

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

TESE DE DOUTORADO

**CARACTERIZAÇÃO ECOFISIOLÓGICA DO ESTABELECIMENTO INICIAL
DE *Euterpe edulis* MARTIUS EM AGROFLORESTA**

Tese submetida ao Programa de Pós Graduação
em Botânica da Universidade Federal do Rio
Grande do Sul como um dos requisitos para
obtenção do grau de Doutora em Botânica

FERNANDA ALABARCE

Orientadora: Lucia Rebello Dillenburg

PORTO ALEGRE, 2016.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, à minha orientadora Lúcia Rebello Dillenburg, por aceitar me orientar mesmo sabendo que o projeto era com uma palmeira!!! Também agradeço pela paciência e pela ajuda no momento mais decisivo da tese.

Ao Rodrigo Favreto pela paciência e ajuda desde a escolha das áreas até a resolução de tantas dúvidas que tive ao longo destes quatro anos.

A todos os colegas que me ajudaram durante meu doutorado: Matias, Náthali, Natália, Pedro e Patrícia. Aos motoristas da Bio que nos acompanharam nestes campos: Dênis e Seu Luis, este último sendo uma figura mais que especial no Instituto de Biociências.

À minha família por todo apoio sempre. Em especial à minha mãe pelo apoio e paciência (e quanta paciência!) nos momentos de tensão. Aos meus irmãos Diego e Rodrigo (pelo apoio moral já que eles não entendem nada de fisiologia vegetal!), e principalmente aos meus sobrinhos Luiza, Lucas e Ana Laura, e à Bella que mesmo atrapalhando me ajudaram tornando tudo naturalmente mais leve e simples.

À professora Lúcia Brandão, por permitir o uso do seu laboratório e da câmara BOD. Também pela atenção e confiança.

Aos professores Luíz Mauro Gonçalves Rosa, pelo uso do medidor de área foliar e Arthur Germano Fett Neto, pelo uso do espectrofotômetro.

À FEPAGRO-MAQUINÉ (Diretor: Rodrigo Favreto) por permitir o uso da área de floresta nativa.

Agradeço imensamente ao Seu Tésio e sua família por permitir a condução do meu experimento em suas terras (bananal) em Itati. Agradeço por todos os “mimos” que ganhamos a cada visita!

Aos professores João Ito Bergonci, Leandro da Silva Duarte e Marcelo Schramm Mielke por aceitarem fazer parte da banca examinadora.

À CAPES pela bolsa concedida.

“Dedico esta Tese de Doutorado em memória de meu
pai VICTOR HUGO CARRINHO ALABARCE.”

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	13
Referências.....	24
PRIMEIRO CAPÍTULO – Condições ambientais da planta-mãe durante o desenvolvimento da semente afetam a qualidade de sementes de <i>Euterpe edulis</i>	30
Maternal light environment during seed development can affect seed quality of <i>Euterpe edulis</i>	31
1. Abstract.....	32
2. Introduction.....	33
3. Material and methods.....	35
3.1.The study sites and the mother plants.....	35
3.2.The mother plant environment.....	35
3.3.Plant material.....	36
3.4.Seed germination.....	36
3.5.Seed vigor.....	37
3.6.Seed viability of non-germinated seeds.....	37
3.7.Extraction and quantification of phenolic compounds.....	38
3.8.Phytotoxicity test of seed coat extract of <i>E. edulis</i>	38
3.9.Statistical analysis.....	39
4. Results.....	39
5. Discussion.....	40
6. References.....	44

SEGUNDO CAPÍTULO – Mobilização de reservas durante a germinação das sementes e desenvolvimento inicial de plântulas de *Euterpe edulis* Mart.

(Arecaceae)	58
1. Resumo.....	59
2. Introdução.....	60
3. Materiais e métodos.....	62
3.1. Material vegetal.....	62
3.2. Delineamento experimental.....	62
3.3. Mobilização de reservas da semente e alocação de carbono na plântula.....	64
3.4. Taxa de mobilização de carboidratos.....	65
3.5. Partição de carboidratos.....	65
3.6. Análises estatísticas.....	65
4. Resultados.....	66
5. Discussão.....	75
6. Referências.....	80

TERCEIRO CAPÍTULO – Contribuição da plasticidade fenotípica de plântulas de *Euterpe edulis* para o cultivo em sistema agroflorestal.....

1. Resumo.....	86
2. Introdução.....	87
3. Materiais e métodos.....	90
3.1. Área de estudo.....	90
3.2. Material vegetal.....	93
3.3. Delineamento experimental.....	93
3.4. Parâmetros vegetais avaliados.....	94

3.5. Análises estatísticas.....	96
4. Resultados.....	97
5. Discussão.....	107
6. Referências.....	114
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	120
Referências.....	123

LISTA DE TABELAS

PRIMEIRO CAPÍTULO

Table 1: Osmotic potentials of <i>Euterpe edulis</i> seed coat extracts and their respective PEG solutions. BI: banana intercrop; NF: native forest.....	51
Table 2: Characteristics of the environment of the two study sites. Data are means (\pm standard error).....	52
Table 3: Effect of the environment on seed quality of <i>Euterpe edulis</i> ($P < 0.05$), based on the seed fresh mass (FM), seed dry mass (DM), seed moisture (M), germination rate index (GRI), seedling dry mass (SDM) and embryo viability of non-germinated seeds (EV) (means \pm SE).....	53
Table 4: Two-way ANOVA for the effects of the environment (native forest and banana intercrop) and treatment (Control, SC10, PEG10, SC30, PEG30), and the interaction between them on the germination percentage, germination rate index (GRI) and radicle length of <i>Lactuca sativa</i>	54

SEGUNDO CAPÍTULO

Tabela 1: Descrição das fases do processo germinativo e do desenvolvimento plantular de <i>Euterpe edulis</i> utilizadas nas análises.....	64
---	----

TERCEIRO CAPÍTULO

Tabela 1: Características dos ambientes onde as plântulas de <i>Euterpe edulis</i> foram estabelecidas.....	92
--	----

Tabela 2: Análise de variância para os efeitos do ambiente, do tempo de coleta e da interação entre ambos nos parâmetros de crescimento (ANOVA bifatorial: massa da plântula, da raiz, do caule e da folha; altura; área foliar; e DAC).....101

Tabela 3. Valores médios de parâmetros de plasticidade de plântulas de *Euterpe edulis* doze meses após o cultivo em dois ambientes diferentes. Todas as médias apresentadas estão seguidas de erro padrão. Valores de *P* inferiores ou iguais a 0,05 estão em negrito e indicam diferenças significativas entre os ambientes. (MFA = massa foliar por área; RAF = razão de área foliar; Raiz:PA = razão raiz/parte aérea; RMC = razão de massa caulinar; RMF = razão de massa foliar; RMR = razão de massa de radicular; Cla/Clb = razão clorofila a/clorofila b).....103

Tabela 4: Análise de variância bifatorial para os efeitos do ambiente, da causa de mortalidade e da interação entre ambos na mortalidade de plântulas no ano inteiro e nas quatro estações avaliadas.....106

LISTA DE FIGURAS

PRIMEIRO CAPÍTULO

Figure 1: Effect of the environment on cumulative seed germination of *Euterpe edulis*. Vertical lines indicate standard error of the means. Asterisks indicate significant difference between environments ($p < 0.005$). BI: banana intercrop; NF: native forest.....55

Figure 2: *Euterpe edulis* seeds evaluated through tetrazolium test. A – viable embryo; B – non-viable embryo. em: embryo; en: endosperm; sc: seed coat.....56

Figure 3: Effects of different aqueous solutions and of the environment on (A) percentage of germination; (B) germination rate index; and (C) radicle length of *Lactuca sativa* seeds. For each environment, asterisks indicate significant differences from the control, and different small letters indicate significant differences between the SC and the osmotically equivalent PEG extract ($p < 0.05$). SC10: seed coat aqueous extract at 10 % concentration; SC30: seed coat aqueous extract at 30 % concentration; PEG10: PEG solution with osmotic potential similar to SC10; PEG30: PEG solution with osmotic potential similar to SC30. In the control treatment, lettuce seeds were exposed to distilled water.....57

SEGUNDO CAPÍTULO

Figura 1: Fases da germinação e do desenvolvimento plantular de *Euterpe edulis*. F0 (A), F1 (B), F2 (C), F3 (D), F4 (E), e F5 (F). **em:** embrião; **en:** endosperma; **ha:** haustório. Escala: 2 mm.....67

Figura 2: Fases iniciais do processo germinativo de *Euterpe edulis*. A (F0); B (F1); C (F2). pg: poro germinativo; bg: botão germinativo; rd: radícula. Escala: 1 cm.....68

Figura 3: Variações no *pool* de polissacarídeos (A) e no *pool* de açúcares solúveis (B) em endosperma e embrião/haustório de sementes de *Euterpe edulis* durante o processo

germinativo e desenvolvimento plantular. As barras verticais representam o erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as fases e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as estruturas da semente ($P \leq 0.01$).....69

Figura 4: Taxas de depleção de carboidratos em semente e taxas de acúmulo de carboidratos em plântula de *Euterpe edulis* dentro de cada intervalo entre as fases analisadas.....70

Figura 5: Variações no *pool* de polissacarídeos (A) e no *pool* de açúcares solúveis (B) de raiz, caule e folha de plântulas de *Euterpe edulis* durante o processo germinativo e desenvolvimento plantular. As barras verticais representam o erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as fases e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as partes da plântula ($P \leq 0.01$).....72

Figura 6: Distribuição de massa seca e de carboidratos nas sementes (A-C) e nas plântulas (B-D) de *Euterpe edulis* durante o processo germinativo e desenvolvimento plantular. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as fases e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as estruturas da semente e partes da plântula ($P \leq 0.01$).....74

TERCEIRO CAPÍTULO

Figura 1: Área de estudo nos municípios de Maquiné e Itati, RS, Brasil. Fonte: Tavares (2000); Google Earth.....91

Figura 2: Interior da floresta nativa em Maquiné (A) e interior de bananal em Itati (B). Foto: Fernanda Alabarce. 2012.....91

Figura 3: Parcela experimental demarcada (A); plantio de muda de <i>Euterpe edulis</i> com demarcação (B); e coleta de um indivíduo dessa espécie com o auxílio de uma pá (C).....	94
Figura 4: Massa seca de plântula (A), de raiz (B), de caule (C) e das folhas (D) de <i>Euterpe edulis</i> estabelecidas em dois ambientes diferentes no decorrer do período experimental. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre os períodos avaliados.....	98
Figura 5: Crescimento em altura (A), área foliar (B) e DAC (C) de <i>Euterpe edulis</i> em dois ambientes diferentes no decorrer do período experimental. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre os períodos avaliados.....	100
Figura 6: Aspecto da morfologia de plântulas de <i>Euterpe edulis</i> após doze meses de cultivo em (A) Floresta nativa e (B) Bananal. Antes da coleta.....	102
Figura 7: Porcentagem de mortalidade das plântulas de <i>Euterpe edulis</i> estabelecidas nos diferentes ambientes no decorrer do ano inteiro de experimento. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as causas de mortalidade.....	104
Figura 8: Porcentagem de mortalidade das plântulas de <i>Euterpe edulis</i> estabelecidas nos diferentes ambientes e computadas para cada estação. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os	

ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as causas de mortalidade.....105

INTRODUÇÃO GERAL

Bioma Mata Atlântica

Entende-se como bioma Mata Atlântica o conjunto de formações florestais e ecossistemas associados que incluem a Floresta Ombrófila Densa, a Floresta Ombrófila Mista, a Floresta Ombrófila Aberta, a Floresta Estacional Semidecidual, a Floresta Estacional Decidual, os manguezais, as restingas, os campos de altitude, os brejos litorâneos e encaves florestais do Nordeste. A Mata Atlântica está presente ao longo de toda costa litorânea brasileira desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, além de parte dos estados do Mato Grosso do Sul e Goiás. Em alguns estados como RS, SC, PR e SP estende-se pelo interior, alcançando parte dos territórios da Argentina e Paraguai (Brasil, 2004).

Esse conjunto de ecossistemas florestais apresenta estruturas e composições florísticas bastante diferenciadas, acompanhando as características climáticas e geográficas. A distribuição da vegetação é fortemente influenciada pela distância do oceano, seguido do regime de chuvas, da altitude e da duração da estação seca (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). A elevada biodiversidade da Mata Atlântica é função destas variações e acredita-se que esta região ocupe cerca de 1 a 8 % da biodiversidade mundial (Lagos & Muller, 2007). Estima-se que existam cerca de 250 espécies de mamíferos (55 endêmicas), 340 de anfíbios (90 endêmicas), 1.023 de aves (188 endêmicas), e cerca de 20.000 espécies de árvores, metade das quais são endêmicas (CEPF, 2001).

Na época do descobrimento, a Mata Atlântica era a segunda maior formação florestal tropical da América do Sul, abrangendo uma área contínua de aproximadamente 1,3 milhões de Km² (Tabarelli *et al.*, 2005). Historicamente foi a primeira floresta a receber iniciativas de colonização e dela saiu a primeira riqueza a ser

explorada, o pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lam.). Os principais ciclos econômicos, como plantações de cana de açúcar, café, e mais recentemente de soja, algodão, milho e fumo e de espécies florestais exóticas contribuíram com a substituição e destruição da formação original da floresta. Além destes, outros fatores levaram a esta devastação, como a retirada de florestas para o processo de urbanização e a inundação de florestas para implantação de hidrelétricas e geração de energia (Brasil, 2004). Hoje, cerca de 80 % do produto interno bruto brasileiro é gerado nesta região.

Atualmente este bioma representa cerca de 7,9 % de sua cobertura original e ainda é uma das áreas de maior biodiversidade do mundo (SOS Mata Atlântica, 2009). No entanto, a contínua devastação e fragmentação dos remanescentes florestais existentes torna este bioma um “Hotspot” (área rica e ameaçada). As regiões onde se concentram as maiores áreas de remanescentes estão usualmente associadas às atuais unidades de conservação de proteção integral localizadas principalmente nas florestas costeiras dos Estados de SC, PR, SP, RJ, BA na e região serrana do Espírito Santo. A necessidade de conservação da biodiversidade e dos recursos hídricos e de valorização das diversas culturas levou a UNESCO a reconhecer a Mata Atlântica como Reserva da Biosfera (RBMA) a partir de 1991, onde são recomendadas apenas atividades agrícolas de baixo impacto ambiental (Marcuzzo *et al.*, 1998).

Sistemas Agroflorestais

Segundo a Instrução Normativa nº 05 de 2009 do Ministério do Meio Ambiente, o sistema agroflorestal (SAF) é definido como um sistema de uso e ocupação do solo em que plantas lenhosas e perenes são manejadas em associação com plantas herbáceas, arbustivas, arbóreas, culturas agrícolas e forrageiras, em uma mesma unidade de manejo, de acordo com o arranjo espacial e temporal, com alta diversidade de espécies e interações entre estes componentes (Figura 1). Assim, possui uma grande semelhança

com os ecossistemas naturais, apresentando uma elevada biodiversidade, complexa estrutura e grande acúmulo de biomassa. Também explora a relação ecológica entre plantas e animais, preserva o solo através da ciclagem de nutrientes e combate a erosão, além de aproveitar melhor a radiação solar e não necessitar de adubos químicos (Oliveira *et al.*, 2010).

O objetivo principal do SAF é otimizar o uso da terra, conciliando a produção florestal com a produção de alimentos. Neste sistema, são plantadas diferentes espécies nativas que geram diversos produtos em diferentes épocas do ano, o que é mais rentável para o agricultor e ainda mantém a biodiversidade local. Dessa forma, os SAF's podem contribuir para a solução de problemas no uso dos recursos naturais e socioeconômicos. A presença de remanescentes florestais nas proximidades dos sistemas produtivos permite a entrada de espécies e uso dos serviços de ecossistema (De Marco & Coelho, 2003).

Segundo o antigo Código Florestal (Lei nº 4771/1965), o manejo agroflorestal sustentável era permitido somente em áreas de Reservas Legais (RL's) de pequenas propriedades rurais, o que restringia significativamente o perímetro agricultável de tais propriedades. Desde a instituição do Novo Código Florestal (Lei nº 12651/2012), ficou definido que pequenas propriedades rurais podem utilizar plantios de sistemas agroflorestais em suas APP's (Área de Preservação Permanente) e RL's, desde que estes sistemas sejam submetidos a planos de manejo sustentáveis pelo órgão estadual do meio ambiente responsável (Guerra, 2012).

De acordo com Favreto (2010), uma das espécies florestais mais utilizadas nestes sistemas de manejo no sul do Brasil é a palmeira *Euterpe edulis* (palmiteiro). Segundo este autor, os principais sistemas de manejo agroflorestal que utilizam-se desta espécie são:

- Consórcio com espécies exóticas: este manejo é feito com eucalipto, pinus, cinamomo e palmeira real. Geralmente é implantado por sementes a lanço ou em covas ou por mudas. O objetivo do manejo de *E. edulis* em meio a cultivo destas árvores é maximizar o uso da terra durante o período inicial de crescimento da espécie exótica.
- Consórcio com banana: o cultivo de *E. edulis* é feito tanto em “setores” dos bananais onde a fertilidade do solo é baixa, com o intuito de melhorar as condições do solo, quanto em outras áreas de solo mais fértil onde se possa aproveitar a sombra dos bananais. O manejo é realizado através da manutenção da regeneração natural, do desbaste e transplante para áreas menos densas. Esta atividade é a principal fonte de renda para mais de 3 mil famílias de agricultores, normalmente habitando as encostas.
- Quintais agroflorestais: *E. edulis* é semeada ou plantada em quintais, associada a outras espécies, geralmente frutíferas e ornamentais. O objetivo geralmente é ornamental, e mais recentemente para comercialização da polpa dos frutos e obtenção de sementes. À medida que as plantas chegam ao seu estágio reprodutivo, as sementes caem, são dispersas e germinam naturalmente. O manejo é feito através do desbaste.

Estes sistemas podem apresentar algumas características similares a clareiras e bordas de mata, como maior incidência luminosa e amplitude térmica do que o interior florestal (Favreto *et al.*, 2010).

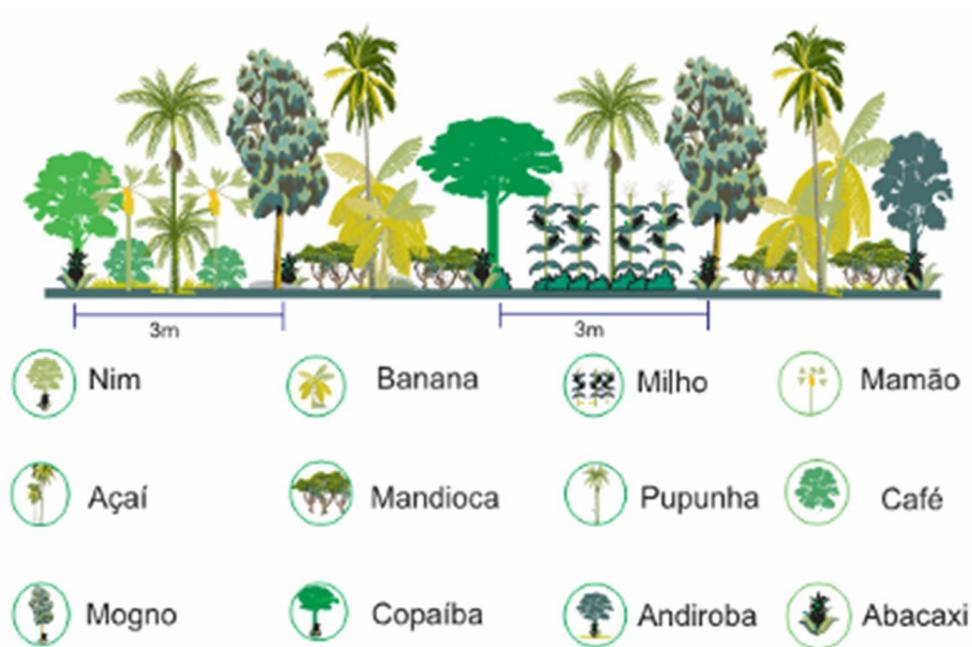


Figura 1. Esquema típico de Sistema Agroflorestal. Fonte: Rede Agroecologia

A família *Arecaceae*

As palmeiras constituem a família *Arecaceae*, que é a única da ordem *Arecales* (Cronquist, 1981). São plantas monocotiledôneas, cujo caule (estipe) pode ser solitário ou cespitoso, que variam desde 50 cm até 50 m de altura (Reitz, 1974; Joly, 2002). Possui crescimento monopodial característico da família, e, em seu ápice, encontram-se as folhas, geralmente pinadas e espiraladas, e seu sistema reprodutivo (Corner, 1966; Uhl & Dransfield, 1987). A inflorescência é uma espádice composta, com espata coriácea e lenhosa, popularmente chamada de “cacho”. A maioria dos frutos são drupas e podem conter de uma a várias sementes (Uhl & Dransfield, 1987). O endocarpo, por ser muito fino, geralmente não pode ser separado do tegumento das sementes. As sementes possuem um cotilédone de reserva, o haustório (porção distal do embrião), que absorve os nutrientes do endosperma durante o processo germinativo (Tomlinson, 1960).

Há uma grande variedade no tempo de germinação entre palmeiras, ocorrendo casos extremos de viviparidade (a semente germina ainda na planta-mãe) e espécies que demoram até cinco anos para germinar (Tomlinson, 1971; Endt, 1996). Taxas e capacidade de germinação entre sementes de diferentes populações podem diferir consideravelmente devido a diferenças nos fatores genéticos e ambientais destas populações (Clement & Dudley, 1995). O atraso na germinação de algumas palmeiras pode estar relacionado a características anatômicas do embrião (embrião imaturo) e/ou a características morfológicas como o tegumento e o endosperma (Baskin & Baskin, 1998).

Esta família é representada por cerca de 2.000 espécies, sendo presentes no Brasil 200 espécies distribuídas em 40 gêneros (Souza & Lorenzi, 2005). Destacam-se como um importante componente da flora das regiões tropicais e subtropicais. No Brasil, habitam os ecossistemas Floresta Amazônica, Floresta Atlântica, Cerrado, entre outros (Miguel *et al.*, 2007). Em certos locais, algumas espécies de palmeiras formam palmares, ou agrupamentos, como no caso dos butiazais (*Butia* spp.) no sul, os carnaubais (*Copernicia prunifera*) e os babaçuais (*Attalea speciosa*) no nordeste e os açazais (*Euterpe oleracea* e *Euterpe precatoria*) e os buritizais (*Mauritia flexuosa*) no norte.

Como importância econômica podem-se citar diversos usos das palmeiras: sucos, polpas, licores, óleos, palmito, ceras, tábuas, ripas, calhas, entre outros. O óleo de palma (também conhecido como óleo de dendê) pode ser usado tanto na indústria alimentícia quanto para combustível. Além disso, algumas palmeiras são ornamentais, sendo muito utilizadas em quintais, praças e jardins e até mesmo interiores (Lorenzi *et al.*, 1996). Exemplos de palmeiras com produtos consumidos mundialmente incluem o

coqueiro (*Cocos nucifera*), o dendezeiro (*Elaeis guineensis*), a pupunha (*Bactris gasipaes*) e o açaí (*Euterpe oleracea*).

Euterpe edulis

Euterpe edulis Martius é uma palmeira da família Arecaceae, conhecida popularmente como palmitreiro, juçara, içara, ripa, entre outros (Figura 2). Nativa da Mata Atlântica, esta espécie apresenta ampla distribuição geográfica, ocorrendo principalmente desde a Bahia até o Rio Grande do Sul (Nodari *et al.*, 2000) (Figura 3). No RS, ocorre na região da floresta ombrófila densa, de Torres a Osório.

Possui caule (estipe) único, geralmente alcançando até 20 m no interior da floresta. Possui folhas alternas, pinadas e bainhas verdes e desenvolvidas formando um coroamento característico no ápice do caule, onde se encontra o palmito (Reitz *et al.*, 1988). A inflorescência com raque contém muitas ráquulas onde se localizam as flores em tríade: uma feminina no centro e duas masculinas, sendo que as flores masculinas são maiores que as femininas. Em relação à fecundação, *E. edulis* pode ser considerada autocompatível mas com reprodução alógama e polinização entomófila (Mantovani & Morellato, 2000). Os cachos de frutos têm em média 3 kg com milhares de frutos que pesam em média 1 g (Reis, 1995; Henderson, 2000). Estes são drupas esféricas, de cor violáceo-escura quando maduros, com polpa escassa e endocarpo lenhoso, que envolve completamente a semente (Carvalho, 2003).

As sementes do palmitreiro possuem endosperma abundante, com alto teor de reservas, as quais se constituem de carboidratos (cerca de 38,7 %), proteínas (4,5 %) e lipídeos (0,75 %) (Reis, 1995). São recalcitrantes e por isso perdem o seu poder germinativo com facilidade, apresentando germinação lenta e desuniforme (Queiroz, 2000; Saldanha, 2007). Para Roberto & Habbermann (2010), o embrião da semente recém dispersa está em contínuo e lento desenvolvimento. Isto porque, quando por

ocasião da dispersão, os embriões desta espécie possuem tecidos diferenciados (radícula e primórdios foliares) além de inúmeras mitocôndrias, retículo endoplasmático rugoso e complexo de Golgi, que indicam que o mesmo está em intensa atividade metabólica. No entanto, antes da sementeira, o endosperma aparece em estado quiescente, sem qualquer mobilização de reservas, que é necessária para a conclusão da germinação (Panza *et al.* 2004).

O palmito é uma espécie típica de sub-bosque e tem como estratégia de regeneração a formação de banco de plântulas, as quais permanecem com desenvolvimento lento até que ocorram mudanças significativas na disponibilidade de luz (Melo *et al.*, 2004). A competição intra-específica por luz é, sem dúvida, um dos fatores que explicam a mortalidade de plântulas de palmito superior a 80 %, visto que essa espécie forma densos bancos com dezenas de milhares de plântulas por hectare (Conte *et al.*, 2000).

Apesar de ser considerada espécie climática, *E. edulis* têm seu crescimento limitado sob forte sombreamento. Sob altas irradiâncias (acima de 50 %) seu crescimento também é limitado, mostrando uma baixa capacidade de aclimação à luz (Nodari *et al.*, 1999; Nakazono *et al.*, 2001). A posição sucessional das espécies tem sido utilizada por alguns autores para explicar a maior ou menor plasticidade das plantas em responder à variação de luz, com espécies de estágios sucessionais mais tardios tendo menor plasticidade que espécies de estágios sucessionais mais iniciais (Huante & Rincón, 1998). Assim, poder-se-ia atribuir a falta de plasticidade de *E. edulis* em adaptar-se à irradiâncias maiores que 50 % à sua posição sucessional de não pioneira (Klein, 1980).

Os frutos de *E. edulis* exercem grande atração sobre a fauna, principalmente quando maduro, e sua oferta dura quase o ano inteiro. Em algumas regiões está

disponível inclusive no inverno, quando a oferta de alimentos é menor (Genini *et al.*, 2009). Dentre os animais que se alimentam dos frutos de *E. edulis* incluem-se os tucanos, as jacutingas, os morcegos, os macacos, os pequenos roedores e os graxains (Galetti *et al.*, 1999; Reis & Kageyama, 2000). Neste sentido, o palmiteiro é considerada uma espécie chave dentro do ecossistema florestal (Zimmermann, 1991; Laps, 1996; Galetti *et al.*, 2001; Pizo *et al.*, 2002), pois além de alimentar a fauna, promove o aumento do zoocorismo, o que aumenta o fluxo de propágulos entre os fragmentos florestais, acelerando o processo de sucessão e mantendo o fluxo gênico entre as florestas.



Figura 2. *Euterpe edulis* Martius (Palmiteiro). Ilustração de Diana Carneiro

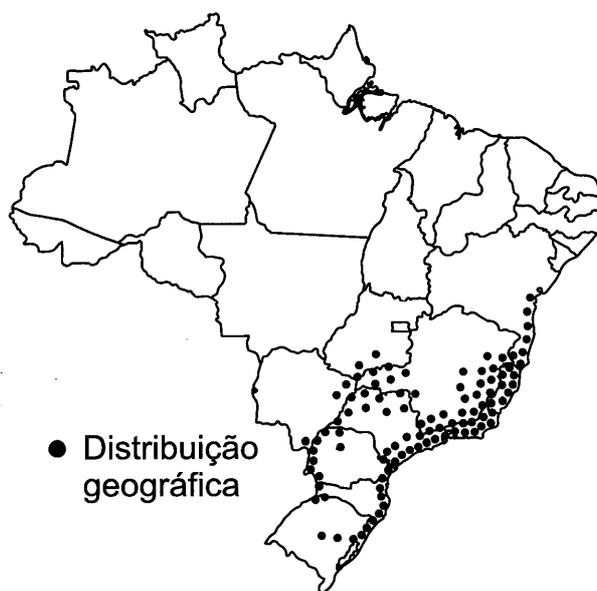


Figura 3. Distribuição geográfica de *Euterpe edulis*. Fonte: Lorenzi (2010)

Justificativa

O palmitero produz grande quantidade de frutos (em média três cachos para cada indivíduo adulto) sendo que sua frutificação ocorre em um período de escassez de alimentos, quando então garante alimentação para um grande número de aves e mamíferos (Reis, 1995). É uma espécie que possui grande valor econômico, tanto pela comercialização da polpa dos frutos quanto do palmito. Atualmente encontra-se na Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção (Brasil, 2008). No Rio Grande do Sul, isto ocorreu principalmente devido à intensa exploração desta palmeira, a partir da década de 70, para extração do palmito (meristema apical e folhas jovens indiferenciadas) (Gerhardt, 2002). O palmitero apresenta estipe único, sendo incapaz de produzir perfilhos, o que acarreta na morte da planta após o corte da mesma. Não existe um manejo na extração do palmito, sendo este feito em qualquer época do ano,

desrespeitando a época de frutificação e consequente dispersão de sementes. No RS, as populações remanescentes de *E. edulis* se encontram principalmente na região de Torres/Osório (litoral norte), onde predominam pequenas propriedades rurais com fragmentos florestais que comportam populações da palmeira juçara (Reis *et al.*, 2000). Em levantamento sobre o extrativismo da palmeira juçara em áreas de Mata Atlântica no RS, Raupp (2001) verificou a presença de 4,1 % de indivíduos adultos vivos, 22,9 % de indivíduos cortados e 73 % de indivíduos de bases mortas. Esses resultados evidenciam a exploração da espécie para o consumo sem o controle necessário para a regeneração natural e preservação das populações de juçara.

As SAF`s são apontadas como uma forma de amenizar a exploração clandestina a que esta espécie vem sendo exposta (Bovi *et al.*, 1987). O estabelecimento de *E. edulis* em ambientes de agrofloresta pode contribuir para a manutenção da espécie na Mata Atlântica: uma vez que estes sistemas estão localizados em áreas próximas às áreas de mata nativa, as aves podem se alimentar dos frutos de áreas de SAF e dispersar as sementes em áreas de floresta nativa, contribuindo, assim, com a conservação da espécie em seu ecossistema.

No entanto, para que haja o manejo sustentável desta espécie, é fundamental conhecermos suas inter-relações com o meio. Com este intuito, foi feito neste estudo um levantamento das características ambientais de floresta nativa e de bananal e compararam-se as características de sementes e plântulas de *E. edulis* destes dois ambientes florestais distintos. A compreensão sobre os aspectos relacionados à germinabilidade de sementes, bem como o estabelecimento inicial de plântulas de *E. edulis* em bananal oferecerá subsídios importantes para o conhecimento do funcionamento ecológico da espécie, e para o incentivo à agroecologia e à agroindústria familiar.

Referências

- Baskin, C.C.; Baskin, J.M. (1998) Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego, 665p.
- Brasil (2004) Ministério do Meio Ambiente. Caderno de debate Agenda 21: Mata Atlântica o futuro é agora. Brasília.
- Brasil (2008) Instrução Normativa Nº 6. Lista Oficial das Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção. Diário Oficial da União 185: 75-83.
- Bovi, M.L.A.; Gogoy Jr., G.; Sáes, L.A. (1987) Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agronômico de Campinas. *O Agrônomo* 39: 129-174.
- Carvalho, P.E.R. (2003) Espécies arbóreas brasileiras. Colombo, Embrapa Floresta.
- Clement, C.R.; Dudley, N.S. (1995) Effect of the bottom heat and substrate on seed germination of pejibaye (*Bactris gasipaes*) in Hawaii. *Principes* 39: 21-24.
- Conte, R.; Reis, M.S.; Reis, A. (2000) Dinâmica e regeneração natural de *Euterpe edulis* Martius (Palmae) na Floresta Ombrófila Densa da Encosta Atlântica. *Sellowia* 49-52: 106-130.
- Corner, E.J.H. (1966) The natural history of palms. Califórnia, University of Berkeley and Los Angeles.
- Cronquist, A. (1981) An integrated system of classification of flowering plants. New York, Columbia University Press.
- De Marco, P.J.R.; Coelho, F.M. (2003) Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures, pollination and production. *Biodiversity and Conservation* 13: 1245-1255.
- Endt, D. (1996) Some observations on the growing of the chonta palm *Juania australis*. *Principes* 40: 27-30.

- Favreto, R. (2010) Aspectos etnoecológicos e ecosfisiológicos de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 143p.
- Favreto, R.; Mello, R.S.P.; Baptista, L.R.M. (2010) Growth of *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) under forest and agroforestry in southern Brazil. *Agroforestry Systems* 80: 3030-313.
- Galetti, M.; Zipparro, V.; Morellato, M.P. (1999) Fruit phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland atlantic Forest of Brazil. *Ecotropica* 5: 115-122.
- Galetti, M.; Zipparro, V.B.; Morellato, L.P.C. (2001) Fruiting phenology and frugivory on the palm *Euterpe edulis* in a lowland Atlantic forest of Brazil. *Ecotropica* 5: 115-122.
- Genini, J.; Galetti, M.; Morellato, L.P.C. (2009) Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic Rainforest land-bridge island. *Flora* 204: 131-145.
- Gerhardt, C. (2002) Agricultores familiares, mediadores sociais e meio ambiente: a construção da “problemática ambiental” em agro-eco-sistemas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Guerra, SCS. (2012) O novo código florestal brasileiro e os sistemas agroflorestais: implicações e considerações sobre as áreas de preservação permanente e reservas legais. II Congresso Brasileiro de Reflorestamento Ambiental. Universidade Federal do Espírito Santo.
- Henderson, A. (2000) The genus *Euterpe* in Brazil. In: *Euterpe edulis* Martius (palmeiteiro): *biologia, conservação e manejo*. Reis, M.S.; Reis, A. (Eds.). Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Huante, P.; Rincón, E. (1998) Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-56.

- Joly, A.B. (2002) Botânica: Introdução à Sistemática Vegetal. São Paulo, Companhia Editora Nacional.
- Klein, R.M. (1980) Ecologia da flora e vegetação do Vale do Itajaí. *Sellowia* **31**: 9-389.
- Lagos, A.R.; Muller, B.L.A. (2007) Hotspot brasileiro Mata Atlântica. *Saúde e Ambiente em Revista* **2**: 35-45.
- Laps, R.R. (1996) Frugivoria e dispersão de sementes de palmito (*Euterpe edulis* Martius, Arecaceae) na Mata Atlântica, sul do Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Unicamp, Campinas, Brasil.
- Lorenzi, H.; Souza, H.M.; Costa, J.T.M.; Cerqueira, Von Behr, H. (1996) Palmeiras no Brasil – nativas e exóticas. Nova Odessa, Editora Plantarum.
- Lorenzi, H. (2010) Flora brasileira: Arecaceae (palmeiras). Nova Odessa, Editora Plantarum.
- Mantovani, A.; Morellato, L.P.C. (2000) Fenologia da floração, frutificação, mudança foliar e aspectos da biologia floral do palmito. *Sellowia* **49**: 23-38.
- Marcuzzo, S.; Pagel, S.M.; Chiappetti, M.I.S. (1998) A Reserva da Biosfera da Mata Atlântica no Rio Grande do Sul. Série Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, n.11.
- Melo, F.P.L.; Aguiar Neto, A.V.; Simabukuro, E.A.; Tabarelli, M. (2004) Recrutamento e estabelecimento de plântulas. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (eds.) Germinação: do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre. p.238-250.
- Miguel, L.A.; Kubo, R.R.; Coelho de Souza, G.; Martins, G.; Favreto, R. (2007) Agroecologia: manejo da biodiversidade e promoção da agricultura familiar sustentável na Mata Atlântica do Rio Grande do Sul. In Inova UFRGS – Mostra de Pesquisa e Pós-Graduação, Porto Alegre, INOVA UFRGS.

- Nakazono, E.M.; Costa, M.C.; Futatsugi, K.; Paulilo, M.T.S. (2001) Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Revista Brasileira de Botânica* **24**: 173-179.
- Nodari, R.O. et al. (1999) Crescimento de mudas de palmeiteiro (*Euterpe edulis* Mart.) em diferentes condições de sombreamento e densidade. *Revista Árvore* 23: 285-292.
- Nodari, R.O.; Reis, M.S.; Guerra, M.P. (2000) Conservação do palmeiteiro (*Euterpe edulis* Martius). In: *Euterpe edulis Martius (palmeiteiro): biologia, conservação e manejo*. Reis, M.S.; Reis, A. (Eds.). Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Oliveira-Filho, A.T.; Fontes, M.A. (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropia* **32**: 793-810.
- Oliveira, N.L.; Jacq, C.; Dolci, M.; Delahaye, F. (2010) Desenvolvimento sustentável e sistemas agroflorestais na Amazônia matogrossense, *Confins*, 10.
- Panza, V.; Láinez, V.; Maldonado, S. (2004) Seed structure and histochemistry in the palm *Euterpe edulis*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **145**: 445-453.
- Pizo, M.A., Silva, W.R.; Galetti, M.; Laps, R. (2002) Frugivory in catingas of the Atlantic forest of southeast Brazil. *Ararajuba* **10**: 177-185.
- Queiroz, M.H. (2000) Biologia do fruto, da semente e da germinação do palmeiteiro *Euterpe edulis* Martius – Arecaceae. *Sellowia* **49**: 39-59.
- Raupp, S.V. (2001) Estudo da regeneração natural de *Euterpe edulis* Martius em Floresta Ombrófila Densa Submontana, Maquiné, RS. In: Congresso de Ecologia do Brasil, UFRGS.
- Reis, A. (1995) Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius – (Palmae) em uma Floresta Densa Montana da Encosta Atlântica em Blumenau, SC. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.

- Reis, A.; Kageyama, P.Y. (2000) Dispersão de sementes do palmitheiro (*Euterpe edulis* Martius – Palmae). *Sellowia* **49**: 60-92.
- Reis, M.S.; Fantini, A.C.; Nodari, R.O.; Reis, A.; Guerra, M.P.; Mantovani, A. (2000) Management and conservation of natural populations in Atlantic rainforest: the case study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica* **32**: 894-902.
- Reitz, R. (1974) Flora Ilustrada Catarinense: Palmeiras. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Reitz, R.; Klein, R.M., Reis, A. (1988) Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Estado do Rio Grande do Sul.
- Roberto, G.G.; Habermann, G. (2010) Morphological and physiological responses of the recalcitrant *Euterpe edulis* seeds to light, temperature and gibberellins. *Seed Science and Technology* **38**: 367-378.
- Saldanha, C.W. (2007) Conservação *in vitro* de *Euterpe edulis* Martius. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.
- Souza, V.C.; Lorenzi, H. (2005) Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa, Editora Plantarum.
- Tabarelli, M.; Pinto, L.P.; Da Silva, J.M.C.; Hirota, M.M.; Bede, L.C. (2005) Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade* **1**: 132-138.
- Tomlinson, P.B. (1960) Essays on the morphology of palms. *Principes* **4**: 6-61.
- Tomlinson, P.B. (1971) The shoot apex and its dichotomous branching in the *Nypa* palm. *Annals of Botany* **35**: 865-879.
- Uhl, N.; Dransfield, J. (1987) Genera Palmarum. Lawrence, Allen Press.

Zimmermann, C.E.A. (1991) A dispersão do palmitreiro por Passeriformes. *Ciência hoje*

12: 18-19.

PRIMEIRO CAPÍTULO

Condições ambientais da planta-mãe durante o desenvolvimento da semente afetam a qualidade de sementes de *Euterpe edulis*

FERNANDA DA SILVA ALABARCE
LUCIA REBELLO DILLENBURG

Maternal light environment during seed development can affect seed quality of *Euterpe edulis*

Fernanda da Silva Alabarce and Lucia Rebello Dillenburg*

Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 91501-970, Porto Alegre, Brazil

***Corresponding author:** Lúcia Rebello Dillenburg

e-mail: lucia.dillenburg@ufrgs.br

telephone: +55 (51) 3308-7644

Mailing address: Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Departamento de Botânica

Av. Bento Gonçalves 9500

91501-970 – Porto Alegre, RS

Brasil

Abstract The primary concern of this research was to investigate how the contrasting light environments of a native forest (NF) and banana intercrop (BI) affect seed quality of *Euterpe edulis*. The results from our study also led us to investigate a possible light-induced component of seed dormancy in this species. Mature fruit bunches were collected from both environments and evaluated for seed germination and viability of non-germinated seeds, seed mass and moisture, and vigor tests (germination rate index and seedling mass). Total phenolics in the seed coats and the effects of seed coat extracts on the germination of lettuce seeds were also evaluated to investigate a possible cause for the lack of germination of many viable seeds from BI. Results showed that seed vigor did not differ between the environments, but germination of seeds from BI was lower, despite viability of most of the non-germinated ones. Seed coats formed in BI had a greater concentration of phenolics than those that developed in NF. In contrast to seed coat extracts from NF, extracts prepared from BI seeds had a negative, non-osmotic effect on the germination of lettuce seeds. Our results indicate that the more open environment offered by BI does not affect seed vigor, but may add a light-induced component to seed dormancy of the species, which can make seeds produced in more open environments less suitable in generating new plants. Such finding might be particularly useful for the species management in agroforestry systems and for its conservation in the rainforest.

Keywords Germination inhibitor · ‘Palmiteiro’ · Phenolic compounds · Seed coat · Seed dormancy · Seed vigor

1 Introduction

Maternal environmental effects refer to the particular phenomenon in which the external ecological environment of the maternal parent influences the phenotype of its progeny (Donohue 2009). Many aspects of the mother plant environment (e.g., light, photoperiod, temperature, and nutrient and water availabilities) may substantially affect seed quality and dormancy. Seed coat (maternal tissue) and seed provisioning commonly exhibit phenotypic plasticity in response to environmental conditions during seed development. Mechanical and chemical characteristics of the seed coats are important in determining seed dormancy, and both the thickness and color of the seed coats are known to be environmentally responsive in many species (Roach and Wulff 1987; Baskin and Baskin 1998; Donohue 2009). The environment experienced by the mother plant during seed development may also substantially affect seed provisioning with nutrients, hormones, proteins and transcripts, which will affect seed metabolism and gene expression during seed development and even after seed dispersal (Donohue 2009). Seed mass, for example, is an important component of seed quality, as large seeds tend to produce vigorous seedlings (Ambika et al. 2014). Reductions in the availability of light, water and nutrients have all been shown to reduce seed mass and quality, by reducing photosynthesis of the mother plant and thus resource provisioning to the seeds (Sawhney and Naylor 1982; Parrish and Bazzaz 1985; Bewley et al. 2013; He et al. 2014).

This study explores the effects of the mother plant environment on key components of seed quality (seed germination capacity and vigor) of *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae), a native and endemic palm species from the Brazilian Atlantic Rainforest. It is highly relevant for its economic value (both for fruit and palm heart marketing) and for its ecological function (Reis et al. 1993; Fadini et al. 2009). The fruits of this palm tree feed many species of mammals and birds, which act as seed dispersers (Campos et al. 2012), and more recently the fruit pulp has been harvested and commercialized (Favreto et al. 2010; Trevisan et al. 2015). The palm heart extraction leads to the death of the individual, and due to its overharvesting this species is currently listed in the Official List of the Brazilian Threatened Flora Species (Brasil 2008). *Euterpe edulis* is often cultivated in intercropped, or agroforestry systems, as an alternative to alleviate the illegal extraction, making these agricultural lands ideal places for conservation of this species (Favreto et al. 2010). Although fruits are a

sustainable alternative for the species economic exploitation, an uncontrolled exploitation of the food resources can lead to a decrease in the recruitment on new individuals, in addition to a decrease in food supply for natural dispersers. These situations have implications for the conservation and regeneration of *E. edulis*, and indicate the need for applying efficient methodologies for promoting seed germination and seedling production. The seed quality of this species may play an important role in its conservation, because it is one of the main factors determining establishment success (Sulc 1998). A high seed quality ensures a high rate of seedling survival, fast growth and low infection by diseases and pests (Moestrup and Schmidt 2008).

The seeds of *Euterpe edulis* are classified as recalcitrant and sensitive to dehydration (Panza et al. 2004; 2007; Cursi and Cicero 2014). At maturity, their embryo is very small, comprising only 0.54 % of the seed fresh weight and having a high degree of hydration (85 % of water content). The massive endosperm comprises around 99 % of the seed fresh weight, has a water content of 48.20 % but appears to be in an inactive state (Panza et al. 2004; 2007). Baskin and Baskin (2014) consider the embryos of palm tree seeds to be underdeveloped, which results in morphological seed dormancy (some species, with major delays in germination, would also have morphophysiological dormancy). The underdeveloped embryo then requires an additional amount of time to attain full size after dispersion before germination (root emergence) takes place, and this delay would result in the slow germination of palm seeds in general. Under natural conditions, germination of *E. edulis* takes from three to six months to complete, but a faster germination can be promoted by small birds that regurgitate depulped seeds (Leite et al. 2012). Pulp removal also favors seed storage (Martins et al. 2004) and, particularly when performed after water immersion, can increase the physiological performance of the seeds, speeding up germination, which is then completed after 50 to 90 days (Bovi and Cardoso 1975; Queiroz 1986; Cursi and Cicero 2014).

Variations in light availability and temperature are usually higher in agroforestry systems than in nearby fragments of Atlantic Forest in southern Brazil (Favreto et al. 2010). The initial establishment of *E. edulis* in environments with higher light incidence than the native forest has been investigated in a few studies (Tsukamoto Filho et al. 2001; Santos 2009; Favreto et al. 2010). However, to date, there is a lack of information on the impact of these higher-light environments on seed quality of *E. edulis*. Therefore, the main purpose of this study was to investigate how native forest

and banana intercrop conditions can affect the germination performance of this palm tree. Based on the expected greater availability of light in most agroforestry systems than in native forests and on the expected greater provisioning of seeds by the more sun-exposed mother plants present in the former environment, we hypothesized that seeds from mother plants growing in a more open, man-managed environment (agroforestry system) would have a greater quality (as expressed by seed germination and vigor) than those coming from plants growing in a native forest. Our second hypothesis was based on our germination results, which pointed to a lower germination percentage of seeds from the managed environment than from the native forest. We then tested the hypothesis that this lower germination performance was associated to a greater synthesis of phenolic compounds in fruits and seeds.

2 Material and methods

2.1 The study sites and the mother plants

Two populations of *E. edulis* were studied in the northern coast of Rio Grande do Sul, Brazil: one in a native forest (NF), which is a secondary dense ombrophilous forest located in Maquiné (29°49`S and 50°14`W); and a second one in a banana intercrop (BI), 23.46 km away from the NF site, located in a rural property in Itati (29°39`S and 50°12`W). In this site, banana plantations (*Musa* sp.) are intercropped with *E. edulis* and *Citrus* spp., and this is the most common agroforestry type in southern Brazil. We estimated plant density of the each environment by counting all mature trees in a 2 m radius surrounding the mother plants: BI (0.21 plants/m²); and NF (0.70 plants/m²).

In each site, we selected five mother plants of *E. edulis*. We chose reproductive individuals carrying bunches with mature fruits, located at least 10 m away from each other, with heights between six and eight meters.

2.2 The mother plant environment

In the summer of 2012 and in the winter of 2013, we collected fifteen soil samples, three around each of the five selected mother plants in each of the two environments. These were made up of about five hundred grams each and were taken from the upper 20 cm of soil. All chemical soil analyses were made in the Analyses Laboratory of the Soil Department of the Federal University of Rio Grande do Sul. Briefly, clay content

was determined by density analysis, pH was measured in water solution (1:1; v/v), P and K were determined by the Mehlich I method, organic matter was obtained by sulfocromic solution oxidation with external heat, Ca and Mg were extracted with KCl 1 mol l⁻¹, and cation exchange capacity (CTC) was estimated at pH 7. Additionally, we determined the gravimetric water content of the soil samples.

Air temperature and relative humidity at each site were recorded at mid-day (11:00 - 12:30) in the winter and summer, using three dual-channel data loggers with built-in temperature and relative humidity sensors (LOGBOX-AA/DA/RHT Novus, Porto Alegre, Brasil). In the same occasion, the percentage of open canopy was estimated nearby each mother plant with hemispherical photographs. Pictures were taken with a Nikon Coolpix 8700 camera, coupled with a fisheye lens FC-E9 (Raynox DCR-CF 185° - Pro Fisheye circular), 50 cm above the ground. The images were analyzed using the program Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer et al. 1999). Additionally, we described the mother plants crown position according to the Dawkin`s method (Dawkins 1958).

In order to summarize the environmental data, we averaged the measurements made for each parameter and mother plant across the two seasons in each environment.

2.3 Plant material

In Oct 2013, we collected one fruit bunch from each of the mother plants. Fruits from each bunch were washed in warm water (40 °C) for 30 minutes, and manually rubbed until total removal of the pulp. The remaining seeds (seed adhered to the membranous endocarp) from each bunch were then separately stored for seven days in sealed plastic bags at 5 °C. Despite the recalcitrant nature of the seeds, such storage time and temperature have no negative effects on the physiological performance of the seeds (Martins et al. 2004).

2.4 Seed germination

A germination test was conducted in plastic boxes (gerbox), using vermiculite as substrate (Andrade et al. 1999). Six replicates (boxes) of 25 seeds (five seeds from each mother plant) were used for each environment. Seeds were previously disinfected with a 2% sodium hypochlorite solution for 10 min, rinsed with distilled water and then placed in the boxes containing wet vermiculite. The boxes were kept in a B.O.D.

incubation chamber, at a temperature of $\sim 25^{\circ}\text{C}$, receiving $\sim 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of irradiance, during a photoperiod of eight hours. The criteria used for seed germination was plumule emergence, and the counting of normal emerged seedlings was performed weekly, until 14 weeks after sowing. The germination percentage (%G) was calculated according to the following equation $\%G = (\sum n_i N^{-1}) * 100$, where $\sum n_i$ is the total number of germinated seeds in relation to the number of seeds (N).

2.5 Seed vigor

In addition to evaluating seed parameters that are commonly associated to seed vigor (seed mass and moisture), we tested for seed vigor by measuring the germination rate index (GRI) and seedling dry mass. For evaluation of seed mass and moisture, 30 seeds were selected from each of the five bunches (150 seeds from each environment). The fresh (FM) and dry (DM) masses (105°C for 24 h) were then recorded. The percentage of moisture followed the equation $\% \text{ Moisture (M)} = 100 (FM - DM)/DM$.

Germination Rate Index (GRI) was obtained by counting, on a weekly basis, the number of normal emerged seedlings. The equation for the GRI followed the equation proposed by Maguire (1962): $GRI = (G_1/N_1) + (G_2/N_2) + \dots + (G_n/N_n)$, where G_1 , G_2 and G_n are the number of seeds germinated at the first, second and last count, and N_1 , N_2 and N_n are the number of days after sowing.

After plumule emergence, seedlings were transplanted into 1.0-L plastic bags, filled with medium-sized sand and grown under a light shade cloth until harvest. Seed reserves of *E. edulis* are totally depleted approximately six months after sowing (Venturi and Paulilo 1998). Thus, seedlings were harvested after this period, oven dried at 70°C until constant weight, and their dry mass (SDM) recorded.

2.6 Seed viability of non-germinated seeds

After the germination trial, non-germinated seeds of each replicate (gerbox) were evaluated for embryo viability using the tetrazolium test (adapted from Lin 1986). Seeds were cut longitudinally in half using a nutcracker, and the embryo was placed face down on a filter paper. The paper was soaked in a 0.5 % tetrazolium solution at a pH ~ 7.0 , for six hours, in the dark, at 30°C . After soaking, seeds were rinsed with water and examined for staining. The embryos were individually observed with a magnifying stereoscopic and evaluated for color intensity. Viable embryos presented

full coloration in pink and red and unviable embryos presented full coloration in milky white/yellowish coloration.

2.7 Extraction and quantification of phenolic compounds

Ten samples of macerated seed coats from each environment had their total phenolics quantified following the methodology described by Fett-Neto et al. (1992). For the extraction, 30 mg of tissue was mixed with 700 μ l of HCl 0.1 M and centrifuged at 12000 rpm. To determine the total phenolics content, we used the Folin-Ciocalteu reagent. Calibration curves were obtained from pyrogallol, and absorbance was measured at a wavelength of 750 nm using a spectrophotometer (Spectramax, Molecular Devices).

2.8 Phytotoxicity test of seed coat extracts of *E. edulis*

A bioassay was conducted using extracts obtained from the seed coat (SC) of *E. edulis* grown in NF and BI in order to test their phytotoxicity. Seeds from all mother plants in each environment were grated in order to obtain their coats. To obtain the aqueous extract at concentrations of 10 (SC10) and 30 % (SC30), 10 and 30 g of macerated seed coat were mixed in 100 mL of distilled water for 24 hours. The solution was centrifuged at 12000 rpm, and the extracts were collected and used in the bioassay. Because the osmotic potential of the extracts can mask the allelopathic effect (Alves et al. 2014), the osmolality of the two extract concentrations was measured with a Wescor Vapor Pressure Osmometer 5520. Then, PEG 6000 solutions, with the same osmolalities of the SC10 and SC30 extracts were prepared (these solutions are referred to as PEG10 and PEG30). Osmolality was converted into osmotic potential (OP) using Van't Hoff equation (Table 1). Extracts and PEG solutions were used for the analysis of the effects on lettuce (*Lactuca sativa* L. 'Grand rapids') germination and radicle length. Distilled water was the control group (0 %).

Seed germination bioassay was performed in Petri dishes containing two sheets of filter paper moistened with the extracts (SC10 and SC30), PEG solutions (PEG10 and PEG30) or distilled water. Four replicates of each of the five treatments received 25 lettuce seeds, and germination counting was performed for five days after sowing. Those seeds that had emerged a 2 mm radicle were considered germinated. Germination percentage (% G), GRI, and radicle length were computed for each dish.

2.9 Statistical analysis

We adopted a completely randomized design for all evaluations, with five replicates for seed mass and moisture, six replicates for seed germination, GRI, seedling mass and embryo viability and ten replicates for phenolics. All these parameters were analyzed by one-way ANOVA ($p < 0.05$) to test for the environment effect. To analyze the effect of *E. edulis* seed coat on lettuce germination, we used four replicates and a two-way ANOVA, where the factors were treatments (Control, SC10, PEG10, SC30, and PEG30) and environments (NF and BI). The means were compared by Tukey's test ($p < 0.05$). All analyses were run with the statistical package Statistix 8.0 (Analytical Software).

3 Results

The microclimate parameters measured in this study did not differ between the two environments, and there were very few differences between them regarding soil fertility (higher concentrations of P and Ca in the BI site). Canopy openness, on the other hand, was 2.5 times greater in the BI than in the NF. Also, the Dawkin's approach revealed more illuminated crowns of the mother plants in the first than in the second environment (Table 2).

Seed mass and moisture, as well as seedling mass and GRI, did not differ between environments (Table 3). Seeds collected from the two environments also had a similar germination period: germination started 28 days after sowing and stabilized 22 days later (50 days from sowing). However, seeds produced in NF showed a higher final germination percentage than seeds produced in BI (Fig. 1). Most NF non-germinated seeds were non-viable, while most BI non-germinated seeds were viable (Table 3; Fig. 2). The total phenolics concentration in the seed coat of *E. edulis* was much higher in seeds produced in banana intercrop ($1.28 \pm 0.04 \text{ mg g}^{-1}$) than in seeds produced in native forest ($0.29 \pm 0.04 \text{ mg g}^{-1}$).

The environment, the aqueous solutions, as well as the interaction between these two factors had significant effects on lettuce germination percentage, GRI and radicle length (Table 4). The overall results show that these germination parameters were not negatively affected by both the SC10 extracts and the PEG10 solutions, when compared to the control, except for a significant reduction of radicle length when lettuce seeds were exposed to SC10 extract from seeds of BI. On the other hand, seed

exposure to PEG30 significantly reduced all germination parameters. SC30 exposure, however, led to a more pronounced effect than PEG30 (germination, GRI and radicle length were all smaller under the effect of SC30 than under the effect of PEG30), but only when extracts were prepared from seeds of BI (Figs. 3A, B, and C). Differences between the two sites (not shown in the graphs) were restricted to the effects of SC30 on germination rate and GRI (smaller values in BI than in NF), and on the effects of PEG10 on radicle length (also smaller values in BI than in NF).

4 Discussion

The growing environment of the mother plants did not affect seed vigor, as attested by measurements of seed moisture, seed and seedling mass and germination rate. On the other hand, it affected seed germination. These results lead us to only partially accept our first hypotheses, because only one aspect of seed quality (the germination percentage) was affected by the environment.

Factors influencing the physiological potential or quality of seeds include germination and vigor. Seed vigor is more closely related to the successful establishment of seedlings than germination capacity, because vigor is defined by the combination of characteristics that determine the potential for high performance after sowing (Marcos-Filho 2015). Our results indicated that seeds that developed in mother plants growing in the banana intercrop were as vigorous as those developing in mother plants in the native forest. However, it was quite intriguing the fact that seed germination was significantly lower in the former than in the latter environment.

Seed mass, moisture, age and genetic make-up are important determinants of seed vigor (Ram and Wiesner 1988; Martins et al. 2000). We did not expect seed age and genetic make-up to be important issues in seed quality of *E. edulis* in our study, because we worked with freshly collected seeds, which were all briefly stored for seven days in a refrigerator before analyses and tests were run. As for the genetic make-up, a major variability was not expected due to the small distance separating the NF and BI populations of mother plants. On the other hand, seed mass and seed moisture could very well have caused differences in seed vigor due to the contrasting light regimes to which mother plants were submitted in the two sites (we consider light to be the key environmental factor distinguishing the two environments, but we cannot exclude potential effects of soil fertility, which, regarding availability of P and

Ca, were also slightly higher in BI than in NF). However, that did not happen, and seed mass and seed moisture were quite similar when comparing the two environments, which may explain why seedling mass and GRI generated similar results for seeds coming from BI and NF. If light availability is the energy source for mass accumulation, why didn't it affect seed mass? The mother plants in the BI environment were indeed much more productive 'fruitwise' than those in the NF, but instead of producing heavier fruits and seeds, the BI plants produced 47 % more fruits per bunch than the NF ones (data not shown). This greater number of fruits (and seeds) per bunch, however, did not compromise the growth and vigor of individual seeds. Brancalion et al. (2011) have also reported significant differences in the number of seeds per bunch but no differences in seed mass when comparing plants of *E. edulis* grown in three contrasting forest environments. Galetti et al. (2013) have recently reported an adaptive reduction in seed size of *E. edulis* due to the defaunation caused by human-driven fragmentation of the Atlantic Forest. In this fragmentation scenario, large-gape frugivorous birds, such as toucans, capable of dispersing a broad range of seed sizes, were replaced, in many small fragments, by small-gape ones, such as thrushes, which only disperse small seeds. Taking into account the similarity in average seed mass of both sites, it is possible that they are both under the same selective pressure by the presence of seed dispersers. Even though we have not focused our observations on frugivorous animals, toucans are reported in both the Maquiné region (where the native forest is located), as well as in the banana intercrop, which neighbors the 272-ha 'Mata Paludosa Biological Reserve', aimed to preserve remnants of the Atlantic Forest in the state of Rio Grande do Sul. It is thus possible that these large dispersers are still functionally acting in the study sites and that selection for small-size seeds is not operating there. However, a more detailed study on the frequency distribution of seed sizes would be required to better approach this issue.

The question then remains as to why seeds from the BI environment exhibited a germination percentage that was 22 % lower than the one from the NF. *Euterpe edulis* seeds present, at maturation, a high moisture content (Queiroz and Cavalcante 1986; Martins et al. 2009; Cursi and Cicero 2014). Because of their recalcitrant nature, their moisture is often related to their germinability. Studies on seed desiccation and storage have shown that the critical moisture level for the species is ~39 %, with lethal levels around 16 %, depending on the genetic characteristics of the seed lot (Reis et al.

1999; Panza et al. 2007; Martins et al. 2009). In this study, seed moisture was much above these threshold levels and did not differ between the two sites, so we excluded this factor as responsible for the decrease in germination of BI seeds. Even though seed mass is usually associated to seed vigor, it can also affect germination, and such effect has been reported for *E. edulis* (Lin 1986; Fleig and Rigo 1998). Again, seed mass did not vary between sites, so it cannot explain our germination results. Another factor that could have reduced germination in seeds developed in BI was the loss of embryo viability. However, the tetrazolium test run on non-germinated seeds revealed that 76 % of seeds from BI were viable and could have potentially germinated, in contrast with the fewer non-germinated seeds from NF, where only 28 % of them were viable. We are then left with the possibility that the absence of germination in most of the non-germinated seeds from BI after almost three months of evaluation was related to some degree of seed dormancy.

In a recent review on dormancy of palm diaspores, Baskin and Baskin (2014) concluded that most of them have morphophysiological dormancy and those that do not are morphologically dormant. How does *E. edulis* fall into these categories? Similar to other studies (Bovi and Cardoso 1975; Queiroz 1986; Roberto and Habermann 2010; Cursi and Cicero 2014; Ribeiro et al. 2015), the diaspores of this palm species germinated quite slowly, with stabilization in the number of germinated seeds taking place around 50 days after sowing. Baskin and Baskin (2014) draw a line at 30 days to separate between palm species that have only morphological dormancy due to underdeveloped embryos (germination within 30 days) and those that have both morphological and physiological dormancy (complete germination taking way longer than 30 days). Based on this criterion, *E. edulis* seems to share morphophysiological dormancy with many other palm species.

While there is substantial information on the underdeveloped nature of the species embryo (Panza et al. 2004; Roberto and Haberman 2010) and on the positive effects of gibberellins, ethylene and scarification on seed germination (these three supporting the physiological component of seed dormancy) (Bovi and Cardoso 1975; Roberto and Haberman 2010; Roberto et al. 2011; Ribeiro et al. 2015), little attention has been given to the physiological status of non-germinated seeds, which, in many experiments, amount to more than 30 % (Bovi and Cardoso 1975, Roberto and Haberman 2010, Leite et al. 2012). One important exception is the study by Brancalion et al. (2011), who compared the germination of seed populations from

three contrasting forest environments. These authors found that all of the non-germinated seeds were unviable, regardless of the environment from where seeds came from. In our study, we were faced with the fact that only the seed population from the higher light environment had mostly viable seeds among those that failed to germinate after almost 80 days (in other words, they remained dormant). This result suggests that a fraction of the seeds from the BI had an extra dormancy component. Because of the substantial difference in light exposure of the mother plants in the two environments, we looked for possible light-related effects on seed dormancy. Phenolic compounds on the seed coats (which included the stony endocarp) appeared as good candidates, because they are light-regulated (Mole et al. 1988; Kefeli and Kalevitch 2002; Matsuura et al. 2013), are known to delay germination by reducing the seed coat permeability to water and oxygen (Marbach and Mayer 1974; Bewley and Black 1994; Siddiqui and Khan 2010), and are the most abundant secondary compounds in fruits of *E. edulis* (Tokuhisa et al. 2007; Ribeiro et al. 2011; Bicudo et al. 2014). Differences in phenolics content in the seed coat of *E. edulis* between the two environments could then help explain why seeds from BI had a lower germination percentage than seeds from NF, leading us to accept our second hypothesis, that the lower germination of seeds developed in the banana intercrop was associated to an increased concentration of phenolic compounds in their coats.

Even though we cannot say for sure that this lower germination response was indeed caused by a greater accumulation of phenolics, two facts lead us to suggest so: (1) the fruit pulp of *E. edulis* accumulates large amounts of phenolic compounds (mostly anthocyanins) (Iaderoza et al. 1992; Ribeiro et al. 2011; Bicudo et al. 2014), and seed germination of *E. edulis* is greatly increased by pulp removal (Bovi and Cardoso 1975; Cursi and Cicero 2014; Leite et al. 2012); such positive effect of pulp removal could be related to the reduced inhibition caused by those compounds; and (2) the phenolic compounds extracted from the seed coats of *E. edulis* inhibited the germination of lettuce seeds. Similar results were reported by Lima et al. (2011) when using fruit extracts, and by Nazário (2011), when using extracts from recalcitrant seeds of the palm tree *Bactris gasipaes*.

Despite these indirect evidences supporting an important role of the mother plant light environment on the concentration of phenolic compounds in the seed coats and the negative effects of these compounds on germination percentage, future studies should be conducted in order to answer the following questions: 1. Does a higher

incidence of light during seed development result in a greater accumulation of phenolic compounds in the seed coat of *E. edulis*? In approaching this question, light variations among fruit bunches located in different mother trees as well as among fruits located in the same bunch should be explored. 2. How do the concentration of phenolics in the fruit pulp, the concentration of phenolics in the seed coat and seed germination of *E. edulis* correlate to one another?

Regardless of the existence of a causal relationship between phenolic compounds and germination, the results from this study also point to the fact that seeds from native forests and agroforestry systems might not be equally suitable to generate new plants. It appears that seeds collected from the more open systems like banana intercrops will attain a lower germination percentage than those collected from the more closed forest environments. Even if the non-germinated, apparently dormant seeds detected in this study eventually germinated, this extra time required to increase the number of germinated seeds would not be desirable.

Acknowledgments We thank the Seed Laboratory of the Agronomy School of the Federal University of Rio Grande do Sul (UFRGS) and the Plant Physiology Laboratory of the Botany Department of the same University, for providing space and equipments for various analyses. We also thank the Coordination for Improvement of Higher Education Personnel (CAPES/Brazil) and the Brazilian Council for Scientific and Technological Development (CNPq/Brazil) for fellowships awarded to the first and second author, respectively.

References

- Alves MCS, Medeiros Filho S, Manoel Neto A, Brito RC, Araujo RC (2014) Allelopathic effect of essential oils of medicinal plants in *Bidens pilosa* L. Rev Bras Plantas Med 16:731-736. doi: 10.1590/1983-084X/12_134
- Ambika S, Manonmani V, Somasundaram G (2014) Review on Effect of Seed Size on Seedling vigour and seed yield. Res J Seed Sci 7:31-38. doi: 10.3923/rjss.2014.31.38
- Andrade ACS, Loureiro MB, Souza ADO, Ramos FN, Cruz APM (1999) Reavaliação do efeito do substrato e da temperatura na germinação de sementes de palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.). Rev Árvore 23:279-283

- Baskin CC, Baskin JM (1998) Seeds, ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego
- Baskin JM, Baskin CC (2014) What kind of seed dormancy might palms have? *Seed Sci Res* 24:17-22. doi: 10.1017/S0960258513000342
- Bewley JD, Black M (1994) Seeds physiology of development and germination. Plenum Press, New York
- Bewley JD, Bradford KJ, Hilhorst HWM, Nonogaki H (2013) Seeds: Physiology of development, germination and dormancy. Springer, New York
- Bicudo MO, Ribani RH, Beta T (2014) Anthocyanins, phenolic acids and antioxidant properties of Juçara fruits (*Euterpe edulis* M.) along the on-tree ripening process. *Plant Food Hum Nutr* 69:142-147. doi: 10.1007/s11130-014-0406-0
- Bovi MLA, Cardoso M (1975) Germinação de sementes de palmitero (*Euterpe edulis* Mart.). *Bragantia* 34:29-34. doi: 10.1590/S0006-87051975000100028
- Brancalion PHS, Novembre ADLC, Rodrigues RR (2011) Seed development, yield and quality of two palm species growing in different tropical forest types in SE Brazil: implications for ecological restoration. *Seed Sci Technol* 39:412-424. doi: 10.15258/sst.2011.39.2.13
- Brasil (2008) Instrução Normativa Nº 6. Lista Oficial das Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção. *Diário Oficial da União* 185:75-83.
- Campos CT, Steiner J, Zillikens A (2012) Bird and mammal frugivores of *Euterpe edulis* at Santa Catarina island monitored by camera traps. *Stud Neotrop Fauna E* 47:105-110. doi: 10.1080/01650521.2012.678102
- Cursi PR, Cicero SM (2014) Fruit processing and the physiological quality of *Euterpe edulis* Martius seeds. *J Seed Sci* 36:134-142. doi: 10.1590/2317-1545v32n2847
- Dawkins H (1958) The management of natural tropical high-forest with special reference to Uganda. Institute Paper, Oxford
- Donohue K (2009) Completing the cycle: maternal effects as the missing link in plant life histories. *Phil Trans R Soc B* 364:1059-1074. doi:10.1098/rstb.2008.0291
- Fadini RF, Fleury M, Donatti CI, Galetti M (2009) Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. *Acta Oecol* 35:188-196. doi: 10.1016/j.actao.2008.10.001
- Favreto R, Mello RSP, Baptista LRM (2010) Growth of *Euterpe edulis* Mat. (Arecaceae) under forest and agroforestry in southern Brazil. *Agrofor Sys* 80:303-313. doi: 10.1007/s10457-010-9321-z

- Fett-Neto AG, Teixeira SL, Silva EAM, Sant`Anna RS (1992) Biochemical and morphological changes during in vitro rhizogenesis in cuttings of *Sequoia sempervirens*. J Plant Physiol 140:720-728. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81029-1
- Fleig FD, Rigo SM (1998) Influência do tamanho dos frutos do palmitheiro *Euterpe edulis* Mart. na germinação das sementes e crescimento das mudas. Ciência Florestal 8:35-41.
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user manual and program documentation, version 2.0. Millbrook, New York
- Galetti M, Guevara R, Côrtes MC, Fadini R, Von Matter S, Leite AB, Labeca F, Ribeiro T, Carvalho CS, Collevatti RG, Pires MM, Guimarães Jr PR, Brancalion PH, Ribeiro MC, Jordano P (2013) Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. Science 340:1086-1090. doi: 10.1126/science.1233774
- He H, Vidigal DS, Snoek LB, Schnabel S, Nijveen H, Hilhorst H, Bentsink L (2014) Interaction between parental environment and genotype affects plant and seed performance in *Arabidopsis*. J Exp Bot 65:6603-6615. doi: 10.1093/jxb/eru378
- Iaderoza M, Baldini ISD, Draetta SE, Bovi MLA (1992) Anthocyanins from fruits of açai (*Euterpe Oleracea* Mart.) and juçara (*Euterpe edulis* Mart.). Trop Sci 32:41-46.
- Kefeli VI, Kalevitch MV (2002) Natural growth inhibitors and phytohormones in plant and environment. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Leite AB, Brancalion PH, Guevara R, Galetti M (2012) Differential seed germination of a keystone palm (*Euterpe edulis*) dispersed by avian frugivores. J Trop Ecol 28:615-618. doi: 10.1017/S0266467412000594
- Lima CP, Cunico MM, Trevisan RR, Philippsen AF, Miguel OG, Miguel MD (2011) Efeito alelopático e toxicidade frente à *Artemia salina* Leach dos extratos do fruto de *Euterpe edulis* Martius. Acta Bot Bras 25:331-336. doi: 10.1590/S0102-33062011000200009
- Lin SS (1986) Efeito do tamanho e maturidade sobre a viabilidade, germinação e vigor do fruto de palmitheiro. Rev Bras Sementes 8:57-66. doi: 10.17801/0101-3122/rbs.v8n1p57-66

- Maguire JD (1962) Speed of germination – aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Sci* 2:176-177. doi: 10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x
- Marbach I, Mayer AM (1974) Permeability of seed coats to water as related to drying conditions and metabolism of phenolics. *Plant Physiol* 54:817-820. doi: 10.1104/pp.54.6.817
- Marcos-Filho J (2015) Seed vigor testing: an overview of the past, present and future perspective. *Scientia Agricola* 72:363-374. doi: 10.1590/0103-9016-2015-0007
- Martins CC, Nakagawa J, Bovi MLA, Stanguerlim H (2000) Influência do peso das sementes de palmito-vermelho (*Euterpe espirotosantensis* Fernandes) na porcentagem e na velocidade de germinação. *Rev Bras Sementes* 22:47-53.
- Martins CC, Bovi MLA, Nakagawa J, Godoi Jr G (2004) Temporary storage of jussara palm seeds: effects of time, temperature and pulp on germination and vigor. *Hort Bras* 22:271-276
- Martins CC, Bovi MLA, Nakagawa J, Machado CG (2009) Secagem e armazenamento de sementes de juçara. *Rev Árvore* 33:635-642. doi: 10.1590/S0100-67622009000400006
- Matsuura HN, Costa F, Yendo AC (2013) Photoelicitation of bioactive secondary metabolites by ultraviolet radiation: mechanisms, strategies, and applications. In: Chandra S, Lata H, Varma A (eds.) *Biotechnology for medicinal plants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp 171-190
- Moestrup S, Schmidt L (2008) A guide to seed quality. Forestry Administration, Cambodia
- Mole S, Ross JAM, Waterman PG (1988) Light-induced variation in phenolic levels in foliage of rain-forest plants. I. Chemical changes. *J Chem Ecol* 14:1-21. doi: 10.1007/BF01022527
- Nazário P (2011) Dormência em sementes de pupunha (*Bactris gasipaes* KUNTH): uma abordagem anatômica, histoquímica e fisiológica. Dissertation, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
- Panza V, Láinez V, Maldonado S (2004) Seed structure and histochemistry in the palm *Euterpe edulis*. *Bot J Linn Soc* 145:445-453. doi: 10.1111/j.1095-8339.2004.00293.x
- Panza V, Láinez V, Maldonado S, Maroder HL (2007) Effects of desiccation on *Euterpe edulis* Martius seeds. *Biocell* 31:383-390.

- Parrish JAD, Bazzaz FA (1985) Nutrient content of *Abutilon theophrasti* seeds and the competitive ability of the resulting plants. *Oecologia* 65:247-251. doi: 10.1007/BF00379224
- Queiroz MH (1986) Botão germinativo do palmitreiro como indicador de germinação. *Rev Bras Sementes* 8:55-59. doi: 10.17801/0101-3122/rbs.v8n2p55-59
- Queiroz MH, Cavalcante MDT (1986) Efeito do dessecamento das sementes do palmitreiro na germinação e no armazenamento. *Rev Bras Sementes* 8:121-125. doi: 10.17801/0101-3122/rbs.v8n3p121-125
- Ram C, Wiesner E (1988) Effect of artificial ageing on physiological and biochemical parameters of seed quality in wheat. *Seed Sci Technol* 16:579-587
- Reis A, Reis MS, Fantini AC (1993) Manejo de Rendimento Sustentado de *Euterpe edulis*. USP, São Paulo
- Reis A, Paulilo MTS, Nazazono EM, Venturi S (1999) Efeito de diferentes níveis de dessecamento na germinação de *Euterpe edulis* Martius Arecaceae. *Insula* 28:31-41
- Ribeiro LO, Mendes MF, Pereira CSS (2011) Avaliação da composição centesimal, mineral e teor de antocianinas da polpa de Juçará (*Euterpe edulis* Martius). *Revista Eletrônica Teccen* 4:5-16.
- Ribeiro MS, Steffens CA, Oliveira LM, Araldi CG, Pikart TG, Souza GK (2015) Tratamentos pré-germinativos em sementes de palmitreiro. *Brazilian Journal of Forestry Research* 35:469-473. doi: [10.4336/2015.pfb.35.84.663](https://doi.org/10.4336/2015.pfb.35.84.663)
- Roach DA, Wulff RD (1987) Maternal effects in plants. *Annu Rev Ecol Syst* 18:209-235.
- Roberto GG, Habermann G (2010) Morphological and physiological responses of the recalcitrant *Euterpe edulis* seeds to light, temperature and gibberellins. *Seed Sci Technol* 38:367-378. doi: [10.15258/sst.2010.38.2.10](https://doi.org/10.15258/sst.2010.38.2.10)
- Roberto GG, Coan AI, Habermann G (2011) Water content and GA3-induced embryogenic cell expansion explain *Euterpe edulis* seed germination, rather than seed reserve mobilisation. *Seed Sci Technol* 39:559-571. doi: [10.15258/sst.2011.39.3.03](https://doi.org/10.15258/sst.2011.39.3.03)
- Santos MLSS (2009) Estabelecimento e crescimento de mudas de *Euterpe edulis* em três ambientes florestais. Dissertation, Universidade Estadual de Santa Catarina

- Sawhney R, Naylor JM (1982) Dormancy studies in seed of *Avena fatua*. Influence of drought stress during seed development on duration of seed dormancy. *Can J Bot* 60:1016-1020. doi: 10.1139/b82-127
- Siddiqui ZS, Khan MA (2010) The role of seed coat phenols on water uptake and early protein synthesis during germination of dimorphic seeds of *Halopyrum mucronatum* (L.) Staph. *Pak J Bot* 42:227-238.
- Sulc RM (1998) Factors affecting forage stand establishment. *Sci Agr* 55:110-115. doi: 10.1590/S0103-90161998000500020
- Tokuhisa D, Dias DCFS, Alvarenga EM, Hilst PC, Demuner AJ (2007) Phenolic compound inhibitors in papaya seeds (*Carica papaya* L.). *Rev Bras Sementes* 29:180-188. doi: 10.1590/S0101-31222007000300022
- Trevisan ACD, Fantini AC, Schmitt-Filho AL, Farley J (2015) Market for Amazonian Açai (*Euterpe oleraceae*) stimulates pulp production from Atlantic Forest Juçara berries (*Euterpe edulis*). *Agroecol Sust Food* 39:762-781. doi: 10.1080/21683565.2015.1025461
- Tsukamoto Filho AA, Macedo RLG, Venturini N, Morais AR (2001) Aspectos fisiológicos e silviculturais do palmitero (*Euterpe edulis* Martius) plantado em diferentes tipos de consórcios no município de Lavras, Minas Gerais. *Cerne* 7:41-53
- Venturi S, Paulilo MTS (1998) Esgotamento das reservas na semente de *Euterpe edulis* Mart. e efeito da nutrição mineral nas plântulas. *Acta Bot Bras* 12:215-220. doi: 10.1590/S0102-33061998000300003

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1 Effect of the environment on cumulative seed germination of *Euterpe edulis*. Vertical lines indicate standard error of the means. Asterisks indicate significant difference between environments ($p < 0.005$). BI: banana intercrop; NF: native forest

Fig. 2 *Euterpe edulis* seeds evaluated through tetrazolium test. A – viable embryo; B – non-viable embryo. em: embryo; en: endosperm; sc: seed coat

Fig. 3 Effects of different aqueous solutions and of the environment on (A) percentage of germination; (B) germination rate index; and (C) radicle length of *Lactuca sativa* seeds. For each environment, asterisks indicate significant differences from the control, and different small letters indicate significant differences between the SC and the osmotically equivalent PEG extract ($p < 0.05$). SC10: seed coat aqueous extract at 10 % concentration; SC30: seed coat aqueous extract at 30 % concentration; PEG10: PEG solution with osmotic potential similar to SC10; PEG30: PEG solution with osmotic potential similar to SC30. In the control treatment, lettuce seeds were exposed to distilled water.

Table 1 Osmotic potentials of *Euterpe edulis* seed coat extracts and their respective PEG solutions. BI: banana intercrop; NF: native forest

	Osmotic Potential (MPa)	
	Extracts	PEG
BI 10 %	-0.23	-0.25
BI 30 %	-0.30	-0.31
NF 10 %	-0.22	-0.24
NF 30 %	-0.30	-0.32

Table 2 Characteristics of the environment of the two study sites. Data are means (\pm standard error)

Variable	Native forest	Banana intercrop	<i>p</i> -value
Soil			
Clay (%)	16.65 \pm 1.29	17.54 \pm 2.64	0.375
O.M. (%)	5.5 \pm 0.16	4.96 \pm 0.13	0.117
pH (in H ₂ O)	5.21 \pm 0.14	5.74 \pm 0.05	0.113
P (mg/dm ³)	7.83 \pm 0.83	12.24 \pm 2.59	0.025
K (mg/dm ³)	175.58 \pm 16.27	181.11 \pm 10.33	0.686
Ca (cmol _c /dm ³)	6.18 \pm 0.11	11.4 \pm 0.07	0.008
Mg (cmol _c /dm ³)	2.98 \pm 0.12	3.29 \pm 0.01	0.077
CTC (cmol _c /dm ³)	15.31 \pm 0.68	14.29 \pm 0.4	0.290
Soil moisture	27.14 \pm 0.81	24.43 \pm 1.67	0.126
Microclimate			
Mid-day temperature (°C)	21.78 \pm 2.72	23.69 \pm 3.98	0.641
Mid-day air humidity (%)	82.82 \pm 5.86	75.52 \pm 3.98	0.690
Light			
Canopy openness (%)	9.88 \pm 1.25	25.08 \pm 4.14	0.019
Dawkin's crown position	Some overhead light	Full overhead light and some lateral light	-----

Table 3 Effect of the environment on seed quality of *Euterpe edulis* ($P < 0.05$), based on the seed fresh mass (FM), seed dry mass (DM), seed moisture (M), germination rate index (GRI), seedling dry mass (SDM) and embryo viability of non-germinated seeds (EV) (means \pm SE)

Parameter	Environment		<i>p</i> -value
	Native forest	Banana intercrop	
FM (g)	1.26 \pm 0.17	1.22 \pm 0.12	0.855
DM (g)	0.7 \pm 0.08	0.64 \pm 0.07	0.59
M (%)	42 \pm 1.57	47.5 \pm 2.41	0.671
GRI (Seed day ⁻¹)	0.36 \pm 0.02	0.31 \pm 0.02	0.079
SDM (g)	0.38 \pm 0.02	0.34 \pm 0.01	0.083
EV (%)	28.46 \pm 3.01	76 \pm 5.46	<0.001

Table 4 Two-way ANOVA for the effects of the environment (native forest and banana intercrop) and treatment (Control, SC10, PEG10, SC30, PEG30), and the interaction between them on the germination percentage, germination rate index (GRI) and radicle length of *Lactuca sativa*

Variable	df	<i>F</i>	<i>P</i>
Germination			
Environment	1	40.55	0.0000
Treatment	4	50.90	0.0000
Environment x Treatment	4	9,00	0.0003
GRI			
Environment	1	34.74	0.0000
Treatment	4	83.58	0.0000
Environment x Treatment	4	6.29	0.0019
Radicle length			
Environment	1	22.43	0.0000
Treatment	4	24.20	0.0000
Environment x Treatment	4	3.00	0.0199

FIGURE 1

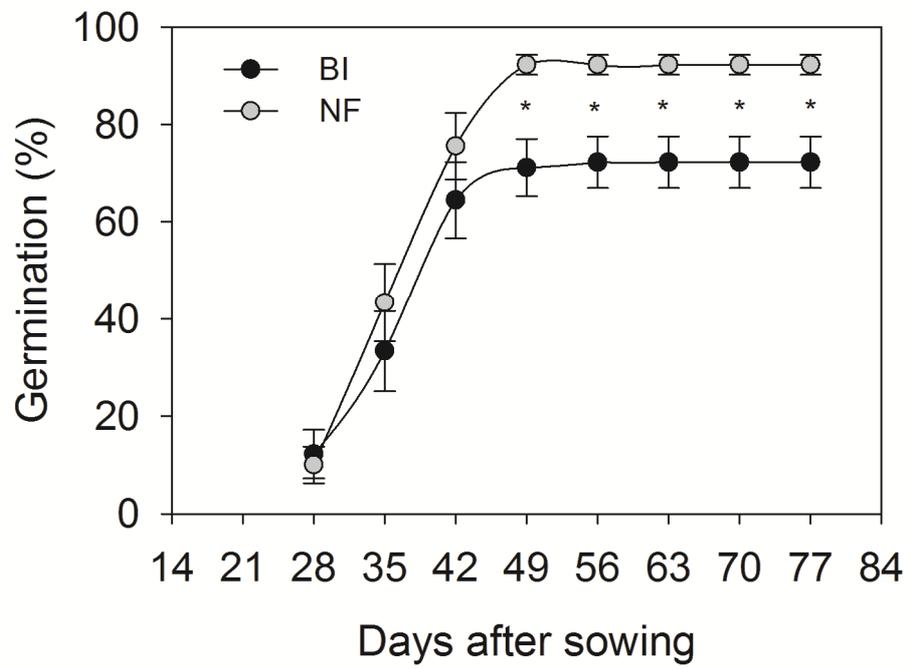


FIGURE 2

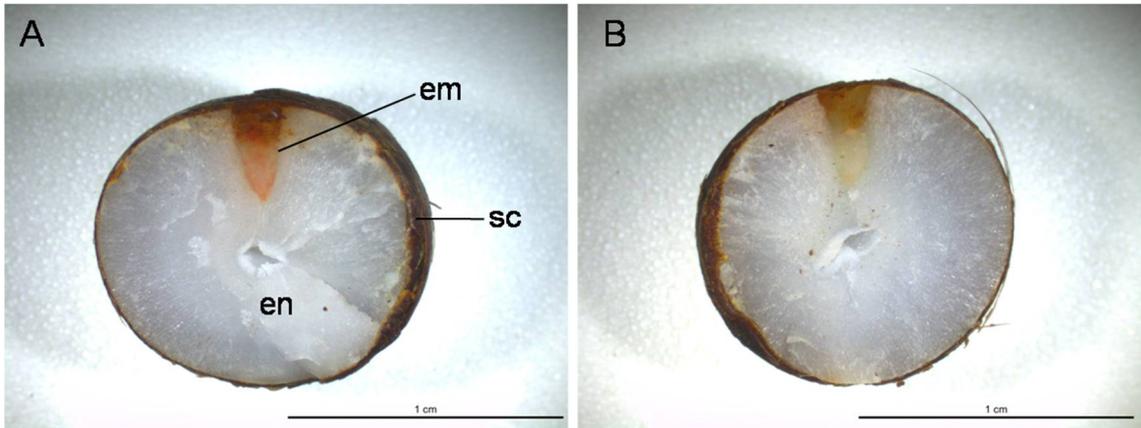
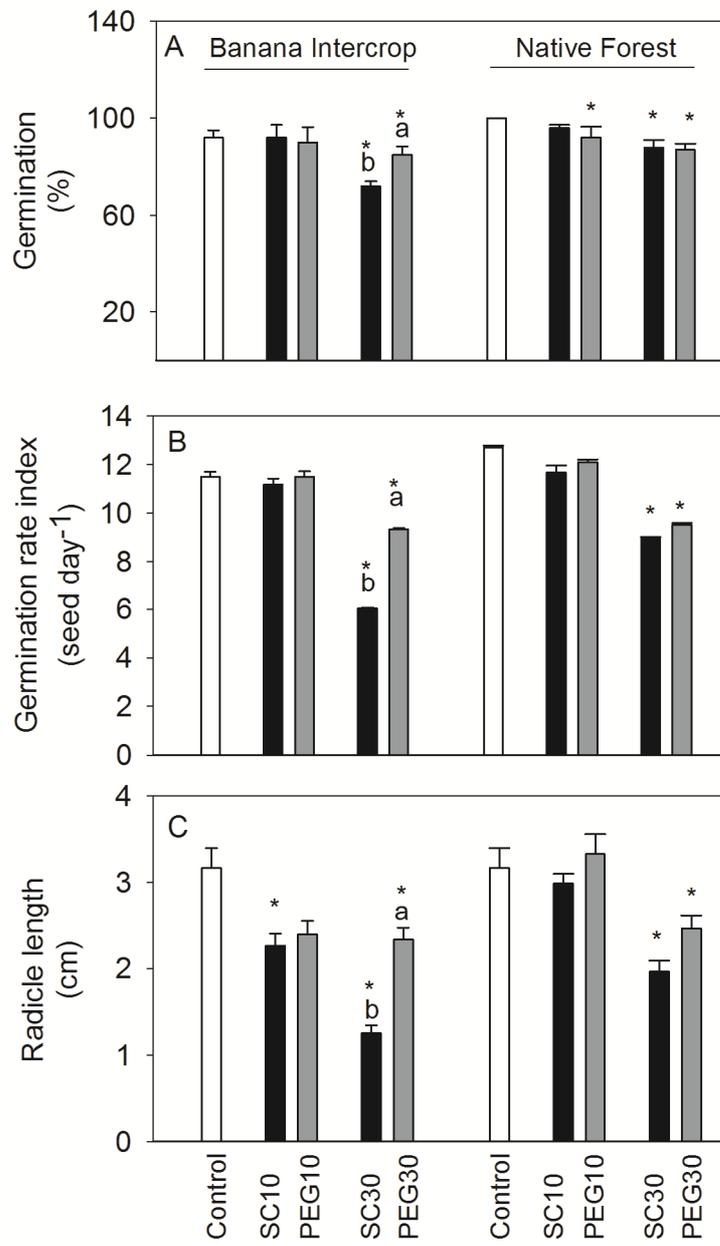


FIGURE 3



SEGUNDO CAPÍTULO

Mobilização de reservas durante a germinação das sementes e desenvolvimento inicial de plântulas de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae)

FERNANDA DA SILVA ALABARCE

LÚCIA REBELLO DILLENBURG

RESUMO

A mobilização de certos compostos de reserva funciona como fonte de energia para os processos metabólicos durante a germinação ou para a construção dos tecidos vegetais do novo indivíduo. O objetivo deste estudo foi descrever o padrão de acúmulo e depleção de biomassa e de carboidratos de haustório e endosperma de sementes de *Euterpe edulis* durante o processo germinativo e desenvolvimento plantular. Para tanto, sementes foram semeadas e coletadas em diferentes fases de desenvolvimento da plântula: F0 (semente não germinada); F1 (botão germinativo); F2 (radícula); F3 (plúmula); F4 (uma folha aberta); e F5 (duas folhas abertas). Além das sementes, as partes das plântulas também foram coletadas e o material vegetal foi seco em estufa para análises de massa seca e carboidratos. A degradação dos polissacarídeos no endosperma da semente iniciou-se no período entre F1 e F2 e ocorreu concomitantemente com o acúmulo de polissacarídeos no haustório cotiledonar até F4. A partir desta fase as reservas do haustório começam a ser degradadas para o desenvolvimento da segunda folha. *Euterpe edulis* apresenta estratégias para sobrevivência e crescimento em ambiente sombreado, como o acúmulo de reservas em um criprocotilédone até a formação de órgãos fotossintetizantes que possam garantir uma condição autotrófica suficiente para o sucesso no seu estabelecimento.

Palavras-chave: haustório, mobilização de carboidratos, palmitero, reservas de sementes.

Introdução

Durante o processo evolutivo as plantas desenvolveram as sementes, que são órgãos capazes de nutrir a futura planta durante seu estágio inicial de crescimento (Bewley & Black 1994). As plantas apresentam diferentes meios de armazenar reservas em suas sementes, bem como de mobilizá-las, no sentido de produzir um indivíduo autotrófico que seja capaz de se ajustar e responder às condições ambientais em que se encontram (Buckeridge *et al.* 2004). A mobilização de certos compostos de reserva irá funcionar como fonte de energia para os processos metabólicos durante a germinação e/ou como fonte de matéria para a construção dos tecidos vegetais do novo indivíduo (Buckeridge *et al.* 2000; Mello *et al.* 2009). Nas angiospermas as principais estruturas armazenadoras das sementes são os cotilédones e o endosperma (Bewley & Black 1994).

As reservas das sementes constituem-se principalmente de carboidratos, proteínas e lipídios além de fitina, cuja função principal é o armazenamento de íons. Desde a fase de embebição da semente até a formação das primeiras folhas da nova plântula, estes compostos são degradados por várias vias metabólicas, implicando assim, em alterações significativas na concentração das substâncias de reserva (Bezerra *et al.* 2003; Corte *et al.* 2006). Durante a germinação, o carbono pode ser mobilizado tanto na forma de carboidratos quanto de lipídeos, sendo o amido um dos mais importantes polissacarídeos de reserva, seguido de polissacarídeos de parede celular (Ziegler 1995; Buckeridge *et al.* 2004). Na mobilização das reservas, lipídios e amido são quebrados em sacarose que é transportada para o embrião em crescimento, e as proteínas são quebradas em peptídeos e aminoácidos que são utilizados para a síntese de novas proteínas ou transportados para a plântula em desenvolvimento. Já a fitina é quebrada para a liberação de minerais e fosfato.

Sementes de Areceaceae geralmente possuem embriões pequenos e endosperma abundante (Thomlinson 1960). As reservas estocadas no endosperma das palmeiras são os mananos, presentes nas espessas paredes celulares, e lipídios, proteínas e nutrientes minerais, no citoplasma. Diferentemente de outros grupos de plantas que apresentam cotilédones fotossintetizantes, as palmeiras apresentam cotilédones especializados em órgãos haustoriais classificados como cotilédones de reserva (Garwood 1996). Durante a germinação de palmeiras, o cotilédone em forma de haustório absorve progressivamente as reservas do endosperma até preencher a cavidade inteira da semente e é no haustório que se encontram as enzimas necessárias para esta mobilização (DeMason 1985; Verdeil & Hocher 2002).

Euterpe edulis, conhecida popularmente como juçara ou palmitero é uma palmeira nativa da Floresta Atlântica, distribuída pela costa brasileira, desde o sul da Bahia até o litoral norte do Rio Grande do Sul (Nodari *et al.* 2000). O embrião de *E. edulis* possui reservas escassas, onde os lipídios só estão presentes em quantidades insignificantes e as proteínas representam 2,46 % do seu peso seco. Em relação ao endosperma desta espécie, os lipídios totais, as proteínas e os carboidratos constituem aproximadamente 0,45 %, 5,39 % e 38,7 % de seu peso seco, respectivamente (Reis 1995; Panza *et al.* 2009). De acordo com Venturi & Paulilo (1998), as reservas das sementes desta espécie se esgotam aproximadamente seis meses após a semeadura, quando as plantas já apresentam duas folhas totalmente expandidas.

O palmitero é uma espécie classificada como tolerante à sombra e suas sementes recalcitrantes apresentam germinação criptocotiledonar e hipógea (Orozco-Segovia *et al.* 2013). Desse modo, a maneira como o embrião desta espécie mobiliza as reservas das sementes durante o estabelecimento inicial da plântula pode gerar informações importantes para o sucesso no plantio e desenvolvimento de plântulas.

Estudos anteriores investigaram as variações de biomassa de sementes e do eixo embrionário de *E. edulis* em diferentes fases do desenvolvimento inicial da plântula (Venturi & Paulilo 1998; Neuburger *et al.* 2010), mas há pouca informação disponível sobre os aspectos bioquímicos da mobilização das reservas destas sementes e nenhuma sobre o papel do haustório neste processo.

O presente estudo procurou caracterizar a mobilização das reservas das sementes de *E. edulis* e responder às seguintes questões: (1) qual o padrão de mobilização das reservas nas sementes? (2) qual o papel do haustório na germinação e no desenvolvimento inicial da plântula? (3) qual o padrão de alocação de reservas nas diferentes partes da plântula?

Materias e Métodos

Material vegetal

Foi coletado um cacho de indivíduo adulto de *E. edulis* no dia 3 de outubro de 2014 em uma área de agrofloresta, localizada no município de Itati (29°39`S e 50°12`W). O cacho, carregado de frutos em estágio uniforme de maturação, foi coletado utilizando-se um podão e transplantado até o Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Os frutos foram imersos em água morna (40°C) por 30 minutos e friccionados manualmente até a total remoção da polpa. As sementes foram armazenadas em embalagens plásticas a 5°C.

Delineamento experimental

No dia 6 de outubro de 2014, as sementes foram selecionadas evitando-se o uso de sementes deformadas. Estas foram então desinfetadas com hipoclorito de sódio a 2% por 10 minutos. O processo de semeadura e germinação foi realizado em bancadas do

Laboratório de Ecofisiologia Vegetal/UFRGS entre os meses de outubro e novembro de 2014, sob uma temperatura média de 24°C. Duzentas sementes foram dispostas em bandejas contendo vermiculita úmida como substrato para dar início às fases de germinação e desenvolvimento da plântula (Tabela 1). De acordo com Queiroz (1986), a germinação das sementes desta espécie ocorre em dois estágios distintos: (1) protusão do botão germinativo como sendo um indicativo da germinação, e (2) emergência da radícula, a qual é considerada a germinação propriamente dita. Portanto, para a separação das fases, as sementes foram conferidas quanto à aparição do botão germinativo de três em três dias até que fossem observadas 75 sementes nesta fase. Neste momento foram selecionadas as sementes contendo botão germinativo e estas foram transplantadas para caixas gerbox com vermiculita úmida como substrato (cinco caixas gerbox, cada uma contendo 15 sementes). As caixas foram identificadas de acordo com as fases a serem analisadas, e, a partir da emergência da plúmula as plântulas foram transplantadas para gaiolas com tela sombrite localizadas na casa de vegetação do Instituto de Biociências/UFRGS, onde o nível de irradiância e a temperatura apresentaram uma média mensal de $530 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e 28.2 °C respectivamente. As plantas permaneceram nestas condições de novembro/2014 a abril/2015. Utilizaram-se embalagens plásticas com capacidade para 1 L contendo areia de granulometria média como substrato, que foi irrigado semanalmente.

Tabela 1. Descrição das fases do processo germinativo e do desenvolvimento plantular de *Euterpe edulis* utilizadas nas análises.

Fase	Dias após a semeadura	Desenvolvimento
F0	0	Semente não germinada
F1	15	Botão germinativo
F2	30	Radícula de 2cm
F3	37	Plúmula de 1cm
F4	97	Primeira folha expandida
F5	187	Segunda folha expandida

Mobilização de reservas da semente e alocação de carbono na plântula

Para analisar o padrão de uso das reservas das sementes durante o processo germinativo e desenvolvimento plantular foram feitas seis coletas (uma para cada fase) de 15 sementes/plântulas, totalizando 90 plantas para este experimento. O material colhido foi separado em endosperma, embrião/haustório, raiz, caule e folha e seco em estufa a 70°C, até atingir peso constante. A massa seca foi obtida em balança analítica (AR2140 Adventurer, Ohaus).

Para análise dos carboidratos, foram feitas análises de açúcares solúveis e de polissacarídeos. No caso dos polissacarídeos, a metodologia empregada extrai tanto amido quanto polissacarídeos de reserva de parede celular (Amaral *et al.* 2007).

Para os açúcares solúveis foi utilizada a extração em etanol 80% a 75°C, a partir de 4mg de massa seca de tecido vegetal. As quantificações seguiram o método fenol-sulfúrico (Dubois *et al.* 1956). O resíduo (pellet) dos açúcares foi utilizado para extração e quantificação de polissacarídeos. A extração se deu em ácido perclórico 52%, e as quantificações seguiram o método por reação com antrona (McCreedy *et al.* 1950).

Foi calculada a concentração em mg de açúcar/polissacarídeo por g de massa seca. O *pool* de açúcares solúveis e de polissacarídeos foi calculado multiplicando-se a concentração pela massa seca da parte da semente/plântula. Por apresentar matéria seca insuficiente para as análises químicas, os embriões de todas as sementes de F0 foram analisados conjuntamente, gerando apenas uma amostra.

Taxa de mobilização de carboidratos

Foram estimadas as taxas de depleção de carboidratos em sementes e de acúmulo de carboidratos em plântulas, dentro de cada intervalo entre as fases analisadas. O *pool* de carboidratos representa a soma entre o *pool* de polissacarídeos e o *pool* de açúcares de todas as partes de semente e de plântula. A taxa corresponde à diferença do *pool* de carboidratos de semente/plântula entre as fases nos períodos F0-F1, F1-F2, F2-F3 e F3-F4, dividida pelo número de dias percorridos entre as fases. Como o cálculo foi feito com plantas diferentes, a estimativa das taxas foi realizada com as médias dos *pools* de carboidratos.

Partição de carboidratos

Para a semente, foi somado o *pool* de carboidratos de endosperma e de embrião/haustório, e calculada a contribuição relativa de carboidratos de cada um. Para a plântula, foi somado o *pool* de carboidratos de raiz, caule e folha e calculada a contribuição relativa de cada uma destas partes.

Análises estatísticas

Foi realizada ANOVA bifatorial para avaliar os efeitos da fase e da parte da semente/plântula nas variações de massa e de *pool* de polissacarídeos e açúcares solúveis, e da contribuição relativa de carboidratos. Em caso de significância ($P \leq 0.01$),

aplicou-se o teste Tukey de separação de médias. Para todas as análises utilizou-se o programa Statistix versão 9.0. As taxas de mobilização de carboidratos não foram estatisticamente comparadas porque apenas um valor foi gerado para cada intervalo de tempo.

Resultados

Mobilização de reservas da semente

A avaliação das fases de germinação e desenvolvimento plantular de *E. edulis* mostrou que as sementes de F0 apresentam um embrião cônico e pequeno, assim como um endosperma abundante e sólido (Fig. 1A). Em F1 observa-se o início do processo germinativo, que corresponde a emissão do botão germinativo (Fig. 2A) e o início do aparecimento do haustório (Fig. 1B). Na F2, as sementes foram consideradas germinadas devido à protusão da radícula (Fig. 2C). Nesta fase, o desenvolvimento do haustório e a diminuição do endosperma se tornam evidentes (Fig. 1C). Na F4 a primeira folha se expande, consumindo quase totalmente o endosperma, e neste momento o haustório compreende quase todo o volume da semente (Fig. 1E). Na F5, já com o endosperma totalmente esgotado, observa-se o início da retração do haustório, estabelecendo-se um espaço entre este e a parede interna do endocarpo (Fig. 1F).

A depleção de polissacarídeos no endosperma iniciou-se já na germinação, entre F1 e F2 (protusão do botão germinativo e da radícula, respectivamente), enquanto o haustório cotiledonar apresentou um acúmulo de polissacarídeos a partir deste mesmo período até F4 (formação da primeira folha expandida) (Fig. 3A). Em F5 já não havia mais polissacarídeos no endosperma, e foi observada uma diminuição significativa destes compostos no haustório. Padrão semelhante de mobilização foi observado para açúcares solúveis nas duas estruturas (endosperma e haustório), exceto que a depleção

mais expressiva de açúcares no endosperma ocorreu na fase de embebição, entre F0 e F1 (Fig. 3B).

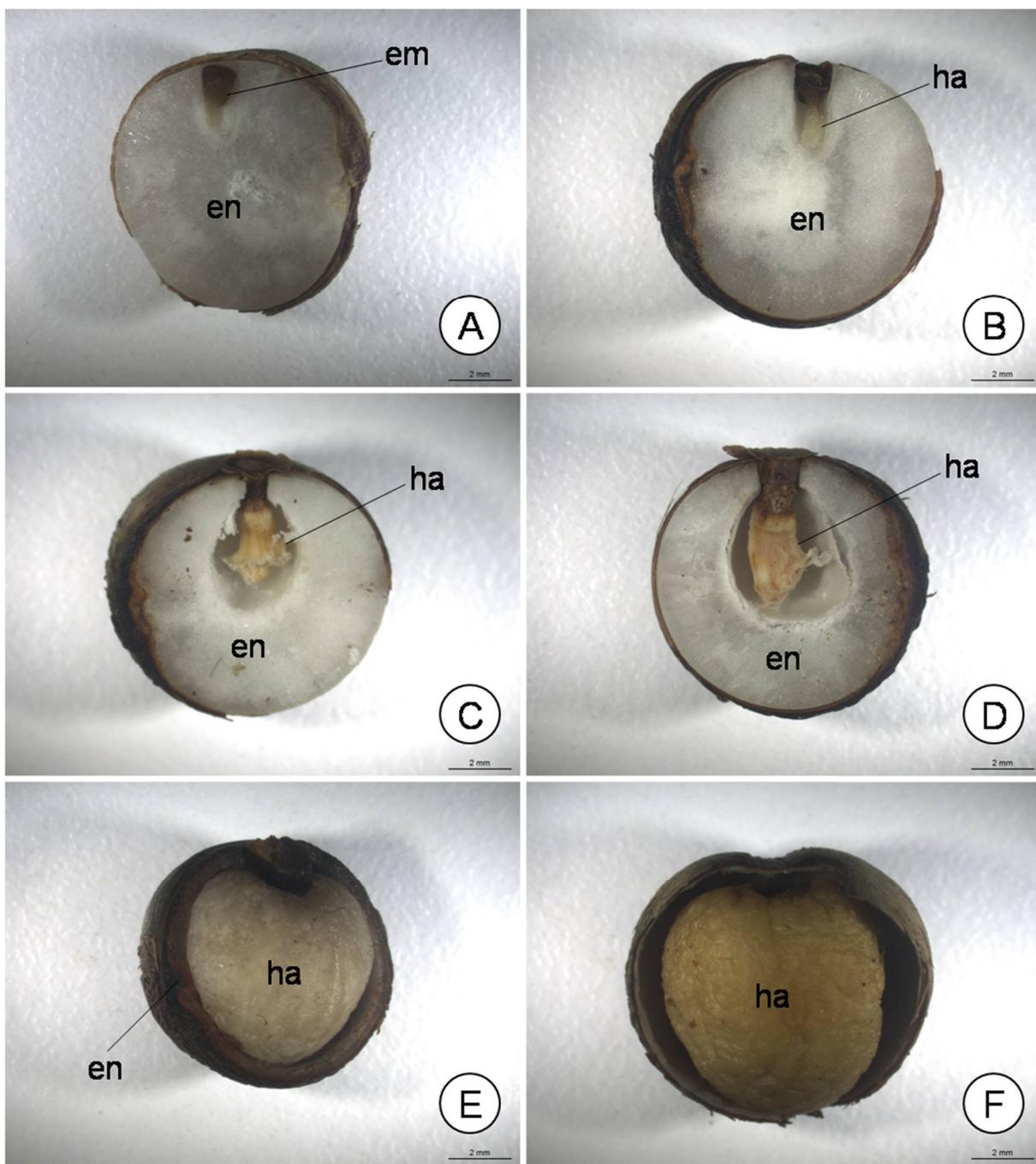


Figura 1. Fases da germinação e do desenvolvimento plantular de *Euterpe edulis*. F0 (A), F1 (B), F2 (C), F3 (D), F4 (E), e F5 (F). em: embrião; en: endosperma; ha: haustório. Escala: 2 mm.

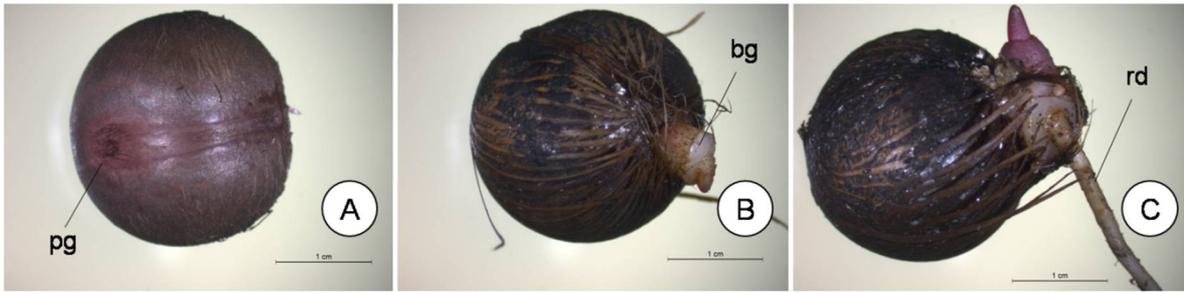


Figura 2. Fases iniciais do processo germinativo de *Euterpe edulis*. A (F0); B (F1); C (F2). pg: poro germinativo; bg: botão germinativo; rd: radícula. Escala: 1 cm.

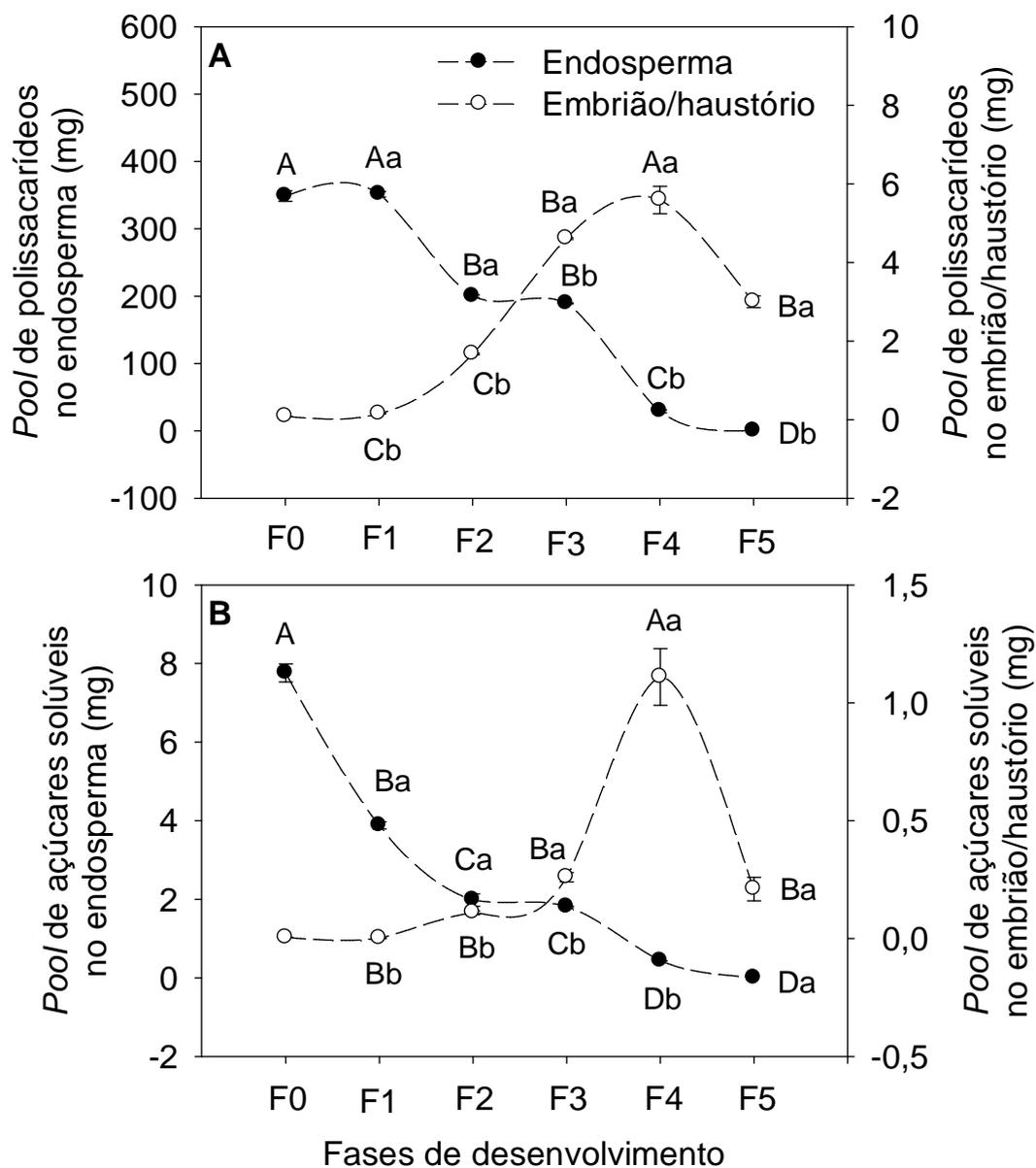


Figura 3. Variações no *pool* de polissacarídeos (A) e no *pool* de açúcares solúveis (B) em endosperma e embrião/haustório de sementes de *Euterpe edulis* durante o processo germinativo e desenvolvimento plantular. As barras verticais representam o erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as fases e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as estruturas da semente ($P \leq 0.01$).

Taxa de mobilização de carboidratos

A maior taxa de depleção de carboidratos na semente foi no período F1-F2, que corresponde ao desenvolvimento da radícula ou germinação propriamente dita. Porém, a taxa de acúmulo de carboidratos neste primeiro órgão da plântula foi muito baixa. A segunda maior taxa de depleção de carboidratos na semente ocorreu no período F3-F4, que corresponde à formação da primeira folha expandida, e continuou maior que a taxa de acúmulo na plântula. Somente no período F4-F5, quando ocorre a formação da segunda folha expandida, é que a taxa de acúmulo de carboidratos na plântula excede a taxa de depleção em semente (Fig. 4).

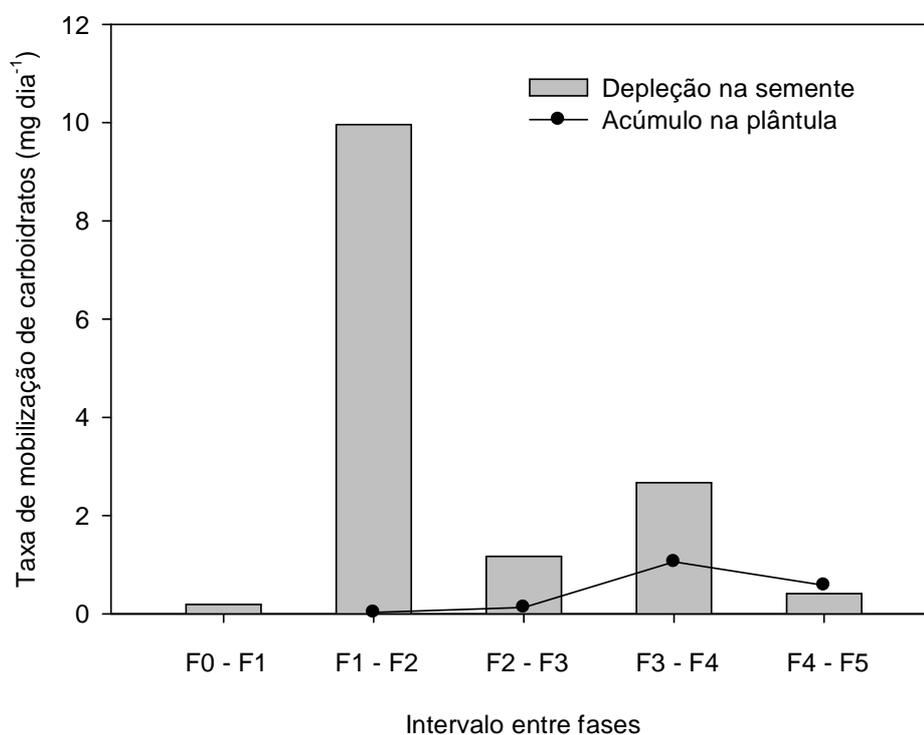


Figura 4. Taxas de depleção de carboidratos na semente e taxas de acúmulo de carboidratos na plântula de *Euterpe edulis* dentro de cada intervalo entre as fases analisadas.

Alocação de biomassa e de carbono na plântula

O acúmulo de polissacarídeos e de açúcares solúveis na fase inicial da formação da plântula (F2 e F3, formação da radícula e da plúmula, respectivamente) foi muito pequeno, estando os polissacarídeos abaixo de 0,94 mg e os açúcares solúveis abaixo de 0,04 mg. Todos os órgãos apresentaram aumento significativo destes carboidratos a partir de F3. Em relação aos polissacarídeos, o caule foi o órgão que apresentou maior acúmulo ao final do experimento (F5), e a raiz foi o órgão com o menor conteúdo total destes compostos (Fig. 5A). Enquanto o caule apresentava acúmulo significativo de polissacarídeos em F5, o conteúdo de açúcares solúveis neste órgão diminuiu significativamente. Nesta última fase analisada, a folha foi o órgão que apresentou maior conteúdo de açúcares solúveis, seguida das raízes (Fig. 5B).

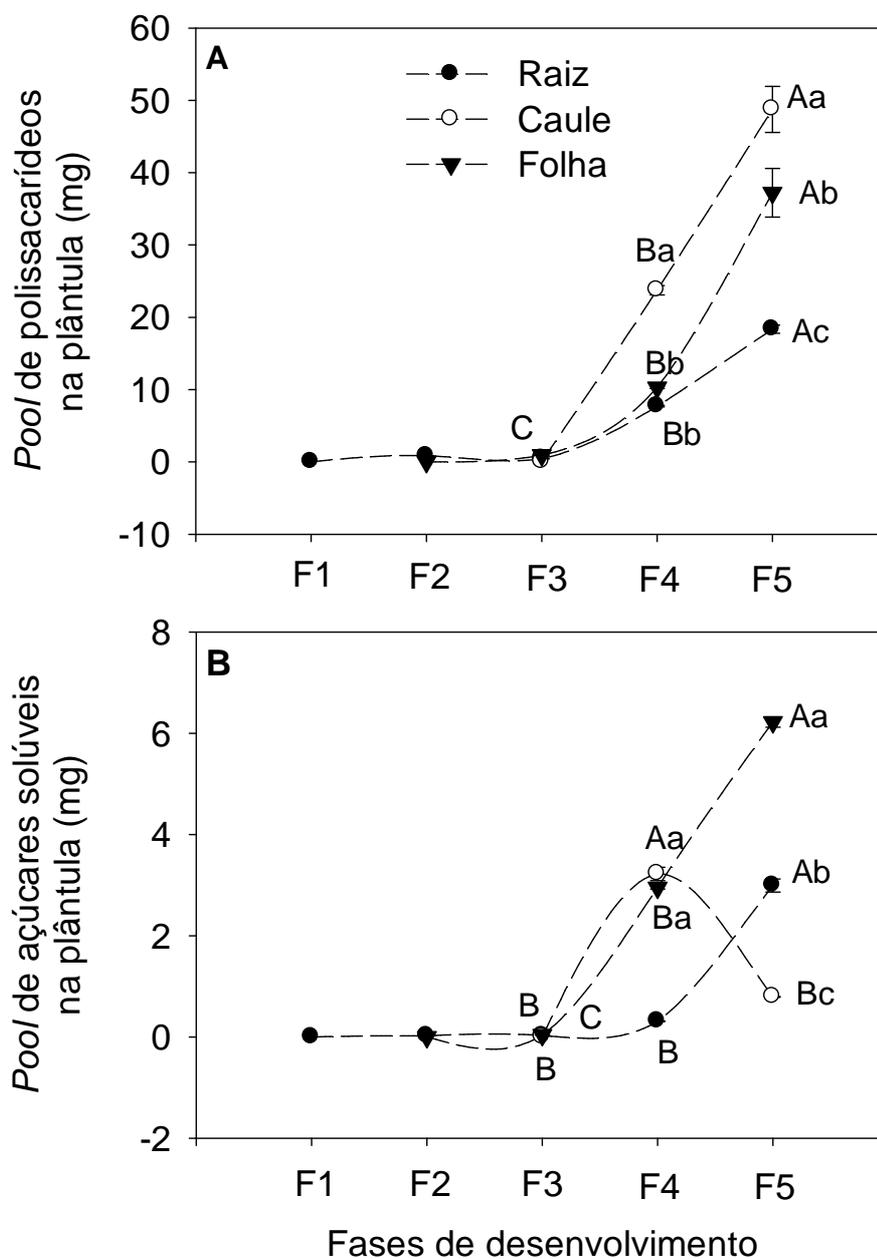


Figura 5. Variações no *pool* de polissacarídeos (A) e no *pool* de açúcares solúveis (B) de raiz, caule e folha de plântulas de *Euterpe edulis* durante o processo germinativo e desenvolvimento plantular. As barras verticais representam o erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as fases e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as partes da plântula ($P \leq 0.01$).

Partição de biomassa e de carboidratos

Com exceção da última fase analisada, o endosperma da semente apresentou contribuição relativa em massa seca (Fig. 6A) e em carboidratos (Fig. 6C) maior que a contribuição do haustório para a semente em todas as outras fases, apesar do volume de haustório preencher quase a totalidade da semente em F4. Em relação às plântulas, apesar de não haver diferença entre as contribuições de massa seca de raiz e de folha em F3, a contribuição de carboidratos foi significativamente maior na plúmula (folha) do que na raiz. A partir do desenvolvimento da parte aérea (folha expandida e caule), a contribuição de massa seca e de carboidratos em raiz diminuiu significativamente. Apesar disto, observou-se um aumento na contribuição de carboidratos e uma tendência de aumento na contribuição em massa em raízes de F4 para a F5. Nestas duas últimas fases analisadas, a parte aérea apresentou maior contribuição de massa e de carboidratos na plântula, porém a maior contribuição de parte aérea na F4 foi do caule e a maior contribuição de parte aérea na F5 foi das folhas (Fig. 6B-D).

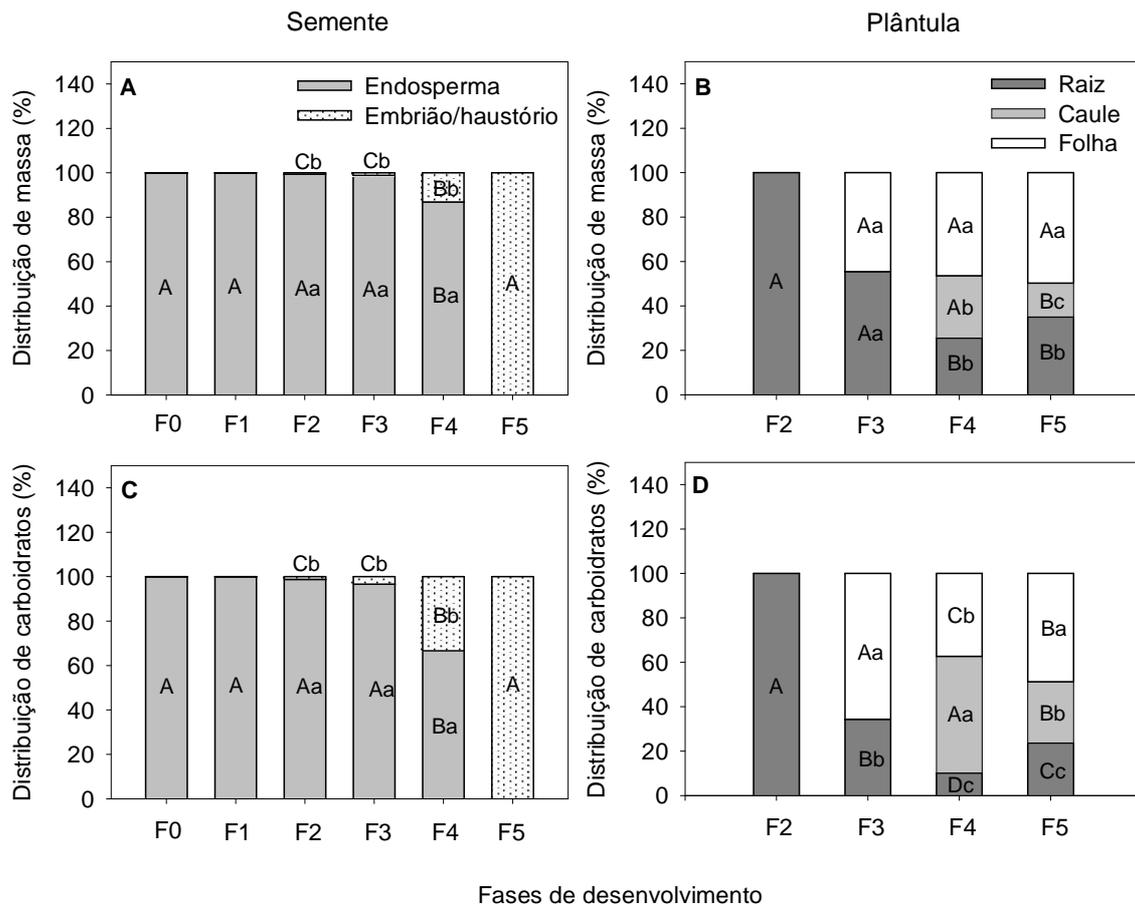


Figura 6. Distribuição de massa seca e de carboidratos nas sementes (A-C) e nas plântulas (B-D) de *Euterpe edulis* durante o processo germinativo e desenvolvimento plantular. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre as fases e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as estruturas da semente e partes da plântula ($P \leq 0.01$).

Discussão

A germinação comumente compreende uma sequência ordenada de eventos que começa com a embebição da semente e termina com a emergência do eixo embrionário, usualmente a radícula (Bewley 2001; Castro & Hilhorst 2004). No caso de *E. edulis*, quando em ocasião da dispersão, as sementes recalcitrantes apresentam embrião supostamente já em desenvolvimento (Panza *et al.* 2004), o que poderia dificultar a análise no início do processo germinativo. No entanto, esses mesmos autores observaram que o endosperma desta espécie apresenta-se quiescente antes da sementeira, ou seja, não apresenta mobilização de reservas antes da embebição. Neste trabalho nós sugerimos que após a embebição deve haver um aumento na velocidade das atividades da semente, tais como respiração e síntese de proteínas. Esses processos envolvem um gasto de energia e, para tanto, as sementes armazenam reservas de produção principal de energia, como sacarose e oligossacarídeos da série rafínósica, que são rapidamente degradadas logo após a embebição (Bewley e Black 1994; Buckeridge *et al.* 2004). De acordo com Barbedo & Marcos Filho (1998), sementes recalcitrantes podem iniciar rapidamente a germinação devido à presença de açúcares solúveis, que são prontamente translocados das estruturas de reserva para o eixo embrionário. No presente estudo nós observamos que o conteúdo de açúcares solúveis no endosperma de sementes de *E. edulis* apresentou uma depleção significativa logo no início da germinação. Estes açúcares provavelmente foram utilizados para a protusão do botão germinativo.

Segundo Karunagaran & Ramakrishna (1991), a diminuição de açúcares aumenta a atividade de enzimas que degradam o amido, indicando a ação dos açúcares como sinais na regulação da mobilização de polissacarídeos. O período correspondente à emissão da radícula apresentou uma diminuição expressiva no conteúdo de

polissacarídeos e a maior taxa de depleção de carboidratos, dentre todos os períodos avaliados. Ao contrário de muitas espécies de palmeiras que possuem embriões imaturos, *E. edulis* apresenta embrião com tecidos diferenciados e em atividade metabólica intensa (Thomlinson 1960; Panza *et al.* 2004). De acordo com Buckeridge *et al.* (2004), espécies que possuem embriões maduros e grande quantidade de reservas no endosperma apresentam mobilização de sacarose para a emissão da radícula e de polissacarídeos durante o alongamento da radícula e da plúmula. Neste estudo, nós constatamos que a mobilização de polissacarídeos se deu tanto para a emissão quanto para o alongamento da radícula, uma vez que nesta fase a radícula apresentava 2 cm de comprimento. Padrão semelhante foi relatado por Bicalho (2011) para a espécie ortodoxa *Acrocomia aculeata*, onde mananos são degradados a já partir da protusão do botão germinativo. Nossos resultados também estão de acordo com os encontrados para as espécies recalcitrantes *E. oleracea* e *E. precatória*, nas quais a degradação de amido é requerida tanto para o processo germinativo quanto para o desenvolvimento das plântulas destas palmeiras (Bernardes 2010).

Após a protusão do botão germinativo e o início da degradação dos polissacarídeos no endosperma do palmitreiro, polissacarídeos transitórios foram formados no cotilédone haustorial até a formação da primeira folha expandida. Resultado semelhante foi encontrado por Bicalho (2011), que observou que o amido no haustório de *A. aculeata* aumentou exponencialmente como consequência da mobilização de reservas vindas do endosperma, possivelmente de galactomananos. O transporte de reservas do endosperma para o haustório ainda é pouco conhecido em palmeiras. De acordo com Chandra Sekhar & DeMason (1987), o haustório da palmeira *Phoenix dactylifera* apresenta duas funções: secretar exoenzimas hidrolíticas no endosperma; e absorver os produtos provenientes da degradação do mesmo. No caso de

E. oleracea, a vascularização do haustório das sementes desta espécie representa um sistema muito eficiente de controle de degradação de reservas do endosperma (Neto *et al.* 2010). O haustório é uma estrutura esponjosa constituída de 63 % de espaço intercelular e 37 % de volume celular (Aguiar & Mendonça 2001). Enquanto as células participam da digestão das reservas do endosperma através da secreção de enzimas e/ou ativação de enzimas presentes no endosperma, os espaços intercelulares têm função de fornecer oxigênio para as reações catalíticas (Oliveira *et al.* 2013).

A degradação das reservas do haustório de *E. edulis* iniciou-se a partir do momento em que as reservas do endosperma já estavam praticamente esgotadas e a plântula já apresentava uma folha completamente expandida. De acordo com Melo *et al.* (2004), os cotilédones de reserva garantem energia para o desenvolvimento da plântula enquanto a fotossíntese é limitada. Essa degradação de reservas transitoriamente estocadas no cotilédone haustorial de *E. edulis* deve representar um importante complemento à produção fotossintética da folha inicial visando a sobrevivência e o estabelecimento da plântula. Por ser uma espécie tolerante à sombra, isto evidencia uma estratégia adaptativa de sobrevivência desta espécie em condições de baixa luminosidade (Ibarra-Manriquez *et al.* 2001). Geralmente, espécies que possuem plântulas do tipo criptocotiledonar hipógea com cotilédone de reserva (CHR) formam banco de plântulas, as quais permanecem com desenvolvimento lento até que ocorram mudanças significativas na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa no chão da floresta (Schiavini *et al.* 2001; Melo *et al.* 2004). Após o processo inicial de estabelecimento, a morfologia funcional do cotilédone tem pouco efeito, e as condições ambientais e exigências específicas ao crescimento tomam o controle da continuidade deste processo. Estratégias de alocação de recursos ao longo dos primeiros meses de

crescimento, por exemplo, parecem ser independentes do tipo de morfologia funcional de cotilédone (Kitajima & Fenner 2000).

Os resultados do presente estudo mostraram que as reservas das sementes de *E. edulis* são transferidas prioritariamente para o desenvolvimento da parte aérea: as plântulas apresentaram maior contribuição de biomassa e carboidratos no caule e nas folhas do que em raízes nas fases 4 (uma folha expandida) e 5 (duas folhas expandidas). Venturi & Paulilo (1998) concluíram que plântulas de *E. edulis* crescidas em substratos com níveis diferentes de adubação apresentaram um valor de razão raiz:parte aérea semelhante entre si. Esta falta de plasticidade em relação à disponibilidade de nutrientes de *E. edulis* em seu desenvolvimento inicial também foi encontrada por Illenseer & Paulilo (2002). Já alguns estudos demonstraram que condições extremas de irradiância podem alterar a razão raiz:parte aérea de plântulas desta espécie (Nakasono *et al.* 2001; Illenseer & Paulilo 2002). No entanto, todos estes estudos apresentaram valores de razão raiz:parte aérea menores que 1, ou seja, independentemente da disponibilidade de recursos, as plântulas desta espécie sempre investem mais no crescimento de parte aérea. Em geral, espécies tolerantes à sombra alocam mais biomassa para a parte aérea do que para as raízes, como uma estratégia fenotípica para aumentar a razão fotossíntese/respiração da planta com um todo, e contribuir com a manutenção de um balanço positivo de carbono e a maximização do crescimento sob sombreamento (Kitajima 1994; Souza & Valio 2003).

A depleção das reservas das sementes de *E. edulis* foi contínua, e, até a formação da segunda folha expandida, estas reservas já estavam quase totalmente exauridas (99,16 % dos carboidratos iniciais da semente). Após o processo germinativo, o período que compreende o desenvolvimento da plúmula em uma folha expandida coincidiu com um período de expressiva diminuição no conteúdo de polissacarídeos do endosperma.

Resultados semelhantes foram observados por Neuburger *et al.* (2010) em sementes de *E. edulis*, cujas reservas se esgotaram cerca de 195 dias após a semeadura (~ 6,5 meses). Além disso, estes autores também observaram que a maior parte das reservas iniciais tinha sido consumida até a formação da primeira folha ainda fechada. Venturi & Paulilo (1998), por sua vez, constataram que as reservas das sementes estão completamente exauridas quando a plântula apresenta duas folhas totalmente expandidas. A partir do desenvolvimento e expansão das folhas de *E. edulis*, a plântula recebe recursos provenientes não só da semente, mas também das demais partes da plântula que realizam fotossíntese. De acordo com nossos resultados de taxa de mobilização de carboidratos, o estabelecimento da plântula de *E. edulis* ainda depende das reservas das sementes quando esta apresenta apenas uma folha expandida. Na fase 5, quando a plântula já apresenta duas folhas expandidas, a taxa de acúmulo de carboidratos na plântula excede a taxa de depleção em sementes indicando, assim, que a planta já apresenta um eficiente mecanismo fotossintético, o que a torna apta a seguir seu processo de estabelecimento.

As reservas acumuladas nas fases iniciais de desenvolvimento assumem papel de extrema importância no sucesso de estabelecimento de uma planta, pois é nesta fase que ocorrem altas taxas de mortalidade, o que pode ser crucial no seu ciclo de vida. *Euterpe edulis* apresenta estratégias para sobrevivência e crescimento em ambiente sombreado, como o acúmulo de recursos em um criprocotilédone de reserva até a formação de órgãos fotossintetizantes que possam garantir uma condição autotrófica suficiente para o sucesso no seu estabelecimento. Para uma melhor compreensão acerca do controle da mobilização de reservas durante o processo germinativo e desenvolvimento inicial das plântulas de *E. edulis*, é necessário quantificar especificamente os galactomananos, que

são os compostos de reserva mais abundantes no endosperma das sementes desta espécie, além das atividades enzimáticas ao longo de todas as fases.

Referências

- Amaral LIV, Gaspar M, Costa PMF, Aidar MPM, Buckeridge MS. 2007. Novo método enzimático rápido e sensível de extração e dosagem de amido em materiais vegetais. *Hoehnea* 34: 425-431.
- Aguiar MO, Mendonça MS. 2001. Aspectos morfo-anatômicos do embrião de *Euterpe precatória* Mart. Durante o processo germinativo. *Acta Botânica Brasílica* 16: 241-249.
- Chandra Sehkar KN, DeMason DA. 1987. Quantitative ultrastructure and protein composition of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seeds: A comparative study of endosperm vs. embryo. *American Journal of Botany* 75: 323-329.
- Corte VB, Borges EE, Pontes CA, Leite IT, Ventrella MC, Mathias A. 2006. Mobilização de reservas durante a germinação das sementes e crescimento das plântulas de *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (Leguminosae – Caesalpinoideae). *Revista Árvore* 30: 941-949.
- Barbedo CJ, Marcos-Filho J. 1998. Tolerância à dessecação em sementes. *Acta Botânica Brasílica* 12: 145-164.
- Bewley JD, Black M. 1994. *Seeds physiology of development and germination*. New York, Penum Press.
- Bewley JD. 2001. Seed germination and reserve mobilization. In: *Encyclopedia of life sciences*. Nature Publishing Group.

- Bernardes RSA. 2010. Aspectos fisiológicos e bioquímicos da germinação de sementes de Açaí (*Euterpe oleracea* Mart. e *Euterpe precatoria* Mart.) submetidas ao aumento da temperatura. Dissertação de Mestrado, INPA, Manaus. P.66.
- Bezerra MA, Alves JD, de Oliveira LEM, Prisco JT. 2003. Caracterização morfológica de reservas durante os estádios iniciais de desenvolvimento de plântulas de *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Revista Ciência Agronômica 34: 253-259.
- Bicalho EM. 2011. Germinação e mobilização de reservas de sementes de Macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd ex. Martius). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 71p.
- Buckeridge MS, Tiné MAS, dos Santos HP, Lima DU. 2000. Polissacarídeos de reserva de parede celular em sementes. Estrutura, metabolismo, funções e aspectos ecológicos. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal 12: 137-162.
- Buckeridge MS, Aidar MPM, dos Santos HP, Tiné MAS. 2004. Mobilização de reservas. In: Ferreira AG, Borghetti F. (eds.) Germinação do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre. p.31-50.
- Castro RD, Hilhorst HWM. 2004. Embebição e reativação do metabolismo. In: Ferreira AG, Borghetti F (eds.) Germinação do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre. p.149-162.
- DeMason DA. 1985. Histochemical and ultrastructural changes in the haustorium of date (*Phoenix dactylifera* L.). Protoplasma 126: 168-177.
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry 28: 350-356.
- Garwood NC. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine MD (eds.) The Ecology of tropical forest tree seedlings. Paris, Unesco. p.59-125.

- Ibarra-Manriquez G, Martínez Ramos M, Oyama K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain Forest in México. *American Journal of Botany* 88: 1801-1812.
- Illenseer R, Paulilo MST. 2002. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. *Acta Botânica Brasílica*. 16: 385-394.
- Karunagaran D, Ramakrishna Rao P. 1991. Model and control of starch mobilization during germination of seeds of horse gram. *Plant Science* 73: 155-159.
- Kitajima K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns and as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.
- Kitajima K, Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner M (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, CAB International. p.331-359.
- Mccready RM, Guggolz A, Silveira V, Owens HS. 1950. Determination of starch and amylase in vegetables: application to peas. *Analytical Chemistry* 22: 1156-1158.
- Mello ZLO, Gonçalves JFC, Mazzafera P, Yara D. 2009. Mobilization of seed reserves during germination of four tropical species of the Amazon Rainforest. *Seed Science and Technology* 37: 597-607.
- Nakazono EM, Costa MC, Futatsugi K, Paulilo MTS. 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 173-179.
- Neto MAM, Lobato, NKS, Alves JD, Goulart PFP, Laughinghouse IV HD. 2010. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 8: 1147-1152.

- Neuburguer M, Souza TV, Paulilo MTS. 2010. Crescimento inicial de plantas de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes condições de luz, água e nutrientes. *Rodriguésia* 61: 157-165.
- Nodari RO, Fantini AC, Reis A, Reis MS. 2000. Restauração de populações de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) na Mata Atlântica. In: Reis MS, Reis A. (eds.) *Euterpe edulis* Martius (palmitero): biologia, conservação e manejo. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues. p.189-201.
- Oliveira AB, Mendonça MS, Araújo MGP. 2010. Aspectos anatômicos do embrião e desenvolvimento inicial de *Oenocarpus minor* Mart. : uma palmeira da Amazônia. *Acta Botânica Brasílica* 24: 20-24.
- Orozco-Segovia A, Batis AI, Rojas-Aréchiga M, Mendoza A. 2003. Seed biology of palms: a review. *Palms* 47: 79-94.
- Panza V, Láinez V, Maldonado S. 2004. Seed structure and histochemistry in the palm *Euterpe edulis*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 445-453.
- Panza V, Pighin D, Láinez V, Pollero RJ, Maldonado S. 2009. Storage lipids and proteins of *Euterpe edulis* seeds. *Biocell* 33: 99-106.
- Queiroz MH. 1986. Botão germinativo do palmitero como indicador da germinação. *Revista Brasileira de Sementes* 2: 55-59.
- Reis A. 1995. Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Martius – (Palmae) em uma Floresta Densa Montana da Encosta Atlântica em Blumenau, SC. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, SP.
- Schiavini I, Resende JCF, Aquino FG. 2001. Dinâmica de populações de espécies arbóreas em mata de galeria e mata mesófila na margem do Ribeirão do Panga, MG. In: Ribeiro JF, Fonseca CEL, Sousa Silva JC (eds.) *Cerrado: Caracterização e recuperação de matas de galeria*. Brasília, EMBRAPA. p.267-299.

- Souza RP, Válio IFM. 2003. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 35-47.
- Tomlinson PB. 1960. Essays on the morphology of palms. Germination and the seedling. *Principes* 4: 56-63.
- Venturi S, Paulilo MTS. 1998. Esgotamento das reservas na semente de *Euterpe edulis* Mart. e efeito da nutrição mineral nas plântulas. *Acta Botânica Brasílica* 12: 215-220.
- Verdeil JL, Hoche V. 2002. Digestion and absorption of food in plants: a plant stomach. *Trends in Plant Science* 7: 280-281.
- Ziegler P. 1995. Carbohydrate degradation during germination. In: Kigel J, Galili G. (eds.) *Seed development and germination*. Marcel Dekker, New York, p.447-474.

TERCEIRO CAPÍTULO

Contribuição da plasticidade fenotípica de plântulas de *Euterpe edulis* para o cultivo em sistema agroflorestal

FERNANDA DA SILVA ALABARCE
LUCIA REBELLO DILLENBURG

RESUMO

O palmitreiro (*Euterpe edulis* Mart.) é uma espécie nativa da Mata Atlântica cujas populações naturais encontram-se degradadas pelo extrativismo. Uma alternativa para conservação desta espécie é o cultivo em sistemas de manejo sustentável. Nesse sentido, o objetivo deste estudo foi avaliar o crescimento, a plasticidade e a mortalidade de plântulas de *E. edulis* em dois ambientes florestais cuja principal distinção é o nível de irradiância: floresta nativa (10 % da irradiância total) e bananal (29 % da irradiância total). Plantas crescidas sob bananal apresentaram, em relação às plantas crescidas sob floresta nativa, maior massa seca total, maior altura, maior área foliar, maior DAC (diâmetro à altura do colo), maior número de folhas vivas, menor grau de estiolamento caulinar, menores teores de clorofilas *a* e *b*, além de maior razão *Cl_a/Cl_b*. A porcentagem e as causas de mortalidade das plântulas foram equivalentes entre os ambientes. Em floresta nativa, as plantas apresentaram menor desempenho em relação ao crescimento devido à menor irradiância. As plantas que sobreviveram neste ambiente provavelmente devem ter sido favorecidas por ‘sunflecks’ ou clareiras que ocorrem no interior da floresta, o que explica a estratégia de regeneração da espécie através da formação de banco de plântulas. É possível concluir que o tipo de manejo realizado em bananais oferece um espectro de irradiância que favorece o crescimento do palmitreiro, indicando a necessidade de manejo em outros tipos de consórcios visando um maior potencial de uso desta espécie em sistemas agroflorestais.

Palavras-chave: bananal, estabelecimento inicial, floresta, palmitreiro, sistemas agroflorestais.

Introdução

Euterpe edulis Martius (palmitheiro) é uma palmeira que possui grande importância ecológica em florestas tropicais por produzir considerável quantidade de frutos e sementes que podem ser consumidos por uma grande variedade de vertebrados em períodos de escassez de alimentos, sendo por isso considerada espécie chave no seu ecossistema (Martins & Lima 1999). Ocorre na costa litorânea brasileira, desde o sul da Bahia até o Rio Grande do Sul. A espécie também tem importância econômica e social, devido à comercialização do palmito e da polpa dos frutos, estes similares ao açaí da Amazônia. Porém, a extração do palmito (localizado no meristema apical) ocorre, na sua maioria, de forma clandestina, sendo o extrativismo atividade predatória da espécie (Reis *et al.* 2000). A extração ilegal do palmito levou a palmeira juçara a entrar na Lista Oficial das Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção (Brasil 2008). Além disso, sua retirada indiscriminada da vegetação causa severos impactos ambientais negativos sobre a flora e fauna do ecossistema onde ocorre. O cultivo desta espécie em ambientes manejados, como sistemas agroflorestais, é apontado como alternativa de amenizar esta situação (Bovi *et al.* 1987), uma vez que nestes sistemas a exploração do palmito ocorre de maneira racional e sustentada. Por representar uma opção de renda, devido principalmente à comercialização da polpa dos frutos, alguns agricultores da costa litorânea brasileira vêm cultivando a palmeira juçara em meio a bananais (Vivan 2002). Estas áreas são próximas a remanescentes florestais, o que proporciona uma oportunidade de conservação desta espécie (DeMarco & Coelho 2003).

De acordo com Favreto (2010), bananais podem apresentar aumento significativo da irradiância e da variação de temperatura quando comparados com floresta nativa. Este autor também observou que plantas jovens de *E. edulis* apresentam maior taxa de crescimento nestes ambientes quando comparada com as plantas no

interior florestal. *Euterpe edulis* é classificada como espécie climácica, ou seja, necessita de sombreamento na fase inicial de desenvolvimento (Conte *et al.* 2000; Schorn & Galvão 2006). O interior das florestas apresenta baixa radiação fotossinteticamente ativa, pois compreende diversas camadas estratificadas de folhagem densa. Além disso, a absorção da luz pela copa das árvores mais altas provoca alterações tanto na intensidade quanto na composição espectral da radiação solar que chega ao sub-bosque (Souza & Valio 2003). Apesar disso, a sobrevivência do palmitero no sub-bosque depende principalmente de fochos temporários de luz (*sunflecks*), onde a luz solar direta passa através de aberturas no dossel. Desse modo, o recrutamento das plântulas desta espécie parece estar associado a condições de maior luminosidade em clareiras, bordas de mata ou margens de rios (Sanchez *et al.* 1999).

Segundo Carvalho (1996), a radiação solar incidente sobre as folhas é considerada fator fundamental para o estabelecimento de uma planta, pois a intensidade, a qualidade e a duração da radiação atuam como fonte de energia para o crescimento da mesma. Sendo a radiação solar a principal fonte de energia para os processos fisiológicos e bioquímicos que ocorrem nos vegetais, a quantificação da mesma é importante em estudos de ecofisiologia vegetal (Alados *et al.* 1996). A capacidade da planta em interceptar a radiação solar e efetuar trocas gasosas com o ambiente está condicionado a parâmetros como altura, área foliar e teor de clorofila (Popma & Bongers 1991). De acordo com Valladares *et al.* (2005), a plasticidade lato sensu se refere às respostas das espécies ao ambiente. Desse modo, uma espécie é dita plástica em relação à disponibilidade de luz quando ela apresenta capacidade de ajustar parâmetros a fim de maximizar a captação de luz e, com isso, aumentar sua probabilidade de regeneração em ambientes com diferentes níveis de radiação (Fetene & Feleke 2001). Experimentos controlados utilizando-se de telas sombrite são úteis para

verificar as respostas das espécies a variados níveis de irradiância. No entanto, os experimentos realizados nestas condições não refletem integralmente as condições proporcionadas pelo ambiente natural (Bloor 2003). Além do regime de luz, áreas abertas e fechadas podem ainda diferir em outros fatores abióticos, como fertilidade e umidade do solo e em fatores bióticos, como competição e ataque de patógenos. Uma possível interação entre alguns destes fatores pode interferir significativamente no sucesso do estabelecimento de uma espécie em um determinado ambiente (Kitajima & Fenner 2000; Loik & Holl 2001).

Euterpe edulis pode ser introduzida em diferentes sistemas agroflorestais, e estes sistemas podem apresentar diferentes níveis de irradiância entre si e em relação à floresta nativa. Apesar de alguns estudos anteriores já terem demonstrado que o estabelecimento de *E. edulis* pode ser favorecido em alguns tipos de sistemas agroflorestais, a maioria destes estudos avaliou o crescimento de plantas juvenis e utilizou-se apenas de parâmetros não destrutivos para suas análises. Considerando que as adaptações locais para a colonização de uma espécie em diferentes habitats representam grande relevância para o planejamento e implantação de ações de conservação da mesma, o objetivo deste trabalho foi avaliar o crescimento inicial e a plasticidade fenotípica de *E. edulis* introduzidas em dois ambientes florestais cuja principal distinção é a irradiância: floresta nativa e bananal. Baseado neste objetivo as seguintes hipóteses foram formuladas: 1) Devido à maior disponibilidade de luz em bananal, as plântulas apresentam maior produção de fotoassimilados, que serão alocados para o crescimento inicial; 2) As plântulas estabelecidas em floresta nativa devem investir o pouco recurso adquirido no aumento da parte aérea em detrimento do desenvolvimento de raízes, no aumento de clorofilas e no grau de estiolamento caulinar na tentativa de captar mais energia para a produção de fotoassimilados; e 3) Em razão

do maior crescimento em bananal, as plântulas apresentam menor índice de mortalidade neste ambiente.

Materiais e métodos

Área de estudo

O trabalho foi realizado em duas áreas florestais distintas: Floresta Nativa (FN) e Bananal (BA), em áreas localizadas no litoral Norte do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 1). A área de Floresta Nativa (Fig. 2A), localizada na Estação Experimental da Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária (FEPAGRO) – Unidade Maquiné (29°49`S e 50°14`W), é uma floresta ombrófila densa, com grande diversidade de espécies, maior densidade de plantas e menor abertura de dossel. A área de bananal (Fig. 2B), a 23.46 Km de distância da área da FN, está situada em uma propriedade rural localizada no entorno da Reserva Estadual Mata Paludosa, no município de Itati (29°39`S e 50°12`W). Nesta área, plantações de banana (*Musa* sp.) estão consorciadas com *E. edulis* e alguns *Citrus* spp., sendo que este é o tipo mais comum de sistema agroflorestal no Sul do Brasil. No presente estudo, durante todo o ano de experimento foram analisadas características dos dois ambientes: existem poucas diferenças nas variáveis de solo entre os ambientes estudados; não há diferenças em microclima; e a disponibilidade de luz no bananal é três vezes maior do que em floresta nativa (Tabela 1).



Figura 1. Área de estudo nos municípios de Maquiné e Itati, RS, Brasil. Fonte: Tavares (2000); Google Earth.



Figura 2. Interior da floresta nativa em Maquiné (A) e interior de bananal em Itati (B).

Foto: Fernanda Alabarce. 2012.

Tabela 1. Características dos ambientes onde as plântulas de *Euterpe edulis* foram estabelecidas.

Variável	Floresta Nativa	Bananal	P
Solo			
Argila (%)	16.67 ± 1.03	18.58 ± 2.33	0.115
M.O. (%)	5.5 ± 0.16	4.66 ± 0.12	0.145
pH (in H ₂ O)	5.19 ± 0.17	5.32 ± 0.05	0.113
P (mg/dm ³)	5.87 ± 1.12	12.67 ± 2.07	0.03
K (mg/dm ³)	147 ± 13.18	191.02 ± 9.39	0.857
Ca (cmol _c /dm ³)	4.31 ± 0.2	10.47 ± 0.03	0.001
Mg (cmol _c /dm ³)	3.1 ± 0.06	3.5 ± 0.1	0.105
CTC (cmol _c /dm ³)	14.75 ± 0.6	14.69 ± 0.4	0.375
Umidade	27.98 ± 1.1	24.67 ± 1.12	0.148
Microclima			
Temperatura (°C)	20.98 ± 3.13	23.11 ± 3.51	0.856
Umidade do ar (%)	85.78 ± 6.31	79.71 ± 4.15	0.670
Irradiância			
Abertura do dossel (%)	10.42 ± 1.15	26.24 ± 5.21	0.007
Radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	170 ± 20.81	493 ± 17.24	<0.001

O conteúdo de argila foi determinado através de análise de densidade. A matéria orgânica (MO) foi obtida através da oxidação da mesma por solução sulfocrômica com calor externo. O pH foi medido em solução aquosa (1:1; v/v). P e K foram baseados no método de Mehlich I. Ca e Mg foram extraídos com KCl 1 mol l⁻¹. A capacidade de troca de cátions (CTC) foi determinada em pH 7. Estas análises foram realizadas pelo Laboratório de Análises do Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. A umidade do solo foi analisada através do método gravimétrico. Para a realização das análises de solo, foram coletadas amostras de 500g a uma profundidade de 10 cm. A análise de microclima foi realizada através de registrador eletrônico LOGBOX-RH (Novus, Porto Alegre, Brasil). A abertura do dossel foi avaliada através de fotos hemisféricas a uma altura de 50 cm do solo e as imagens foram analisadas usando o programa Gap Light Analyzer 2.0. A radiação fotossinteticamente ativa foi medida utilizando-se um sensor de quanta de luz acoplado a um porômetro de estado estacionário (LI-1600, LiCor Inc, Nebraska, EUA). Dados de microclima e irradiância foram coletados entre 10:30 e 11 horas de um dia de coleta em bananal e entre 12 e 12:30 horas do mesmo dia de coleta em floresta nativa. Todos os dados são médias de duas estações opostas (inverno e verão) ao longo do experimento. Os dados foram coletados em três pontos de cada parcela, de cada ambiente.

Material Vegetal

Foi coletado um cacho de indivíduo adulto de *E. edulis* na área de bananal em outubro de 2012. O cacho carregado de frutos em estágio uniforme de maturação visual foi coletado utilizando-se um podão e transplantado até o Laboratório de Ecofisiologia Vegetal da UFRGS. Os frutos foram imersos em água morna (40°C) por 30 minutos e friccionados manualmente até a total remoção da polpa. As sementes obtidas foram selecionadas, evitando-se o uso de sementes deformadas. Estas foram então desinfetadas com hipoclorito de sódio a 2 % por 10 minutos e dispostas em bandejas contendo vermiculita úmida como substrato para dar início à semeadura. Quando as sementes apresentaram emergência da plúmula, estas foram transplantadas para gaiolas com sombrite localizadas na casa de vegetação do Instituto de Biociências/UFRGS. Utilizaram-se embalagens plásticas contendo areia de granulometria média e adubo orgânico na proporção 1:1. O nível de irradiância e a temperatura foram medidos uma vez por mês às 12:00 horas em dias ensolarados. Para tanto, utilizou-se um sensor de quanta de luz acoplado a um porômetro de estado estacionário (LI-1600, LiCor Inc, Nebraska, EUA). A média de irradiância foi de de $567 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e de temperatura foi de 28,5 °C. As plantas permaneceram nestas condições de novembro/2012 a março/2013.

Delineamento experimental

Em março de 2013, as plântulas já apresentavam uma folha totalmente expandida e, antes de serem transplantadas para as áreas de estudo, dois grupos de 15 plântulas foram coletados para as análises do dia 0 do plantio. O plantio das mudas de *E. edulis* foi então distribuído em seis parcelas de 30 m² (3 x 10 m), sendo três na floresta nativa e três no bananal. Em cada parcela, foram plantadas e demarcadas 60 plântulas de *E. edulis*, totalizando 390 plantas para este experimento (Fig. 3). O tempo

de duração do experimento em campo foi de doze meses após o plantio nas áreas de estudo. Ao longo de todo período experimental foram realizadas cinco coletas: aos 0, 3, 6, 9 e 12 meses após o plantio. Com exceção do dia 0, em cada data foram coletadas 90 plantas, 45 de cada área e 15 de cada parcela. Dentro de cada parcela, as coletas foram realizadas ao acaso, sendo identificados primeiramente os demarcadores para a conseqüente coleta da plântula. Os intervalos entre as coletas correspondem às estações em que as plantas cresceram. Assim o período entre 0 e 3 meses corresponde ao outono, o período entre 3 e 6 meses corresponde ao inverno, o período entre 6 e 9 meses corresponde à primavera e o período entre 9 e 12 meses corresponde ao verão.



Figura 3. Parcela experimental demarcada (A); plantio de muda de *Euterpe edulis* com demarcação (B); e coleta de um indivíduo dessa espécie com o auxílio de uma pá (C).

Parâmetros vegetais avaliados

Crescimento:

O crescimento das plantas foi avaliado nos dois ambientes, através de medidas de altura das plantas, medida desde o solo até a inserção da folha flecha com auxílio de régua milimetrada; do diâmetro caulinar na altura do colo (DAC), através de um

paquímetro; da área foliar total, computada pela medição da área das folhas presentes utilizando-se um medidor automático de área foliar (LI-3100, Licor Inc.); e de biomassa, aferida após a secagem do material em estufa a 70 °C e pesagem, em separado, de raiz, caule e folhas. Além das massas secas destas três frações das plantas, calculou-se também a massa seca total das plântulas pela soma das mesmas.

Plasticidade:

Para avaliação da plasticidade fenotípica das plantas, foram avaliados, em amostras da última coleta, alguns parâmetros, a seguir descritos, que potencialmente podem ser ajustados pelas plantas em resposta ao ambiente de luz (variável importante diferenciando os dois ambientes estudados): grau de estiolamento caulinar, estimado a partir da razão entre a altura e o diâmetro do eixo caulinar; massa foliar por área (MFA), calculada através da razão entre a massa total das folhas e a área foliar total; razão de área foliar (RAF), calculada através da razão entre a área foliar total e a massa seca total da planta; razão raiz/parte aérea (Raiz:PA), calculada através da razão entre a massa seca da raiz e a massa seca da parte aérea (caule + folha); e razões de massa caulinar (RMC), foliar (RMF) e radicular (RMC), calculadas pelas razões entre as massas secas destas respectivas frações e a massa seca total da planta.

Além destes parâmetros associados à alocação de crescimento, também foram avaliadas as concentrações de clorofilas *a* e *b*, assim como a razão entre ambas. Para a obtenção do conteúdo de clorofilas, o método de extração utilizado foi o de Knudson *et al.* (1977). Para tanto foi retirado um folíolo da região mediana da folha de cada planta. Este foi então segmentado para facilitar a extração e acondicionado em embalagem preta de filme fotográfico contendo 20 ml de álcool etílico absoluto. O tempo para extração de clorofila foi de quatro semanas. Após o período de extração, o volume do extrato foi medido em uma proveta, e as leituras de absorvâncias (*A*) foram realizadas

em espectrofotômetro (Spectramax, Molecular Devices), nos comprimentos de onda 649 e 665 nm contra um branco contendo etanol puro. Realizadas as leituras, os folíolos foram secos em estufa a 70 °C e pesados em balança analítica. As concentrações de clorofilas *a* e *b* em $\mu\text{g ml}^{-1}$ do extrato foram obtidas através das equações de Wintermans & DeMois (1965): $\text{Cla} (\mu\text{g ml}^{-1} \text{ solução}) = 13,7 * A_{665} - 5,76 * A_{649}$ e $\text{Clb} (\mu\text{g ml}^{-1} \text{ solução}) = 25,8 * A_{649} - 7,6 * A_{665}$. A quantidade total de clorofilas no extrato foi então calculada multiplicando-se os valores obtidos nestas equações pelo volume total do extrato (ml). As concentrações foliares das clorofilas *a* e *b* foram expressas por unidade de massa seca ($\mu\text{g mg}^{-1}$), dividindo-se a quantidade total das clorofilas no extrato pela massa seca das folhas utilizadas na extração.

Mortalidade:

Foi analisado o percentual total de mortalidade para a espécie nos dois ambientes, através da seguinte equação: $\text{mortalidade (\%)} = \text{n}^\circ \text{ total de plantas mortas ao final do experimento} \times 100 / \text{n}^\circ \text{ inicial de plantas}$. Também foram computados os percentuais de mortalidade nos dois ambientes para cada estação, utilizando-se a seguinte equação: $\text{mortalidade (\%)} = \text{n}^\circ \text{ de plantas mortas por coleta} \times 100 / \text{n}^\circ \text{ total de plantas por coleta}$. As causas de mortalidade foram registradas, e as plantas desaparecidas foram consideradas mortas. Neste caso, foram coletados somente os demarcadores das plantas.

Análises estatísticas

Foi realizada ANOVA bifatorial para avaliar os efeitos do ambiente e da época de coleta nos parâmetros de crescimento e os efeitos do ambiente e das causas de mortalidade (descohecida vs. herbivoria) na mortalidade das plantas. Os dados de mortalidade foram transformados em $\text{arc sen } \sqrt{x/100}$ para as análises de variância. Em

caso de significância ($P \leq 0,05$), aplicou-se o teste Tukey de separação de médias. A influência do ambiente nos parâmetros de plasticidade foi verificada através do Teste-t de Student de análise de médias. Para todas as análises utilizou-se o pacote estatístico Statistix 8.0 (Analytical Software).

Resultados

Crescimento

A biomassa total das plântulas foi significativamente maior nas plantas estabelecidas em BA do que nas estabelecidas em FN em todas as coletas, exceto a do dia do plantio (Fig. 4A). Todas as partes das plantas crescidas em bananal também foram positivamente responsivas a este ambiente. As plantas apresentaram aumento significativo em massa seca de raiz na segunda e na última coleta (Fig. 4B). O aumento em massa de caule ocorreu nas duas primeiras coletas após o plantio e depois mantiveram esta massa constante (Fig. 4C). Já a massa de folha teve aumento significativo somente na terceira e na última coleta (Fig. 4D). Nota-se que o crescimento em massa de plântula, de raiz e de folha em bananal foi mais acentuado na última coleta, que corresponde ao verão. Já as plantas estabelecidas em FN não apresentaram crescimento significativo em massa durante os doze meses de experimento (Tabela 2).

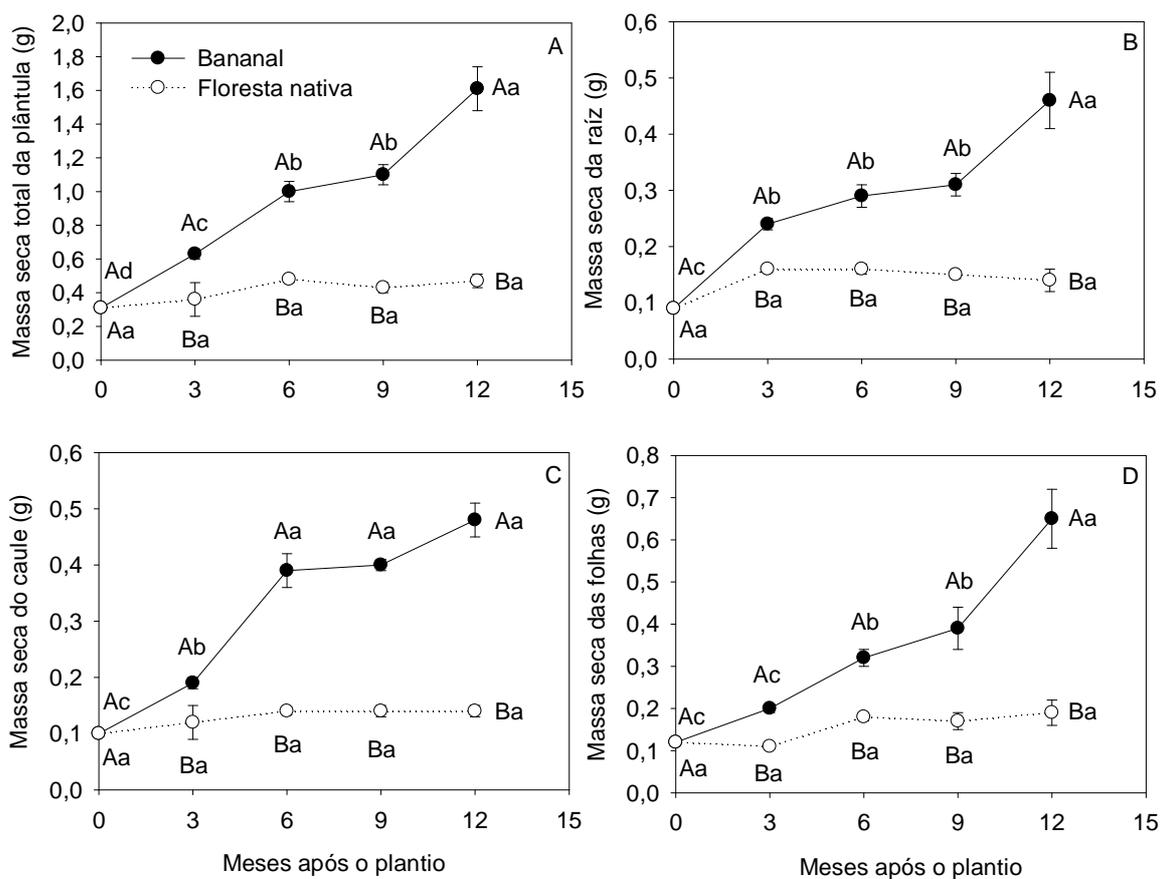


Figura 4. Massa seca de plântula (A), de raiz (B), de caule (C) e das folhas (D) de *Euterpe edulis* estabelecidas em dois ambientes diferentes no decorrer do período experimental. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre os períodos avaliados.

Da mesma forma que o crescimento em massa, o crescimento em altura, área foliar e DAC também foram significativamente maiores nas plantas crescidas em bananal em praticamente todas as coletas. O padrão de crescimento nestes parâmetros foi similar ao de crescimento em massa. No período correspondente à segunda coleta, os indivíduos recém estabelecidos no bananal apresentaram um incremento significativo

em altura e, após este período, mantiveram a mesma altura até o fim do experimento. Já os indivíduos estabelecidos em floresta nativa apresentaram aumento significativo em altura somente na terceira coleta e também mantiveram a mesma altura a partir deste período (Fig. 5A). Enquanto as plantas de FN não apresentaram incremento em área foliar durante todo o experimento, as de BA apresentaram incremento significativo em área foliar somente na última coleta (Fig. 5B). Em relação ao DAC, enquanto as plantas de FN apresentaram incremento somente aos 3 meses após o plantio, as de BA apresentaram um aumento significativo aos 3 e 6 meses após o plantio e depois mantiveram o mesmo DAC até o fim do experimento (Fig. 5C; Tabela 2).

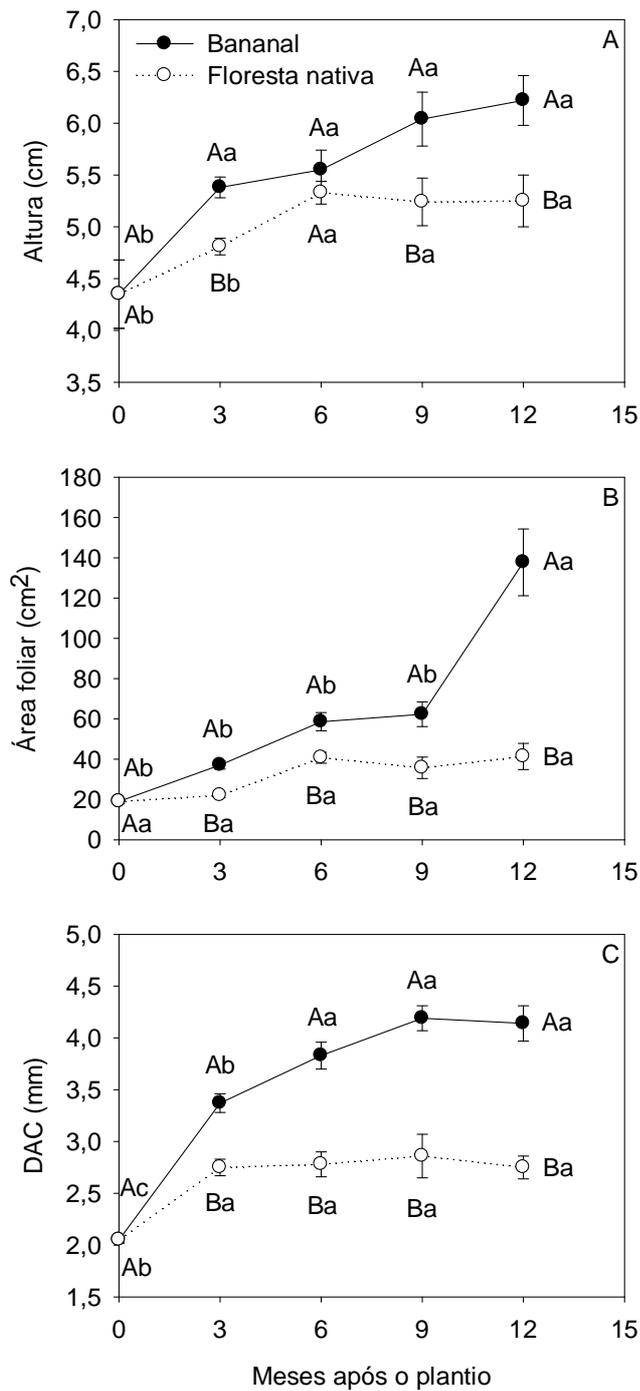


Figura 5. Crescimento em altura (A), área foliar (B) e DAC (C) de *Euterpe edulis* em dois ambientes diferentes no decorrer do período experimental. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre os períodos avaliados.

Tabela 2. Análise de variância para os efeitos do ambiente, do tempo de coleta e da interação entre ambos nos parâmetros de crescimento (ANOVA bifatorial: massa da plântula, da raiz, do caule e da folha; altura; área foliar; e DAC).

Variável	df	F	P
Massa da plântula			
Ambiente	1	191.88	<0.001
Tempo	4	45.74	<0.001
Ambiente x Tempo	4	26.55	<0.001
Massa da raiz			
Ambiente	1	110.53	<0.001
Tempo	4	23.43	<0.001
Ambiente x Tempo	4	15.47	<0.001
Massa do caule			
Ambiente	1	163.99	<0.001
Tempo	4	29.69	<0.001
Ambiente x Tempo	4	20.84	<0.001
Massa da folha			
Ambiente	1	94.35	<0.001
Tempo	4	35.16	<0.001
Ambiente x Tempo	4	18.77	<0.001
Altura			
Ambiente	1	15.02	<0.001
Tempo	4	10.48	<0.001
Ambiente x Tempo	4	1.94	0.107
Área foliar			
Ambiente	1	32.73	<0.001
Tempo	4	25.99	<0.001
Ambiente x Tempo	4	13.19	<0.001
DAC			
Ambiente	1	64.82	<0.001
Tempo	4	13.76	<0.001
Ambiente x Tempo	4	4.78	0.001

Ao final do experimento, enquanto as plantas que cresceram em BA já apresentavam três folhas vivas totalmente expandidas, as que cresceram em FN apresentavam apenas uma folha viva expandida (Fig. 6). Algumas plantas, de ambos ambientes, ainda apresentaram folhas mortas, com aspecto murcho e de coloração marrom.

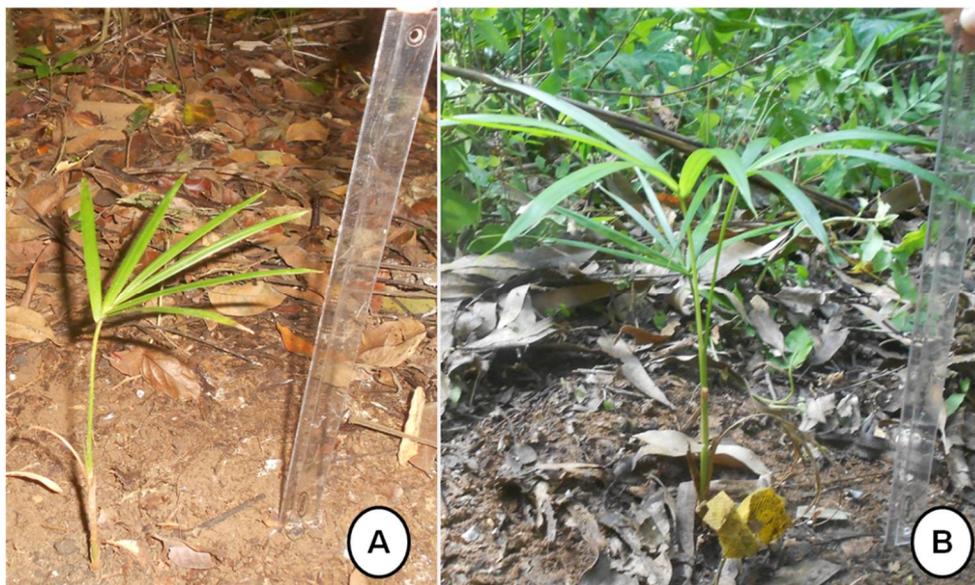


Figura 6. Aspecto da morfologia de plântulas de *Euterpe edulis* após doze meses de cultivo em (A) Floresta nativa e (B) Bananal.

Plasticidade

Aos doze meses de cultivo, o estiolamento caulinar foi significativamente maior em indivíduos crescidos em FN do que em BA. Os conteúdos de *Cl_a* e de *Cl_b* também foram significativamente maiores nas folhas de plantas crescidas naquele ambiente. A razão *Cl_a/Cl_b*, por sua vez, foi significativamente maior em plantas do bananal. Não

foram observadas diferenças estatísticas em MFA, RAF, Raiz:PA, RMC, RMF e RMR entre os dois ambientes (Tabela 3).

Tabela 3. Valores médios de parâmetros de plasticidade de plântulas de *Euterpe edulis* doze meses após o cultivo em dois ambientes diferentes. Todas as médias apresentadas estão seguidas de erro padrão. Valores de *P* inferiores ou iguais a 0,05 estão em negrito e indicam diferenças significativas entre os ambientes. (MFA = massa foliar por área; RAF = razão de área foliar; Raiz:PA = razão raiz/parte aérea; RMC = razão de massa caulinar; RMF = razão de massa foliar; RMR = razão de massa de radicular; *Cl*_a/*Cl*_b = razão clorofila *a*/clorofila *b*).

Parâmetro	Foresta Nativa	Bananal	<i>P</i>
Estiolamento	19,31 (0,97)	15,69 (0,74)	0,005
MFA (mg/cm ²)	4,15 (0,33)	4,94 (0,38)	0,102
RAF (cm ² /mg)	89,10 (18,16)	86,56 (13,32)	0,803
Raiz:PA	0,46 (0,07)	0,40 (0,03)	0,579
RMC	0,30 (0,02)	0,31 (0,01)	0,838
RMF	0,39 (0,03)	0,41 (0,01)	0,947
RMR	0,30 (0,03)	0,28 (0,02)	0,449
<i>Cl</i> _a (μg/mg)	1,59 (0,13)	1,31 (0,2)	0,015
<i>Cl</i> _b (μg/mg)	2,33 (0,2)	1,59 (0,17)	0,021
<i>Cl</i> _a / <i>Cl</i> _b	0,68 (0,06)	0,82 (0,1)	0,038

Mortalidade

Do total de 360 plantas de *E. edulis* transplantadas nos diferentes ambientes estudados 37,92 % não sobreviveram. Apesar da mortalidade de plântulas ter sido maior em floresta nativa do que em bananal, esta diferença não foi significativa (Tabela 4; Fig. 7). Entre as causas de mortalidade registradas, o desaparecimento foi o fator que determinou o maior índice de mortalidade, principalmente na primavera (100% das plantas mortas) (Fig. 8). Estas plantas foram incluídas nas causas desconhecidas de mortalidade. Algumas plântulas, principalmente as de BA, sofreram herbivoria severa. O ataque de herbívoros ocorreu com maior intensidade no outono (que corresponde ao período entre o dia do plantio e a primeira coleta após o plantio) (Tabela 4; Fig. 8).

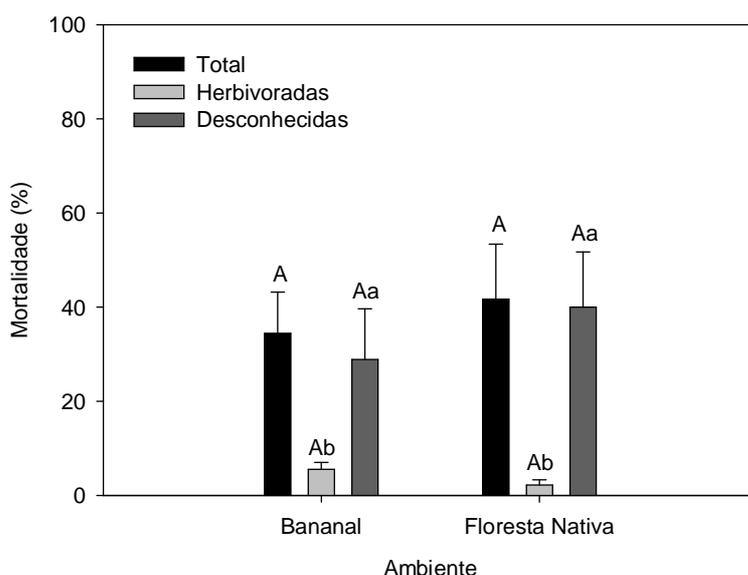


Figura 7. Porcentagem de mortalidade das plântulas de *Euterpe edulis* estabelecidas nos diferentes ambientes no decorrer do ano inteiro de experimento. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as causas de mortalidade.

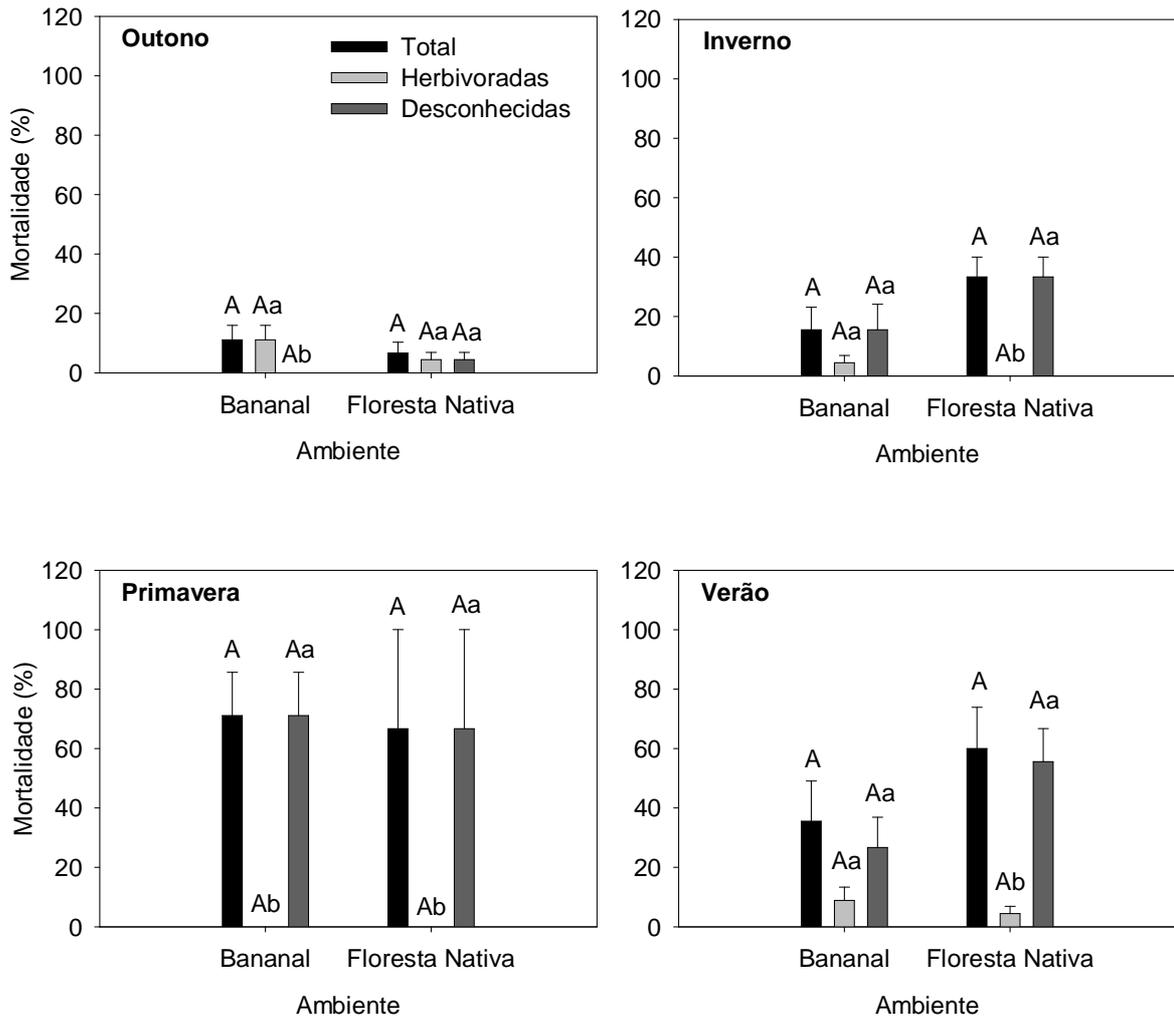


Figura 8. Porcentagem de mortalidade das plântulas de *Euterpe edulis* estabelecidas nos diferentes ambientes e computadas para cada estação. As barras verticais se referem ao erro padrão. As letras maiúsculas indicam diferenças significativas entre os ambientes e as letras minúsculas indicam diferenças significativas entre as causas de mortalidade.

Tabela 4. Análise de variância bifatorial para os efeitos do ambiente, da causa de mortalidade e da interação entre ambos na mortalidade de plântulas no ano inteiro e nas quatro estações avaliadas.

Variável	df	F	P
Inverno			
Ambiente	1	0.33	0.574
Causa	2	1.08	0.369
Ambiente x Causa	2	0.58	0.573
Primavera			
Ambiente	1	1.16	0.302
Causa	2	3.84	0.048
Ambiente x Causa	2	0.56	0.583
Verão			
Ambiente	1	0.07	0.800
Causa	2	7.41	0.008
Ambiente x Causa	2	0.02	0.983
Outono			
Ambiente	1	3.61	0.082
Causa	2	7.88	0.007
Ambiente x Causa	2	1.22	0.313
Ano inteiro			
Ambiente	1	0.84	0.379
Causa	2	7.13	0.009
Ambiente x Causa	2	0.58	0.575

Discussão

Enquanto as plantas crescidas em bananal apresentavam três folhas verdes expandidas, as plantas estabelecidas em seu ambiente natural continham apenas uma folha viva aos 17 meses de idade. Além disso, ao final deste experimento, as plantas crescidas no bananal apresentaram massa seca e área foliar totais 3,5 vezes maiores do que as plantas crescidas em floresta nativa. O aumento consistente e significativo dos parâmetros de crescimento em resposta ao cultivo nas condições do bananal nos leva aceitar como verdadeira a primeira hipótese deste trabalho.

O fato do crescimento das plantas de *E. edulis* ter respondido fortemente ao aumento na disponibilidade de radiação fotossinteticamente ativa reflete o fato de que os níveis de luz na floresta nativa ainda se encontram bem abaixo do nível de saturação luminosa da produção fotossintética da espécie. Desta forma, o crescimento da mesma foi grandemente beneficiado pelo aumento da irradiância a que foi submetida no bananal. Em experimentos a campo, alguns autores também observaram uma resposta positiva no crescimento de plântulas e de plantas jovens de *E. edulis* sob ambientes moderadamente sombreados (Bovi *et al.* 1992; Schaefer 1999; Santos 2009; Favreto *et al.* 2010). Em *Syagrus coronata*, Carvalho *et al.* (2006) observaram maior número de folhas e massa seca total em plantas crescidas sob 30 % de irradiância quando comparadas com plantas crescidas sob irradiância plena. Tsukamoto Filho *et al.* (2001) compararam o crescimento inicial de *E. edulis* sob o dossel de uma plantação do pinheiro hondurenho (*Pinus caribaea*), de eucalipto (*Eucalyptus citriodora*), de uma mata secundária semidecídua e em monocultura (plantio em campo aberto). O melhor desempenho de crescimento foi obtido na primeira condição, onde a irradiância correspondeu a 15 % daquela disponível em campo aberto, seguido do plantio sob eucalipto (irradiância inicialmente de 30, aumentando para 70 % da irradiância plena no

decorrer do experimento). Os autores relataram grande mortalidade quando o crescimento se deu sob mata secundária (~80 % da irradiância) e sob sol pleno. Já Lavinsky (2009) indica que o plantio de mudas de *E. edulis* em ‘cabruças’ (sistema agroflorestal onde o cacau é plantado sob o dossel da floresta) é indicado, desde que haja um raleamento (abertura de clareiras) para maior penetração de luz neste ambiente. Os resultados do presente trabalho e de outros já realizados evidenciam que o crescimento da espécie é promovido quando a mesma dispõe de um dossel florestal mais aberto, seja pela abertura de clareiras na própria floresta ou pela sua introdução em sistemas agroflorestais, de maior abertura de dossel do que a floresta nativa. Por outro lado, uma exposição excessiva à luz compromete severamente a sobrevivência e o crescimento da espécie, devido aos danos causados ao aparelho fotossintético pela quantidade excedente de fótons de luz absorvidos (Kitao *et al.* 2000).

Segundo Nakazono *et al.* (2001), esta espécie pode apresentar um aumento no crescimento em ambientes com até cerca de 20% da radiação fotossinteticamente ativa, sendo este crescimento limitado em uma faixa de luz entre 20 e 70 % e declínio de crescimento com menor sobrevivência sob radiação direta. Outros autores afirmam que o melhor desenvolvimento desta espécie pode se dar em até 50% de irradiância plena (Carneiro & Castellano 1973; Nodari *et al.* 1999). Nossos resultados indicam resposta positiva do crescimento a até pelo menos 30 % da irradiância. Estas diferenças em resposta à disponibilidade de luz podem, em parte, ser explicadas pelo fato de *E. edulis* ser uma espécie cuja regeneração natural se dá em um ambiente sombreado, porém com substancial heterogeneidade devido à presença de ‘sunflecks’ (flashes de luz) e a clareiras de diferentes tamanhos. Assim, esta palmeira apresenta um aparato fotossintético adaptado para este tipo de ambiente, com certa flexibilidade metabólica. Lavinsky (2009) enfatizou o fato de que esta espécie mantém um balanço positivo de

carbono no sub-bosque das florestas, devido à existência e aproveitamento de ‘sunflecks’ neste ambiente, sendo a dependência destes diminuída à medida que as plantas se expõem a clareiras.

Embora as diferentes respostas de crescimento observadas neste estudo possam estar fortemente associadas às diferenças de luminosidade entre os dois ambientes, também deve ser considerada a possibilidade de que o desempenho de acúmulo de massa 3,5 vezes maior das plantas sob bananal do que das plantas sob floresta nativa esteja parcialmente associado ao histórico anterior das mudas. Estas foram obtidas através do prévio cultivo em gaiolas, com ~30 % de irradiância, o mesmo nível de irradiância que ocorre na área de bananal estudada. Assim, as mudas transplantadas de um nível de irradiância maior (gaiolas com sombrite) para um menor (floresta nativa) podem ter apresentado um crescimento mais lento do que poderiam, caso tivessem sido pré-cultivadas em um ambiente com maior sombreamento, devido à possibilidade de um prévio ajuste fisiológico. No entanto, Lavinsky (2009) observou que plantas jovens de *E. edulis* transplantadas de um sub-bosque de floresta nativa para uma área de sub-bosque e uma de clareira em ‘cabruças’ apresentaram crescimento limitado em ambas as áreas, a primeira, devido ao alto sombreamento e a segunda devido à alta irradiância.

As plantas de *E. edulis* tiveram um crescimento muito limitado em floresta nativa, principalmente após seis meses de permanência na mesma. Os parâmetros de crescimento avaliados ou mantiveram-se constantes ou tiveram pequeníssimo acréscimo na segunda metade do ano de crescimento, indicando um balanço de carbono de zero a levemente positivo. No entanto, estas mínimas ou nulas taxas de crescimento permitiram a manutenção destas plantas no sub-bosque, indicando que a mesma é capaz de efetuar ajustes morfológicos e fisiológicos a este ambiente após o transplante ou após sua regeneração natural no sub-bosque da floresta. As plantas estabelecidas em floresta

nativa apresentaram um investimento maior em altura do que em espessura do caule (maior estiolamento do caule) quando comparadas com as plantas crescidas no ambiente com maior disponibilidade de luz (bananal). Tsukamoto Filho *et al.* (2001) e Favreto *et al.* (2010) também observaram que plântulas do palmitero tendem a investir mais em altura do que em espessamento caulinar em resposta a uma menor abertura de dossel. Segundo Valladares & Niinemets (2008), plantas adaptadas a ambientes intermediários (ou moderadamente sombreados) são as mais plásticas em características relacionadas à síndrome de escape da sombra, como o estiolamento. Uma maior priorização do alongamento caulinar em resposta a irradiâncias muito baixas pode ser de particular importância em espécies de crescimento monopodial como as palmeiras, as quais, devido à impossibilidade de ramificação, não têm como explorar a heterogeneidade luminosa horizontal do sub-bosque florestal.

Além do grau de estiolamento caulinar, as folhas das plantas crescidas em floresta nativa apresentaram maiores teores de clorofila *a* e *b* (por unidade de massa), e menor razão clorofila *a*/clorofila *b* do que as de bananal. Estes dados também foram observados por Santos (2009) em plantas de palmitero crescidas em ambiente com menor disponibilidade de luz e por Nakazono *et al.* (2001) em plantas submetidas a tratamentos de sombra. As clorofilas estão intimamente ligadas à eficiência fotossintética de plantas, ao crescimento e à adaptabilidade a ambientes diversos (Angel & Poggiani 1991). O maior acúmulo de clorofilas por unidade de massa em ambientes mais sombreados é uma resposta comumente observada em diversos estudos e representa um mecanismo compensatório das plantas à menor quantidade de luz disponível (Givnish 1988; Souza & Valio 2003; Almeida *et al.* 2004; Almeida *et al.* 2005; Valladares & Niinemets 2008). O aumento na quantidade de clorofila *b* em relação à clorofila *a* na floresta nativa também é uma resposta típica ao aumento no grau

de sombreamento (Lichtenthaler 1987; Givnish 1988; Lee *et al.* 2000; Souza & Valio 2003; Valladares & Niinemets 2008) e deve-se ao papel importante que as clorofilas *b* desempenham nas antenas de captação de luz do aparato fotossintético (Anderson *et al.* 1988; White & Critchley 1999).

Apesar de não ter havido diferença significativa entre os ambientes, a massa foliar por área (MFA) indicou uma tendência estatística ($P = 0,102$) a um maior valor nas plantas crescidas sob bananal do que nas crescidas em floresta nativa. Nakazono *et al.* (2001) e Lavinsky (2009) também observaram um aumento em MFA de plântulas de *E. edulis* com o aumento no nível de irradiância. A MFA é um parâmetro estrutural da folha que informa sobre sua espessura e/ou densidade, apresentando grande variabilidade inter e intra-específica e mesmo dentro de um mesmo indivíduo. Este atributo foliar responde a variações da disponibilidade de luz, água e nutrientes (Witkowski & Lamont 1991). Com relação às respostas à luz, Kamaluddin & Grace (1992) consideram que o aumento em MFA após exposição a elevadas irradiâncias representa uma estratégia para promover o aumento do auto-sombreamento dos cloroplastos, por meio do acúmulo de amido, açúcares e solutos inorgânicos no maquinário fotossintético.

Em contraste com os ajustes observados em nível caulinar (grau de estiolamento) e foliar (clorofilas e MFA), a alocação de massa entre as diferentes frações das plantas (raiz, caule e folha) não demonstrou a mesma capacidade plástica em resposta à luz em *E. edulis*, nos levando a aceitar apenas parcialmente a segunda hipótese deste trabalho. Nossos resultados de alocação de massa contrastam com os relatados por Nazakono *et al.* (2001) e Illenseer & Paulilo (2002), que observaram, em estudo de sombreamento artificial uma significativa diminuição na razão raiz:parte aérea e aumento na razão de área foliar em resposta a uma menor disponibilidade de luz.

Este tipo de resposta resulta, em nível de planta, numa priorização das estruturas capazes de maximizar a captura de luz (caules e folhas) e tem sido relatada para diversas espécies arbóreas (Givnish 1988; Pearcy & Sims 1994; Walters & Reich 1999; Valladares & Niinemets 2008). Um aspecto a ser considerado na discrepância entre os resultados deste trabalho e os de Nakazono *et al.* (2001) e Illenseer & Paulilo (2002) é o tipo de sombreamento imposto sobre as plantas, uma vez que o sombreamento natural (como o utilizado em nosso estudo) vem também acompanhado de mudanças na qualidade de luz, enquanto que o artificial (utilizado por estes autores) tipicamente altera apenas a quantidade.

A alta mortalidade de plantas da classe I, representada pelas plântulas (Conte *et al.* 2000), representa um fator limitante para a regeneração do palmitreiro. Em floresta nativa, muitas plantas não sobreviveram ao transplante e foram encontradas mortas por necrose já na primeira avaliação. As causas da mortalidade por desaparecimento em floresta nativa (mais pronunciada do que a mortalidade por herbivoria) nas avaliações subsequentes podem ser atribuídas principalmente ao crescimento lento no interior da floresta, o que torna a planta mais suscetível a danos mecânicos por animais e quedas de galhos ou outras estruturas das árvores. Ribeiro *et al.* (2001) atribuíram a maior mortalidade de plantas de *E. edulis* em sub-bosque do que em clareiras devido à queda expressiva de folhas e acúmulo de serrapilheira. No bananal, as diferenças entre as duas causas de mortalidade (desconhecida *vs.* herbivoria) não foram tão acentuadas e consistentes, havendo uma maior contribuição da herbivoria no outono e do desaparecimento na primavera. O desaparecimento de plantas no bananal pode ter ocorrido devido à prática de manejo nas plantações da área de estudo.

Os valores de mortalidade em bananal encontrados neste estudo são relativamente baixos (cerca de 35 %) e estão próximos aos encontrados por Favreto *et*

al. (2010), mesmo o plantio e as avaliações tendo sido feitos em estágios distintos de desenvolvimento da espécie. Além disso, esta mortalidade não diferiu da encontrada em floresta nativa em todas as épocas do ano. Isto indica que a mortalidade de plantas de *E. edulis* independe do estágio da planta e do ambiente em que ela foi introduzida. Desta forma, rejeitamos a terceira e última hipótese levantada neste estudo.

Os dados encontrados neste trabalho para plântulas de *E. edulis* em relação à variação na irradiância nos dois ambientes indicam que plantas de *E. edulis* apresentam comportamento similar àquele encontrado para a maioria das espécies de florestas tropicais, ou seja, limitação do crescimento em floresta nativa, mas com capacidade para manter nestas condições taxa de crescimento ligeiramente positiva, em virtude de ajustes morfológicos e fisiológicos das plantas, como os relatados neste estudo. Apesar de certo grau de mortalidade, a introdução e o cultivo desta espécie em bananais são indicados, devido à sua capacidade de aclimação às maiores irradiâncias e ao conseqüente maior crescimento da espécie dentro do espectro de luz oferecido pelos bananais, o que oferece uma alternativa economicamente viável para pequenos agricultores.

Referências

- Almeida LP, Alvarenga AA, Castro EM, Zanela SM, Vieira CV. 2004. Crescimento inicial de plantas de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. submetidas à níveis de radiação solar. *Ciência Rural* 34: 83-88.
- Almeida SMZ, Soares AM, Castro EM, Vieira CV, Gajego EB. 2005. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. *Ciência Rural* 35: 62-68.
- Anderson JM, Chow WS, Goodchild DJ. 1988. Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 11-26.
- Angel VL, Poggiani F. 1991. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 3: 39-45.
- Alados I, Foyo-Moreno I, Alados-Arboledas L. 1996. Photosynthetically active radiation: measurements and modeling. *Agricultural and Forest Meteorology* 78: 121-131.
- Bloor JMG. 2003. Light responses of shade-tolerant tropical tree species in northeast Queensland: a comparison of forest and shadehouse grown seedlings. *Journal of Tropical Ecology* 19: 163-170.
- Bovi MLA, Godoy JR, Sáes LA. 1987. Pesquisas com os gêneros *Euterpe* e *Bactris* no Instituto Agronômico de Campinas. *O Agrônomo* 39: 129-174.
- Bovi MLA et al. 1992. Eficiência de métodos de sementeira de palmitero: efeitos na emergência, sobrevivência e vigor das plantas. *Revista do Instituto Florestal* 4: 573-582.
- Brasil. 2008. Instrução Normativa Nº 6. Lista Oficial das Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção. *Diário Oficial da União* 185: 75-83.

- Carneiro JGA, Castellano AC. 1973. Sombreamento em canteiros de mudas de *Euterpe edulis* (Palmiteiro). Boletim DPV, Curitiba, Secretaria de Agricultura do Paraná. 8p.
- Carvalho PER. 1996. Influência da intensidade luminosa e do substrato no crescimento, no conteúdo de clorofila e na fotossíntese de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. Subsp. Canjerana, *Callophyllum brasiliensi* Amb. e *Centrolobium robustum* (Vell.) Mart. Ex Benth. Tese de doutorado, Universidade Federal do Paraná. 151p.
- Carvalho NOS, Pelacani CR, Rodrigues MOS, Crepaldi IC. 2006. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) (Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. Revista Árvore 30: 351-357.
- Conte R, Reis A, Mantovani A. 2000. Dinâmica da regeneração natural de *Euterpe edulis* Mart. (Palmae) na Floresta Ombrófila Densa da Encosta Atlântica. In: *Euterpe edulis Martius (palmiteiro): biologia, conservação e manejo*. Reis MS, Reis A. (eds.). Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- De Marco PJR, Coelho FM. 2003. Services performed by the ecosystem: forest remnants influence agricultural cultures, pollination and production. Biodiversity and Conservation 13: 1245-1255.
- Favreto R. 2010. Aspectos etnoecológicos e ecofisiológicos de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 143p.
- Favreto R, Mello RSP, Baptista LRM. 2010. Growth of *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) under Forest and agroforestry in southern Brazil. Agroforestry Systems 80: 303-313.
- Fetene M, Feleke Y. 2001. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry tropical afro-montane forest. Journal of tropical ecology 17: 269-283.
- Givnish TJ. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. Australian Journal of Plant Physiology 15: 63-92.

- Illenseer R, Paulilo MTS. 2002. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. *Acta Botânica Brasílica* 16: 385-394.
- Kalamudin M, Grace J. 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. *Annals of Botany* 69: 47-52.
- Kitajima K, Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner M. (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, CABI Publishing. p.331-359.
- Kitao M et al. 2000. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiologia Plantarum* 109: 284-290.
- Knudson LL, Tibbitts TW, Edwards GE. 1977. Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiology* 60: 606-608.
- Lavinsky AO. 2009. Características fotossintéticas e crescimento inicial de mudas de *Euterpe edulis* em ambientes de 'Cabruca'. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz. 74p.
- Lee DW et al. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asia *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87: 447-455.
- Lichtenthaler HK. 1987. Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148: 350-382.
- Loik ME, Holl KD. 2001. Photosynthetic responses of three seedlings in grass and under shrubs in early-successional tropical old fields, Costa Rica. *Oecologia* 127: 40-50.

- Martins SV, Lima DG. 1999. Culturas de palmeiras I: Palmeiras (*Euterpe edulis* Mart.). Viçosa, Cadernos didáticos.
- Nakazono EM, Costa MC, Futatsugi K, Paulilo MTS. 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. Revista Brasileira de Botânica 24: 173-179.
- Nodari RO et al. 1999. Crescimento de mudas de palmitheiro (*Euterpe edulis* Mart.) em diferentes condições de sombreamento e densidade. Revista Árvore 23: 285-292.
- Pearcy RW, Sims DA. 1994. Photosynthetic acclimation to changing light environments. In: Caldwell MM, Pearcy RW (eds.) Exploitation of environmental heterogeneity by plants – ecophysiological processes above and belowground. New York, Academic Press. p.145-174.
- Popma J, Bongers F. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican Tropical Rainforest tree species to a change in light availability. Journal of Tropical Ecology 7: 85-97.
- Reis MS, Fantini AC, Nodari RO, Reis A, Guerra MP, Mantovani A. 2000. Management and conservation of natural populations in Atlantic rainforest: the case study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). Biotropica 32: 894-902.
- Ribeiro TM, Martins SV, Lana VM, Silva KA. 2001. Sobrevivência e crescimento inicial de plântulas de *Euterpe edulis* Mart. transplantadas para clareiras e subbosque em uma Floresta Estacional Semidecidual, em Viçosa, MG. Revista Árvore 35: 1219-1226.
- Sanchez M, Pedroni F, Leitão-Filho HF. 1999. Composição florística de um trecho de floresta ripária na Mata Atlântica em Picinguaba, Ubatuba, SP. Revista Brasileira de Botânica 22: 31-42.

- Santos MLS. 2009. Estabelecimento e crescimento de mudas de *Euterpe edulis* em três ambientes florestais. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz. 76p.
- Schaffer SM. 1999. Estudo da regeneração e transplante de mudas de palmitheiro (*Euterpe edulis* Martius) em diferentes condições de perturbação e luminosidade da Floresta Atlântica. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. 75p.
- Schorn LA, Galvão F. 2006. Dinâmica do estrato arbóreo em três estádios sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa em Blumenau, SC. Revista Cerne 15: 221-235.
- Souza RP, Válio IFM. 2003. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. Revista Brasileira de Botânica 26: 35-47.
- Tsukamoto-Filho AA, Macedo RLG, Venturini N, Morais AR. 2001. Aspectos fisiológicos e silviculturais do palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius) plantado em diferentes tipos de consórcios no município de Lavras, MG. Revista Cerne 7: 41-53.
- Valladares F, Dobarro I, Sánchez-Gómez D, Percy RW. 2005. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. Journal of Experimental Botany 56: 483-494.
- Valladares F, Niinemets U. 2008. Shade tolerance, a key plant trait of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Systematics and Evolution 39: 237-257.
- Vivan JL. 2002. Bananicultura em sistemas agroflorestais no litoral norte do RS. Agroecologia e Desenvolvimento Rural Sustentável 3: 17-26.
- Walters MB, Reich PB. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? New Phytologist 143: 143-154.

- White AJ, Critchley C. 1999. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research* 59: 63-72.
- Wintermans JFGM, DeMois A. 1965. Spectrofotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol. *Biochimica et Biophysica Acta* 109: 448-453.
- Witkowski ETF, Lamont BB. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88: 486-493.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dentro do ciclo de vida das plantas com sementes, o recrutamento de plântulas a partir da germinação de sementes e o desenvolvimento e sobrevivência dessas plântulas são eventos cruciais para o crescimento e/ou manutenção das populações. A estratégia de regeneração de uma espécie é definida como sendo os fatores morfofisiológicos e abióticos (reserva da semente, morfologia funcional do cotilédone, aclimação à luz, sobrevivência à sombra, etc.) que influenciam o desenvolvimento da plântula (Garwood, 1996; Melo *et al.*, 2004). *Euterpe edulis* é uma espécie climácica cuja regeneração natural se dá no interior da floresta tropical densa (Klein, 1980; Schorn & Galvão, 2006). Apresenta características típicas de espécies tolerantes à sombra, como o desenvolvimento de sementes grandes com cotilédone de reserva, baixa plasticidade fenotípica e crescimento lento das plântulas (Castro & Hillhorst, 2004). A regeneração desta espécie em diferentes condições ambientais pode desencadear ajustes morfofisiológicos a fim de manter seu crescimento e sobrevivência.

Nesse sentido, os resultados deste trabalho mostram que o ambiente da planta mãe pode afetar a regeneração da espécie através do aumento na concentração de inibidores químicos de germinação em sementes, os compostos fenólicos. Esta inibição, ou atraso na germinação, foi encontrada em sementes desenvolvidas sob um ambiente manejado que apresenta maior disponibilidade de luz que o ambiente onde a espécie ocorre naturalmente. Porém, podem ocorrer variações no teor de compostos fenólicos entre sementes de diferentes plantas-mãe e entre sementes do mesmo cacho que apresentem diferentes exposições ao sol. Dessa forma, espera-se que haja também variações nos níveis de inibidores químicos nestas sementes (Gutterman, 2000; Awad *et al.*, 2001). Este resultado indica que o manejo desta espécie em sistemas agroflorestais, cuja incidência solar seja maior que a do interior da floresta, pode incluir a utilização de

reguladores de crescimento nas sementes produzidas nestes ambientes, a fim de acelerar a germinação e, com isso, aumentar a probabilidade de sobrevivência das plântulas.

Outra característica que garante a sobrevivência desta espécie é a formação de um criptocotilédone de reserva durante o estabelecimento inicial da plântula. Durante o processo germinativo, parte dos polissacarídeos de reserva do endosperma é mobilizada para as atividades metabólicas das sementes e parte é quebrada em moléculas menores que são transferidas para o haustório cotiledonar. O haustório, por sua vez, transfere parte dos açúcares para a formação da plântula, e parte para o acúmulo e formação de polissacarídeos. Quando as reservas do endosperma estão quase esgotadas a plântula já apresenta uma folha totalmente expandida, que pode contribuir com a aquisição de carbono, e então as reservas do haustório começam a ser utilizadas. Este padrão de mobilização de reservas da espécie evidencia uma estratégia adaptativa de sobrevivência da mesma sob condições de baixa luminosidade (Ibarra-Manriquez *et al.*, 2001).

Após o esgotamento das reservas das sementes, as condições ambientais onde a plântula se estabelece tomam o controle da continuidade do processo de crescimento. Mudanças de *E. edulis* apresentam melhor desempenho em termos de crescimento em bananal do que em floresta nativa, devido, principalmente, ao espectro de irradiância encontrado no primeiro ambiente. No entanto, para que este espectro de luz seja mantido, é necessário que haja um manejo no bananal, com a remoção do excesso de folhas e conseqüente abertura de dossel. A regeneração natural desta espécie se dá através da formação de banco de plântulas no interior da floresta, as quais permanecem com desenvolvimento lento até que ocorram mudanças significativas na disponibilidade de luz, como as clareiras (Melo *et al.*, 2004). As plântulas que recebem a luz originada pelas clareiras apresentam maior crescimento e maior capacidade competitiva, enquanto

que aquelas que não interceptam a luz apresentam maior mortalidade (Chazdon 1992). *Euterpe edulis* é uma espécie considerada tolerante à sombra, porém seu crescimento é limitado quando em alto sombreamento, sendo favorecida somente quando do aparecimento feixes de luz. Assim, ambientes que apresentem características semelhantes a clareiras (com sombreamento moderado), como os bananais e outros tipos de consórcios, propiciam um aumento no potencial de cultivo desta espécie em sistemas agroflorestais.

Em ecossistemas florestais tropicais, diversos fatores afetam o estabelecimento, desenvolvimento e a sobrevivência de plântulas. Dentre estes fatores estão a produção de sementes, a disponibilidade de água e de luz, e a temperatura, que variam entre comunidades de um mesmo ecossistema (Turchetto *et al.*, 2015). Dessa forma, a importância relativa desses fatores evidencia diferenças significativas nos padrões de perturbações naturais a que cada ambiente está submetido (Mello *et al.*, 2004). Apesar das sementes produzidas em bananal terem apresentado menor qualidade devido ao alto teor de fenólicos no tegumento das mesmas afetando seu potencial germinativo, o estabelecimento de mudas introduzidas neste ambiente é altamente favorecido pelo seu espectro de irradiância.

Referências

- Awad, M.A.; Jager, A.; Westing, L.M. (2001) Flavonoid and chlorogenic acid levels in Apple fruit: Characterisation of variation. *Scientia Horticulturae* 83: 249-263.
- Castro, R.D.; Hilhorst, H.W.M. (2004) Embebição e reativação do metabolismo. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (eds.) Germinação: do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre. p.149-162.
- Chazdon, R.L. (1992) Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92: 586-595.
- Garwood, N.C. (1996) Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine, M.D. (ed.) The ecology of tropical Forest tree seedlings Unesco, Paris. p.59-129.
- Gutterman, Y. (2000) Maternal effects on seeds during development. In: Fenner, M. (ed.) Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CABI publishing, Wallingford. p.59-84.
- Ibarra-Manríquez, G.; Ramos, M.M.; Oyama, K. (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* **88**: 1801-1812.
- Klein, R.M. (1980) Ecologia da flora e da vegetação do Vale do Itajaí. *Sellowia* 31-31: 9-389.
- Melo, F.P.L.; Aguiar Neto, A.V.; Simabukuro, E.A.; Tabarelli, M. (2004) Recrutamento e estabelecimento de plântulas. In: Ferreira, A.G.; Borghetti, F. (eds.) Germinação: do básico ao aplicado. Artmed, Porto Alegre. p.238-250.
- Schorn, L.A.; Galvão, F. (2006) Dinâmica do estrato arbóreo em três estádios sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa em Blumenau, SC. *Revista Cerne* **15**: 221-235.

Turchetto, F.; Tabaldi, L.A.; Rorato, D.G.; Gomes, D.R. (2015) Aspectos ecofisiológicos limitantes da regeneração natural. *Ecologia e Nutrição Florestal* **3**: 18-30.