazil.

		2004			2005			2005		
		Inverno			Verão			Inverno		
		T	A	D	T	A	D	T	A	D
2004	Verão	0,36	0,25	0,55	0,40	0,32	0,49	0,33	0,28	0,40
2004	Inverno				0,32	0,21	0,51	0,28	0,24	0,42
2005	Verão							0,49	0,33	0,59

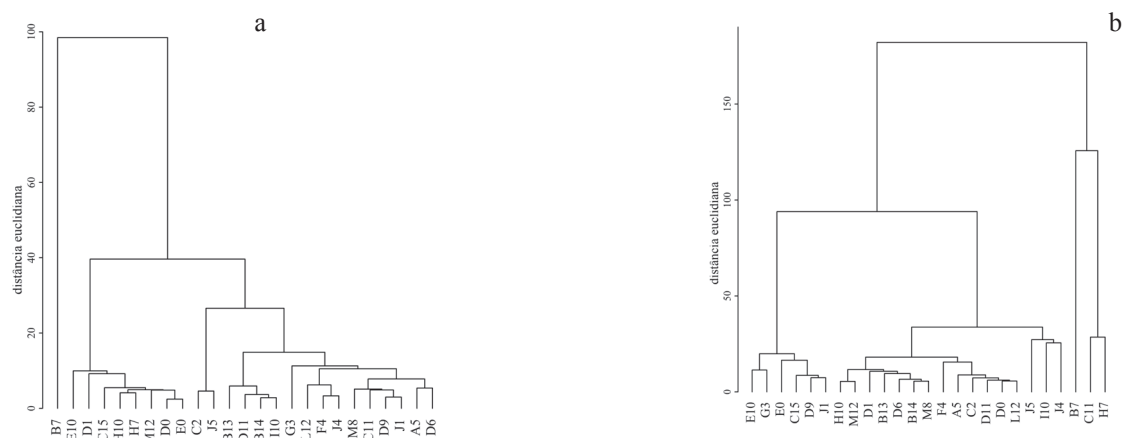


Figura 1. Dendrograma construído pelo método de Ward sobre a matriz de distância euclidiana entre as parcelas onde foram realizadas as coletas de solo no Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, SP, Brazil. Verão de 2004 (a), verão de 2005 (b).

Figure 1. Dendrogram elaborated according to Ward's method on the euclidian distance matrix between the plots where the soil samples were collected in the Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo State, Brazil. Summer 2004 (a), Summer 2005 (b).

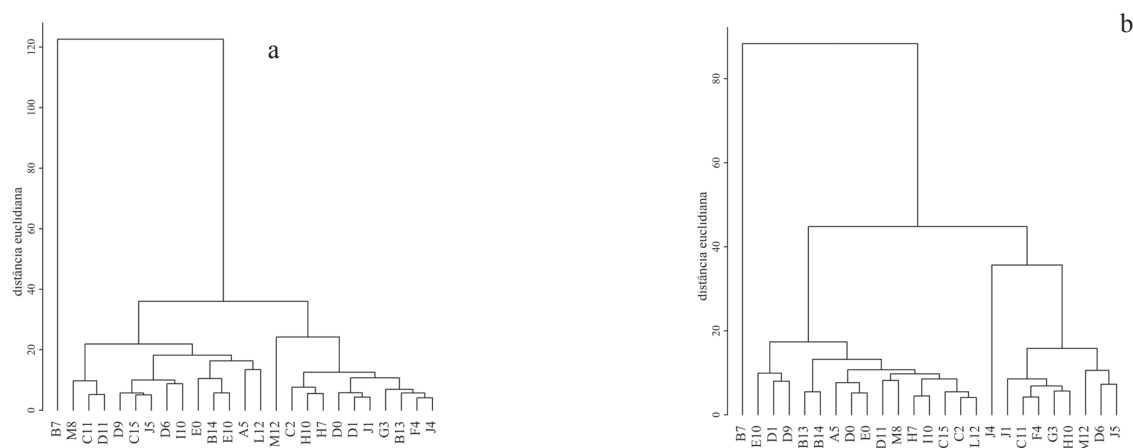


Figura 2. Dendrograma construído pelo método de Ward sobre a matriz de distância euclidiana entre as parcelas onde foram realizadas as coletas de solo no Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, SP, Brazil. Inverno 2004 (a), inverno 2005 (b)

Figure 2. Dendrogram elaborated according to Ward's method on the euclidian distance matrix between the plots where the soil samples were collected in the Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo State, Brazil. Winter 2004 (a), Winter 2005 (b).

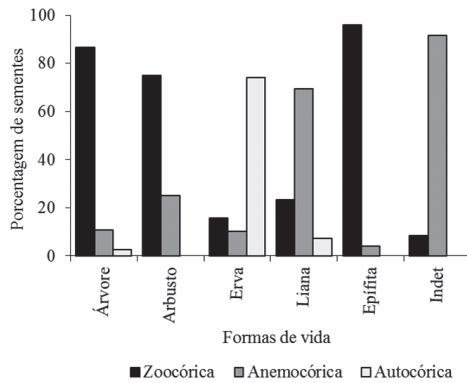


Figura 3. Distribuição das síndromes de dispersão em porcentagem de sementes para cada forma de vida encontrada no banco de sementes do Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras, SP, Brasil.

Figure 3. Distribution of the dispersal syndromes for each life form, in percentage of seeds, found in the seed bank of the Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo State, Brazil.

Analisando-se a composição do banco de sementes sob o aspecto de tolerância à sombra, dentre as espécies arbustivas e arbóreas, o grupo das espécies intolerantes foi o mais abundante, com 97,0% de todas as sementes germinadas no banco, enquanto as espécies tolerantes foram representadas por apenas 3,0% das sementes germinadas (tabela 1, figura 4). Não foram encontradas diferenças significativas entre o número de espécies intolerantes (21 espécies) e tolerantes à sombra (13 espécies) ( $\chi^2 = 1,88$ ; gl = 1;  $p = 0,170$ ).

## Discussão

A densidade de sementes registradas nas quatro coletas apresentou valores intermediários, se comparada a outros estudos conduzidos em áreas preservadas em florestas tropicais. Putz & Appanah (1987), em área de floresta na Malásia, encontraram 131 sem m<sup>-2</sup>; Saulei & Swaine, (1988), em uma floresta tropical na Nova Guiné, encontrou, em média, menos de 500 sem m<sup>-2</sup>; Garwood (1989), em uma revisão sobre o banco de sementes em florestas tropicais preservadas verificou que em média ocorre menos de 500 sem m<sup>-2</sup> nessas áreas; Grombone-Guaratini *et al.* (2004) encontraram em uma mata de Galeria na Floresta Estacional Semidecidual, 371 sem m<sup>-2</sup>; Leal-Filho *et al.* (2013), na Floresta Amazônica, 461 sem m<sup>-2</sup> e Correia & Martins (2015), na Floresta Ombrófila Densa, 251 sem m<sup>-2</sup>.

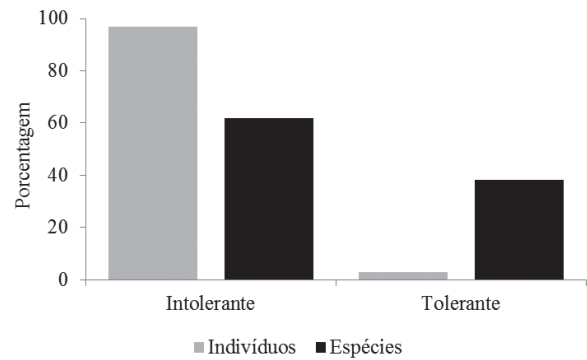


Figura 4. Porcentagem de sementes e de espécies separados por tolerância à sombra no Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, SP, Brasil.

Figure 4. Percentage of seeds and species classified by shade tolerance in the Parque Estadual Carlos Botelho, Sete Barras, São Paulo State, Brazil.

A densidade do banco de sementes depende de vários fatores: estrutura da floresta, composição de espécies, chuva de sementes, duração da dormência das sementes e, principalmente do estado de conservação e intensidade de perturbação da área estudada (Garwood 1989, Dalling *et al.* 1997, Castillo & Stevenson 2010). As áreas perturbadas apresentam densidades superiores as áreas preservadas, como nos estudos de Baider *et al.* (2001), que encontrou 11.000 sem m<sup>-2</sup>; Araújo *et al.* (2001), 2.848 sem m<sup>-2</sup>; Souza (2002) 1.556 sem m<sup>-2</sup> e Franco *et al.* (2012), 1.039 sem m<sup>-2</sup>. A alta densidade encontrada nestes estudos é decorrente do predomínio de espécies herbáceas no banco de sementes, em média 75% em áreas alteradas, segundo Garwood (1989).

O número de espécies encontradas no presente estudo situou-se entre os mais altos para as florestas tropicais preservadas, estudos recentes apresentaram valores que variaram de 22 espécies (Correia & Martins 2015) a 103 espécies (Ávila *et al.* 2013). A inclusão de todas as formas de vida foi determinante no elevado número de espécies, pois apenas 50% das espécies germinadas foram classificadas como de árvores ou arbustos, os outros 50% consistiu nas demais formas de vida, dentre as quais predominou a herbácea.

Embora tenha sido constatada sazonalidade no banco de sementes, este padrão provavelmente não decorre da fenologia, uma vez que Morellato *et al.* (2000), em estudo em que foi realizada a comparação da fenologia das espécies arbóreas de

diferentes trechos da floresta pluvial atlântica no sudeste do Brasil, inclusive em área próxima à Parcela Permanente de Carlos Botelho, no Parque Estadual de Intervalos (núcleo Saibadela), não verificaram padrão sazonal para a frutificação. A sazonalidade encontrada no banco de sementes pode estar relacionada à viabilidade das sementes no banco, que é influenciada por patógenos, predação (Orozco-Segovia *et al.* 1993) e dormência das sementes (Whitmore 1998). Espécies que dispersam num período restrito de tempo e apresentam sementes de curta longevidade, podem compor o chamado banco de sementes transitório (Garwood 1989) e ocasionar alta variabilidade entre coletas (Dalling *et al.* 1997, Butler & Chazdon 1998, Grombone-Guaratini *et al.* 2004).

A alta densidade de sementes observada no verão de 2005 foi significativamente maior que a do verão em 2004. Esta diferença foi devida à alta germinação de apenas uma espécie, *Begonia cucullata*, que não foi registrada nas coletas anteriores, mas foi a de maior densidade absoluta na coleta de verão de 2005. O aparecimento de *B. cucullata* em alta densidade em apenas uma coleta deve decorrer da provável reprodução em pulsos desta espécie (Spina 2001, Lima *et al.* 2011).

Os valores de similaridade florística encontrados foram baixos, um único grupo se manteve durante as quatro coletas, a manutenção desse grupo foi predominantemente influenciada pela presença de *Celosia grandifolia*, espécie herbácea com síndrome de dispersão autocórica, estas características podem explicar o seu alto índice de agregação que, por consequência, limita a sua sombra de dispersão. Esta aparente desvantagem em relação às demais espécies amostradas é compensada pela grande produção de sementes viáveis ao longo do ano, garantindo a esta espécie maiores oportunidades de estabelecimento em uma eventual clareira na área que a sua dispersão alcança.

Esses resultados corroboram a hipótese inicial deste estudo de que a composição florística do banco de sementes é em grande parte variável no tempo, sugerindo a possibilidade de diferentes caminhos sucessionais em grandes clareiras abertas em áreas preservadas, em estações distintas do ano, já que o banco de sementes é o principal mecanismo de regeneração na fase inicial de estabelecimento de pioneiras nessas áreas; esse padrão também se destacou em Grombone-Guaratini & Rodrigues (2002) e Leal-Filho *et al.* (2013).

A abundância de espécies arbustivas e arbóreas no banco de sementes foi comparável à de outros estudos com banco de sementes em áreas tropicais conservadas, como o realizado na Costa Rica, Lawton & Putz (1988) obtiveram 77%; no México, Williams-Linera (1993) encontrou 59%, no Brasil em área de Floresta Estacional Semidecídua, Grambone-Guaratini & Rodrigues (2002) obtiveram 65-86%; e na Floresta Amazônica, Leal-Filho *et al.* (2013) encontraram 55% de espécies deste grupo.

Foi observado um predomínio de espécies zoocóricas no banco de sementes. O predomínio de espécies que dependem de mecanismos bióticos de dispersão é comum em florestas tropicais (Howe & Smallwood 1982). Nas florestas neotropicais ocorrem riquezas elevadas de árvores e arbustos pioneiros zoocóricos, como os pertencentes aos gêneros *Cecropia* (Urticaceae), *Piper* (Piperaceae), *Solanum* (Solanaceae), *Myrsine* (Myrsinaceae) (Whitmore 1998, Gómez-Pompa *et al.* 1991, Grombone-Guaratini *et al.* 2004, Correia & Martins 2015).

Considerando o número de sementes, dentre as espécies herbáceas houve um predomínio daquelas com dispersão autocórica, em decorrência da presença de duas espécies: *Celosia grandifolia* e *Begonia cucullata*. A espécie *C. grandifolia* foi encontrada com alta abundância em todas as coletas, enquanto a espécie *B. cucullata* foi encontrada com alta abundância apenas nas duas últimas coletas.

Embora a porcentagem, em número de sementes germinadas de espécies autocóricas tenha sido a mesma das espécies anemocóricas, o número de espécies anemocóricas foi mais de três vezes maior, indicando que a estratégia de formação de banco de sementes é mais comum entre espécies autocóricas, que são na sua maioria espécies herbáceas de ciclo de vida curto.

Os indivíduos oriundos de espécies arbustivas e arbóreas intolerantes à sombra apresentaram dominância no banco de sementes. Desta forma, aceita-se a hipótese deste estudo, de que as espécies arbustivas e arbóreas que formam banco de sementes são predominantemente intolerantes à sombra. Este resultado tem sido frequente em estudos com o banco de sementes. Baidar *et al.* 1999, estudando o banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana madura, verificaram que 98% dos indivíduos amostrados no banco eram de espécies pioneiras, assim como, Leal-Filho *et al.* (2013) na Floresta Amazônica. Por outro lado, merece destaque o fato

de que o desequilíbrio entre esses grupos é muito maior quando se compara o número de indivíduos (mais de 30 vezes maior para intolerantes em relação às tolerantes) do que se comparando o número de espécies (menos de duas vezes maior).

As espécies intolerantes à sombra geralmente apresentam sementes pequenas e de baixa biomassa (Ressel *et al.* 2004). Vários autores já relacionaram estas características com a formação de banco de sementes (Harper 1977, Baider *et al.* 1999, Baider *et al.* 2001). Entre as vantagens adaptativas, comumente conferidas a essa característica, estão: menor pressão de predação, menor vulnerabilidade ao ataque de fungos e maior facilidade de incorporação ao estoque do solo (Orozco-Segovia *et al.* 1993).

Outra relação importante tem sido encontrada entre o peso das sementes e características cotiledonares de posição, textura e exposição, que, segundo Ressel *et al.* (2004), podem ser correlacionados com os grupos sucessionais. As espécies de estágios sucessionais iniciais investem em produzir grande quantidade de sementes leves, com peso inferior a 0,1 g, ou seja, com pouca ou nenhuma capacidade de armazenamento, de modo que estas espécies geralmente possuem cotilédones expostos e fotossintetizantes, que rapidamente assumem a função de nutrir a plântula em desenvolvimento, sendo uma das causas destas espécies serem predominantemente intolerantes à sombra. Por outro lado, as espécies de estágios finais de sucessão apresentam sementes mais pesadas ( $\geq 1,5$  g) e investem em poucas sementes, porém ricas em reservas nutritivas, o que confere reservas suficientes e certa independência em relação à luminosidade, para o estabelecimento de plântulas (Whitmore 1998).

A dormência das sementes também parece estar correlacionada com o estágio sucessional das espécies, pois é mais comum nas sementes das espécies pioneiras do que nas espécies pertencentes aos estágios finais de sucessão (Bazzaz & Pickett 1980, Whitmore 1998, ). Entre as espécies pioneiras, a duração da dormência das sementes presentes no solo varia bastante. Experimentos nos quais foi estimada a sobrevivência de sementes mostraram que 100% das sementes de algumas espécies pioneiras podem permanecer viáveis no solo sem germinar pelo período de dois anos, sendo que nestes casos o sucesso reprodutivo da espécie pode aumentar em até 2.000% (Murray 1986). Já outras espécies apresentam marcada redução na germinabilidade depois de um ano

(Hopkins & Graham 1987) ou em um período menor, como observado neste estudo, no qual a composição florística variou no tempo entre coletas.

Espécies de hábito arbóreo, consideradas pioneiras ou intolerantes à sombra, como *Cecropia glaziovii*, *Bathysa australis* e as grandes pioneiras, como *Alchornea triplinervia*, *Alchornea glandulosa*, *Hyeronima alchorneioides*, encontradas no local deste estudo, são comuns em bancos de sementes (Baider *et al.* 1999). Em um número elevado de estudos em florestas tropicais, espécies arbóreas têm sido encontradas, em especial pioneiras e grandes pioneiras (Hall & Swaine 1980, Baider *et al.* 1999, Nóbrega *et al.* 2009, Correia & Martins 2015), representando entre 18% e 98% do total de espécies encontradas no banco.

Em síntese, a partir deste estudo foi possível aceitar as hipóteses de que as espécies presentes no banco de sementes são predominantemente arbustivas e arbóreas, intolerantes à sombra e zoocóricas e que a sua composição florística varia no tempo e no espaço. Considerando-se a Floresta Ombrófila Densa Submontana como uma formação predominantemente perenifólia, conclui-se que parte da diversidade da regeneração de espécies desta formação depende de um contínuo processo de formação e colonização de clareiras.

### Agradecimentos

Ao CNPq, pela bolsa de estudos concedida nos primeiros dois anos deste estudo. À equipe de apoio do Projeto temático 40 ha de Parcelas Permanentes.

### Literatura citada

- Alvarez-Buylla, E. & Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank and seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325.
- Alves, L.F. & Metzger, J.P. 2006. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6: 1-26.
- Araújo, M.M., Oliveira, F.A., Vieira, I.C.G., Barros, P.L.C. & Lima, C.A.T. 2001. Densidade e composição florística do banco de sementes do solo de florestas sucessionais na região do Baixo Rio Guamá, Amazônia Oriental. *Scientia Forestalis* 59: 115-130.
- Ávila, A.L., Araújo, M.M., Gasparin, E. & Longhi, S.J. 2013. Mecanismos de regeneração natural em remanescente de Floresta Ombrófila Mista, RS, Brasil. *Cerne* 19: 621-628.
- Aubréville, A. 1963. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires in milieu tropicale. *Adansonia* 3: 221-226.

- Baider, C., Tabarelli, M. & Mantovani, W.** 1999. O banco de sementes de um trecho de floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 59: 319-328.
- Baider, C., Tabarelli, M. & Mantovani, W.** 2001. The soil seed bank during atlantic forest regeneration in southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 61: 35-44.
- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A.** 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review on Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Bernacci, L.C., Franco, G.A.D.C., Arbocz, C.F., Catharino, E.L.M., Durigan, G. & Metzger, J.P.** 2006. O efeito da fragmentação florestal na composição e riqueza de árvores na região da reserva do Morro Grande (Planalto de Ibiúna, SP). *Revista do Instituto Florestal* 18: 123-168.
- Butler, B.J. & Chazdon, R.L.** 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30: 214-222.
- Carmo, F.M, Poehras, L.M., Gonçalves, A.B., Melo, S.M., Neto, J.A.A.M., Borges, E.E.L. & Silva, A.F.** 2012. Germinação do banco de sementes de espécies nativas sob dossel de espécies exóticas. *Revista Árvore* 36: 583-591.
- Castillo, L.S. & Stevenson, P.R.** 2010. Relative importance of seed-bank and post-disturbance seed dispersal on early gap regeneration in a Colombian Amazon Forest. *Biotropica* 42: 488-492.
- Chazdon, R.L.** 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in Ecological Research* 18: 1-63.
- Correia, G.G.S. & Martins, S.V.** 2015. Banco de Sementes do Solo de Floresta Restaurada, Reserva Natural Vale, ES. *Floresta e Ambiente* 22: 79-87.
- Dalling, J.W., Swaine, M.D. & Garwood, N.C.** 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13: 659-680.
- Dalling, J.W. Swaine, M.D. & Garwood, N.C.** 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.
- Franco, B.K.S., Martins, S.V., Faria, P.C.L. & Ribeiro, G.A.** 2012. Densidade e composição florística do banco de sementes de um trecho de floresta estacional semidecidual no campus da Universidade Federal de Viçosa, MG. *Revista Árvore* 36: 423-432.
- Gandolfi, S.** 1991. Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do aeroporto internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Gandolfi, S.** 2000. História natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Garwood, N.C.** 1989. Tropical soil seed banks: a review. Ecology soil seed banks. *In*: M.A. Leck, T. Parker & R.S. Simpson (eds.). Academic Press, San Diego, pp. 148-209.
- Gómez-Pompa, A., Whitmore, T.C. & Hadley, M.** 1991. Tropical rain forest: regeneration and management. Blackwell, New York.
- Grombone-Guaratini, M.T. & Rodrigues, R.R.** 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 759-774.
- Grombone-Guaratini M.T., Leitão Filho, H.F. & Kageyama, P.Y.** 2004. The seed bank of a gallery forest in southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47: 793-797.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M.** 2004. A primer of Ecological Statistics. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- Hall, J.B. & Swaine, M.D.** 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* 12: 256-263.
- Harper, J.L.** 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- Hopfensperger, K.N.** 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos* 116: 1438-1448.
- Hopkins, M.S. & Graham, A.W.** 1987. The viability of seeds of rainforest species after experimental soil burials under tropical wet lowland forest in north-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 12: 97-108.
- Howe, H.F. & Smallwood, J.** 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.** 2012. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Série Manuais Técnicos em Geociências 1, 2 ed. IBGE, Rio de Janeiro.
- Kageyama, P.Y. & Viana, V.M.** 1991. Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies arbóreas tropicais. *In*: Simpósio Brasileiro sobre Tecnologia de Sementes, 2, Atibaia. Anais, Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, pp. 197-215.
- Köppen, W.** 1948. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica. México.
- Krebs, C.J.** 1998. Ecological methodology. Addison Welsey Longman, Menlo Park.
- Lawton, R.O. & Putz, F.E.** 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764-777.
- Leal-Filho, N., Sena, J.S. & Santos, G.R.** 2013. Variações espaço-temporais no estoque de sementes do solo na floresta amazônica. *Acta Amazônica* 43: 305-314.
- Lima, R.A.F., Dittrich, V.A.O., Souza, V.C., Salino, A., Breier, T.B. & Aguiar, O.T.** 2011. Flora vascular do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 11: 173-214.

- Martini, A.M.Z. & Santos, F.A.M.** 2007. Effects of distinct types of disturbance on seed rain in the Atlantic forest of NE Brazil. *Plant Ecology* 190: 81-95.
- Morellato, P.C.L., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera, E.C. & Zipparro, V.B.** 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32: 811-823.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H.** 1974. Aims and methods in vegetation ecology. New York, John Wiley and Sons.
- Murray, K.G.** 1986. Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. Frugivores and seed dispersal. *In*: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 187-198.
- Neto, A.M., Martins, S.V., Silva, K.A. & Gleriani, J.M.** 2014. Banco de sementes do solo e serapilheira acumulada em floresta restaurada. *Revista Árvore* 38: 609-620.
- Nóbrega, A.M.F., Valeri, S.V., Paula, R.C., Pavani, M.C.M.D. & Silva, S.A.** 2009. Banco de sementes de remanescentes naturais e de áreas reflorestadas em uma várzea do rio Mogi-guaçu – SP. *Revista Árvore* 33: 403-411.
- Oliveira-Filho, A.T., Carvalho, A.C., Vilela, E.A., Curi, N. & Fontes, A.L.** 2004. Diversity and structure of the tree community of a fragment of tropical secondary forest of the Brazilian Atlantic Forest domain 15 and 40 years after logging. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 685-701.
- Orozco-Segovia, A., Sanchez-Coronado, M.E. & Vázquez-Yanes, C.** 1993. Light environment and phytochrome – controlled germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology* 7: 585-590.
- Pijl, L. van der.** 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3 ed. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- Poorter, L., Bongers, F., Sterck, F.J. & Wöll, H.** 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93: 256-267.
- Putz, F.E. & Appanah, S.** 1987. Buried seeds, newly dispersed seed, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica* 19: 326-333.
- R Development Core Team.** 2017. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. em <https://www.r-project.org/> (acesso em 04-IV-2017).
- Ressel, K., Guilherme, R.A.G., Schiavini, I. & Oliveira, P.E.** 2004. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 311-323.
- Roberts, H.A.** 1981. Seed bank in soils. *Advances in Applied Biology* 6:1-55.
- Rodrigues, R.R. (org.).** 2005. Parcelas Permanentes em 40ha de florestas do Estado de São Paulo: uma experiência interdisciplinar. ESALQ/USP, Piracicaba. Disponível em [http://www.lerf.eco.br/downloads/parcelas\\_permanentes\\_4o\\_relatorio\\_tematico\\_do\\_projeto\\_parcelas\\_permanentes.pdf](http://www.lerf.eco.br/downloads/parcelas_permanentes_4o_relatorio_tematico_do_projeto_parcelas_permanentes.pdf) (acesso 20-IV-2016).
- Saulei, S.M. & Swaine, M.D.** 1988. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *Journal of Ecology* 76:1133-1152.
- Simpson, R.L., Leck, M.A. & Parker, V.T.** 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. Ecology of soil seed banks. *In*: M.A. Leck, V.T. Parker, R.L. Simpson (eds.). Academic Press, San Diego, pp. 3-7.
- Soares-Junior, A.A., Vidal-Torrado, P. & Silva, A.C.** 2004. Mapeamento ultradetalhado dos solos do Parque Estadual Carlos Botelho destinado ao Projeto Diversidade, Dinâmica e Conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40ha de Parcelas Permanentes. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba. Disponível em [http://www.lerf.eco.br/downloads/parcelas\\_permanentes-3o\\_relatorio\\_tematico\\_do\\_projeto\\_parcelas\\_permanentes.pdf](http://www.lerf.eco.br/downloads/parcelas_permanentes-3o_relatorio_tematico_do_projeto_parcelas_permanentes.pdf) (acesso 20-IV-2016).
- Souza, S.C.P.M.** 2002. Análise de alguns aspectos de dinâmica florestal em uma área degradada no interior do Parque Estadual do Jurupará, Ibiúna, São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H.** 2012. Botânica sistemática: Guia ilustrado para a identificação das famílias fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III. 3 ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Spina, A.P., Ferreira, W.M. & Leitão-Filho, H.F.** 2001. Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). *Acta Botanica Brasilica* 15: 349-368.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C.** 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Sztutman, M. & Rodrigues, R.R.** 2002. O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariqueira Açú, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 161-176.
- Tabarelli, M. & Mantovani, W.** 1997. Colonização de clareiras naturais na floresta atlântica do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 57-66.

- Vázquez-Yanes, C. & Smith, H.** 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytologist* 92: 477-485.
- Vinha, D., Alves, L.F, Zaidana, L.B.P. & Grombone-Guaratini, M.T.** 2011. The potential of the soil seed bank for the regeneration of a tropical urban forest dominated by bamboo *Landscape and Urban Planning* 99: 178-185.
- Whitmore, T.C.** 1998. An introduction to tropical rain forests. Oxford: University Press Inc., New York.
- Williams-Linera, G.** 1993. Soil seed banks in four low mountain forests of Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 321-337.
- Zar, J.H.** 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.