

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

TESE DE DOUTORADO

IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS DA DORMÊNCIA DE SEMENTES EM
Butia odorata (ARECACEAE)

Gilson Schlindwein

Porto Alegre, julho de 2012

IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS DA DORMÊNCIA DE SEMENTES EM

Butia odorata (ARECACEAE)

Gilson Schlindwein

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Lúcia Rebello Dillenburg

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Luís Mauro Gonçalves Rosa (UFRGS)

Prof. Dr. João Ito Bergonci (UFRGS)

Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira (UNICAMP)

Porto Alegre, julho de 2012

Dedico esta tese a minha esposa, Carolina Casco Duarte
Schlindwein, por todo amor, confiança, paciência e
contribuições durante o desenvolvimento desta.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Lúcia Rebello Dillenburg, pela oportunidade de mais esta jornada de aprendizado, pela sua disponibilidade, confiança e amizade conquistada. Por possibilitar meu crescimento como profissional e pelo exemplo de vida, demonstrando quanto é possível dedicar-se ao fascinante mundo da ciência sem deixar de desfrutar da convivência da família e de aprender com os filhos. Muito obrigado!

À minha mãe Maria Consuelo, por toda sua dedicação, amor e apoio em todos os momentos da minha vida.

Às minhas filhas Giulia e Nicole, pela imensurável inspiração de vida e por me manter sempre motivado a superar obstáculos.

Às minhas irmãs Silvana e Simone, por estarem sempre torcendo por mim e pelo carinho em todas as horas.

Ao meu mano Gilberto, por todo seu incentivo, principalmente em momentos decisivos da minha vida.

Ao meu grande amigo e colega da Fepagro, Adilson Tonietto, pela parceria nas inúmeras jornadas nesta busca implacável em desvendar os mistérios dos butiazais. Da mesma forma, ao ex-colega, mas sempre parceiro Augusto Cruz de Azambuja.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Tecnologia de Sementes da Fepagro, João Rodolfo Guimarães Nunes, Alex Nunes, Maria Gertrudes Pacheco do Amaral, Juarez Fernandez de Souza, Maria do Céu Martins Leão, em especial a Maria Rita Martins Leão por ter confeccionado o material de campo (saquinhos de filó), sem ela “teria me caído os butiá do bolso”. Também agradeço a todos estagiários que passaram por este laboratório e que de alguma forma também contribuíram com este trabalho.

Ao colega da Fepagro de Maquiné e amigo Rodrigo Favreto, pela troca de idéias e pelo exemplo de dedicação a esta instituição, principalmente aos temas relacionados ao manejo das nossas palmeiras.

Agradeço aos colegas da Fepagro, principalmente aqueles que sempre encararam com bom humor os momentos difíceis passados nesta instituição, em especial os colegas do Laboratório de Solos, Bruno Lisboa e Luciano Kaiser. Aos colegas e colaboradores do Centro de Meteorologia e Agrometeorologia pela disponibilização de dados para elaboração desta tese. Ao colega Pedro Kercher do setor de informática, pelo suporte técnico em momentos cruciais.

Aos professores desta Universidade e colegas da BIO, com os quais desde a graduação tive o privilégio de compartilhar momentos felizes e inesquecíveis da minha vida e que, sobretudo enriqueceram meus conhecimentos e iluminaram meus passos durante todo este percurso.

Agradecer especialmente ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia por mais esta oportunidade.

Ao CNPq e outros órgãos de fomento a pesquisa pelo apoio financeiro.

RESUMO

Butia odorata (butiazeiro) é uma palmeira que ocorre em regiões subtropicais da América do Sul, onde constitui formações savânicas em áreas associadas com o manejo pecuário. Após a dispersão, suas sementes apresentam dormência, que pode ser superada por tratamentos de calor úmido. Esta tese visou avaliar como esta dormência responde a variáveis térmicas e de umidade do ambiente e de que forma ela influencia o sucesso de recrutamento de suas plântulas. Para isto foram feitos três estudos: no primeiro, os efeitos de diferentes tratamentos de temperatura, secagem e armazenamento dos diásporos sobre o sucesso germinativo da espécie foram avaliados em laboratório; no segundo, foram investigados os efeitos sazonais e de micro-habitat (área aberta e mancha florestal) sobre a emergência de plântulas a partir de diásporos semeados no campo, relacionando as respostas às variáveis ambientais, à dormência e à viabilidade das sementes; no terceiro, foram igualmente avaliados os efeitos sazonal e de micro-habitat, porém sobre o recrutamento de plântulas, através da semeadura em duas épocas distintas do ano (antes e após o verão), de diásporos previamente tratados para superação da dormência. Os resultados destes estudos mostraram que períodos de pré-aquecimento úmido (40°C) após secagem dos diásporos atuam no alívio da dormência das sementes de *B. odorata*. Estes fatores também foram relacionados com a liberação da dormência das sementes em condições de campo, agindo de forma cíclica sobre este processo ao longo do ano. Esta estratégia concentrou a emergência de plântulas após o verão, quando as condições térmicas e hídricas foram mais favoráveis. Esta resposta foi potencializada pela presença de manchas florestais, que prolongaram a viabilidade das sementes e aumentaram o recrutamento de plântulas.

Palavras chave: butiazeiro, dormência de sementes, recrutamento de plântulas, palmeira, pré-aquecimento

ABSTRACT

Butia odorata (pindo palm) is a palm tree that occurs in the subtropical regions of South America, where it composes a savanna-like vegetation in areas associated with livestock. After dispersal, seeds exhibit dormancy, which can be overcome by moist heat treatments. This thesis aimed to evaluate how such dormancy responds to thermal and moisture variables of the environment and how it influences the success of seedlings recruitment. To accomplish this, three studies were conducted: in the first, the effects of different temperature, drying and storage treatments imposed to the diaspores on the germination success of the species were evaluated in the laboratory; in the second, we investigated the effects the seasonal and microhabitat (open area vs. forest patch) on seedling emergence from diaspores sown in the field, and related the responses to environmental variables, dormancy and seed viability; in the third, the seasonal and microhabitat effects were also evaluated, but now on seedling recruitment, by doing the sowing at two different times of the year (before and after the summer) of seeds which had been previously treated for overcoming dormancy. The results of these studies showed that periods of wet preheating (40 °C) after seed drying act on relieving seed dormancy of *B. odorata*. These factors were also related to the release of seed dormancy under field conditions, acting in a cyclical way along the year. This strategy concentrated seedling emergence after the summer, when temperature and water conditions were more favorable. This response was enhanced by the presence of forest patches, which extended seed viability and increased seedling recruitment.

Keywords: Pindo palm, seed dormancy, seedling recruitment, palm tree, pre-heating

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
ARTIGO 1 - Seed-drying and moist-warm stratification alleviates seed dormancy of the palm tree <i>Butia odorata</i>	19
Summary	21
Introduction	22
Material and Methods	24
Results	26
Discussion	34
Acknowledgements	39
References	39
ARTIGO 2 – Ciclos de dormência controlam o recrutamento de plântulas de <i>Butia odorata</i> , uma palmeira dominante em formações savânicas do sul do Brasil	44
Resumo	46
Introdução	47
Material e métodos	50
Área de estudo	50
Coleta dos diásporos	51
Delineamento experimental.....	53
Parâmetros meteorológicos.....	54
Condições do solo e luminosidade.....	54
Germinação e emergência.....	55

Teor de umidade das sementes.....	56
Viabilidade das sementes.....	56
Resposta ao pré-aquecimento em sementes recuperadas no solo.....	56
Análise estatística.....	57
Resultados	58
Variações meteorológicas e mudanças nas condições de umidade no solo e	
Sementes	58
Viabilidade das sementes.....	60
Variação sazonal na resposta a regimes de pré-aquecimento.....	60
Germinação e emergência de plântulas em condições de campo.....	63
Discussão	66
Agradecimentos	74
Referências	74
ARTIGO 3 - Efeito da época de semeadura e de micro-habitats sobre o recrutamento de	
plântulas da palmeira <i>Butia odorata</i>	81
Resumo	83
Introdução	84
Material e métodos	88
Área de estudo	88
Coleta dos diásporos	90
Delineamento experimental.....	90
Avaliações ambientais	94
Avaliações nas plântulas	95
Análise estatística	95

Resultados	96
Discussão.....	105
Agradecimentos	114
Referências	115
Considerações Finais	121
Referências Bibliográficas	124

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figure 1. Cumulative seedling emergence from diaspores of *Butia odorata* under different seed drying conditions: control (A), drying for 24 hours (B), and drying for 48 hours (C). Different curves in each graph represent the five temperature regimes under which emergence took place. Vertical bars are the standard errors of the means. SEI (speed of emergence index) is indicated on the right of each curve. Different capital letters indicate significant differences in SEI between drying treatments for a given temperature regime, and different small letters indicate significant differences between temperature regimes for a given drying condition ($P \leq 0.05$). * The emergence data of seedlings at a temperature of 30°C (closed circles) are hidden by points related to the 40°C temperature (open circles) 28

Figure 2. Cumulative seedling emergence from diaspores of *Butia odorata* which were not dry-stored (A) or were dry-stored for 90 days (B). Different curves in each graph represent the three drying conditions. Vertical bars are the standard errors of the means. SEI (speed emergence index) is indicated on the right of each curve. Different capital letters indicate significant differences in SEI between 0 and 90-day storage for a given drying condition, and different small letters indicate significant differences between drying condition for a given storage level ($P \leq 0.05$). * Difference associated to $P \leq 0,1$ 33

ARTIGO 2

Figura 1. Área no município de Arambaré, situado próximo à orla da Laguna dos Patos, RS: a elipse indica a localização aonde foi instalado o experimento a campo. 52

Figura 2. (A) Variações de precipitação e temperaturas do ar, durante o período de estudo. Cada mês esta representado por três períodos decendiais, de precipitação total (barras) e temperaturas máximas e mínimas (linha). (B) Conteúdo relativo de água no solo (círculos com linha) e teor de água das sementes (quadrado) durante avaliações sazonais em áreas de fragmento (símbolos fechados) e áreas abertas (símbolos abertos). Cada ponto representa médias e erro padrão de seis repetições 59

Figura 3. Mudanças na porcentagem de sementes viáveis enterradas a 5 cm no solo em condições de campo entre junho de 2008 e junho de 2010 em áreas de fragmento florestal (símbolos fechados) e áreas descobertas (símbolos abertos). Cada ponto representa média e erro padrão de seis observações. O asterisco indica diferença significativa pelo teste DMS ($\alpha = 0,05$) entre as duas áreas durante o mesmo período 61

Figura 4. Emergência em laboratório de amostras retiradas do solo em áreas de interior de mancha florestal e áreas abertas após estratificação a 40°C por 36 dias "pré-aquecimento" seguidos por 30°C por 42 dias; e incubação a 30°C por 120 dias sem "pré-aquecimento". Cada ponto representa média e erro padrão de seis amostras entre 15 e 20 endocarpos. A avaliação inicial antes da semeadura no campo esta representada pelos pontos isolados, média e erro padrão de três repetições de 54 diásporos. As setas indicam os momentos da coleta e da semeadura no campo 62

Figura 5. Porcentagem de diásporos com germinação (A); temperaturas máximas e mínimas do solo em condições de campo (B) durante os anos de 2008 e 2010; e porcentagem acumulada de diásporos com emergência de plântulas (C). Os dados de emergência e germinação estão representados pela média e o erro padrão de seis repetições de 54 diásporos. As temperaturas do solo estão representadas pela média das máximas e mínimas dos seis pontos amostrados mensalmente durante o curso diário. Símbolos fechados indicam áreas com fragmento e símbolos abertos áreas sem cobertura 64

Figura 6. Relação entre a porcentagem de emergência e as médias extraídas das temperaturas médias mensais obtidas ao longo de dois anos de avaliações entre 2008 e 2010, em áreas de mancha florestal (A) e áreas abertas (B). *** indica $P < 0,001$ 67

ARTIGO 3

Figura 1. Diagrama climático do município de Tapes, elaborado segundo Walter (1986), (Fonte: Atlas Agroclimático do Estado do Rio Grande do Sul – Seção de Ecologia Agrícola / Instituto de Pesquisas Agronômicas) 89

Figura 2. Desenho esquemático dos blocos experimentais com duas sub-parcelas nas áreas abertas (A) e no interior de manchas florestais (B), replicados entre a primeira semeadura (lado esquerdo) e a segunda semeadura (lado direito) 93

Figura 3. Variações de precipitação e temperaturas médias durante o período de estudo. Cada mês está representado por três períodos decendiais de precipitação total (barras) e temperaturas máxima e mínima (linhas). * dados de precipitação não registrados para o mês de agosto 97

Figura 4. Número de plântulas emergidas por endocarpo (à esquerda) e proporção de mortalidade (à direita) após sementeiras em diferentes épocas do ano e em dois ambientes distintos. As setas indicam o momento da sementeira. Cada ponto representa média e erro padrão de doze observações em seis unidades amostrais 101

Figura 5. Efeito da época e do ambiente de sementeira sobre a emergência de plântulas de *B. odorata* após três (A) e seis (B) meses transcorridos das duas sementeiras. Letras maiúsculas sobre as colunas indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as duas épocas de sementeira dentro de um mesmo ambiente e letras minúsculas, diferenças entre ambientes em uma mesma época de sementeira 103

Figura 6. Proporção de plântulas com herbivoria (à esquerda) e medidas de comprimento da parte aérea (à direita) após sementeira em diferentes épocas do ano e em dois ambientes distintos. As setas indicam o momento da sementeira. Cada ponto representa à média e erro padrão de doze observações em seis unidades amostrais 106

Figura 7. Recrutamento de plântulas em diferentes períodos após o plantio a partir de diásporos sementeiros em outubro de 2009 (triângulos) e em março de 2010 (círculos), em áreas abertas (símbolo aberto) e interior de mancha florestal (símbolo fechado). Cada ponto representa média e erro padrão de doze observações em seis unidades amostrais 107

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Table 1. Results of a two-way ANOVA (temperature regimes and seed drying) applied to percentage of endocarps with emergence (E), speed of emergence index (SE), and mean emergence time (MET).....27

Table 2. Effects of seed drying and temperature regime on seedling emergence (E) and mean emergence time (MET) of *Butia odorata*. Data (means \pm s.e.) followed by different small letters within columns and different capital letters in the rows are significantly different ($P \leq 0.05$)30

Table 3. Results of a two-way ANOVA (seed drying ad storage) applied to percentage of endocarps with emergence (E), speed of emergence index (SE) and the mean emergence time (MET)..... 31

Tabela 4. Effects of seed drying and dry storage on seedling emergence (E) and mean emergence time (MET) of *Butia odorata*. Plants were grown under a temperature of 40 °C for 21 days, followed by constant temperature of 30 °C. Data (means \pm s.e.) followed by different small letters within columns and different capital letters in the rows are significantly different ($P \leq 0.05$). 32

ARTIGO 3

Tabela 1. Médias de plântulas emergidas por diásporos ($E \pm DP$) e tempo médio de emergência ($TME \pm DP$) em diásporos submetidos à quebra de dormência (estratificação com calor) e mantidas sob condições controladas de laboratório (30°C) em parte das amostras

utilizadas para avaliar o recrutamento de plântulas no campo em áreas com e sem cobertura vegetal em duas épocas de semeadura 99

Tabela 2. Resultados de ANOVA bifatorial (período do ano e área de semeadura) sobre os parâmetros de emergência, mortalidade, herbivoria e comprimento da parte aérea (PA) 100

Tabela 3. Resultados de ANOVA bifatorial (Área e época de semeadura) sobre a emergência de plântulas de *B. odorata* após três e seis meses de cada semeadura102

Tabela 4. Resultados de ANOVA trifatorial (tempo após plantio, área e época de semeadura) sobre o recrutamento de plântulas de *B. odorata*108

INTRODUÇÃO GERAL

Os padrões de distribuição das palmeiras na América do Sul podem ser explicados, numa ampla escala, por fatores ecológicos, especialmente relacionados ao clima, assim como pela história evolutiva deste grupo (Bjorholm *et al.* 2006). De maneira geral, o grupo das palmeiras predomina dentro de regiões climáticas com temperatura e umidade elevadas, reduzindo sua diversidade de espécies em ambientes frios e/ou secos (Tomlinson 1979, 1990; Bjorholm *et al.* 2006). Assim, 75% das suas espécies se concentram em florestas tropicais úmidas (Dransfield 1978). Sua adaptação nestes ambientes mantém um aspecto morfológico e anatômico típicos para esta família, que em geral é caracterizado pela presença de folhas pinadas ou palmadas, com pecíolos longos, inseridos na extremidade de um caule cilíndrico não ramificado do tipo estipe, que pode atingir grandes alturas (Uhl & Dransfield 1987).

As estratégias de dispersão e colonização de habitats estão, em grande parte, relacionadas com as características dos seus diásporos, que consistem tipicamente de sementes grandes, confinadas no interior de um endocarpo (Uhl & Dransfield 1987). O acúmulo de reserva nas sementes confere vantagens durante o processo de estabelecimento das plântulas em locais sujeitos ao estresse causados por restrições ambientais (Harper 1977, Westoby *et al.* 2002). Esta estratégia de tolerância a eventuais fatores limitantes também é associada a um padrão de crescimento lento, atribuído a uma baixa taxa de alocação de reservas para a plântula durante o estágio de estabelecimento (Grime 1979). Assim, as espécies que se desenvolvem em ambientes sombreados, sob o dossel de florestas tropicais úmidas, podem manter suas plântulas até que as condições de luz se tornem favoráveis para seu crescimento.

A radiação evolutiva deste grupo para locais mais abertos e secos fez com que seus padrões morfológicos se ajustassem a estes ambientes. Neste processo, algumas espécies passaram a ter um porte mais reduzido, com a presença de caule subterrâneo e bainhas

persistentes (Dowe 2010). Com relação à sua propagação, os diásporos se tornaram mais tolerantes e resistentes aos efeitos da dessecação, aumentando sua longevidade no solo além de desenvolverem estruturas contra a ação do fogo e de predadores. A presença de sementes grandes, além de viabilizar recursos para que as plântulas possam tolerar ambientes mais sombreados (Westoby *et al.* 2002), também lhes confere vantagens sobre parâmetros de emergência e sobrevivência dentro de ecossistemas áridos (Leishman & Westoby 1994). Neste sentido, as reservas armazenadas no interior das sementes permitem que as plântulas possam produzir um sistema radicular mais extenso, capaz de minimizar as limitações impostas pelo solo. Aliada a esta característica, os padrões fenológicos se tornaram mais restritos a condições mais favoráveis do ano, condicionando o recrutamento de plântulas através da dispersão e da germinação. Neste sentido, a dormência das sementes se destaca como um fator importante, estando amplamente difundido dentro da família Arecaceae (Baskin & Baskin 2001), onde a classe de dormência morfofisiológica é destacada como a mais comum (Baskin & Baskin 2001, Pérez *et al.* 2008). Nestes casos, o mecanismo fisiológico presente neste tipo de dormência faz com que a sua superação esteja relacionada a condições de temperatura e umidade elevada (Pérez 2009). O controle da dormência por este processo parece estar mais difundido nas palmeiras que habitam zonas climáticas menos estáveis de ambientes abertos, como nos palmares savânicos. Assim, a dormência das sementes em palmeiras destes ambientes seria capaz de assegurar que o processo de germinação acompanhe as mudanças sazonais, além de interagir com diferentes micro-habitats, permitindo que o recrutamento de plântulas ocorra em sítios mais promissores e em momentos mais favoráveis.

Na América do Sul, o surgimento de alguns táxons de palmeiras adaptados a ambientes abertos ocorreu durante mudanças no clima no Eoceno, principalmente na parte mais austral do continente. As espécies que ocupam estes ambientes são derivadas de linhas

evolutivas dentro desta família, entre estas da tribo Cocoseae na subfamília Aracoideae (Bjorholm *et al.* 2005). Dentro deste grupo, o gênero *Butia*, contempla algumas espécies que também se destacam por sua tolerância ao frio. Neste contexto, a espécie *Butia odorata* (Barb.Rodr.) Noblick é considerada o exemplo mais típico, pois é aquela que tem seu limite de distribuição mais austral, podendo alcançar zonas de clima subtropical a temperado em latitudes próximas aos 35°S, avançando em áreas do bioma Pampa.

Até recentemente, esta palmeira era denominada de *Butia capitata* (Mart.) Becc. e suas populações abrangiam uma ampla escala latitudinal. Revisões taxonômicas feitas por Marcato (2004) e Noblick (2010) dividiram estas populações em três espécies distintas. A partir destas mudanças, o nome *B. capitata* ficou restrito aos indivíduos presentes nas formações do cerrado brasileiro, nos estados da Bahia, Goiás e Minas Gerais. Já as populações distribuídas na região litorânea do Sul de Santa Catarina e Norte do Rio Grande do Sul (RS) passaram a ser denominadas de *Butia catarinensis*. *Butia odorata* passou a representar aquelas populações distribuídas sobre o quadrante sudeste do RS até a região nordeste do Uruguai. A distribuição desta espécie nestas áreas está associada a zonas campestres, em sua grande parte ao longo da faixa litorânea, onde constitui comunidade denominada de palmar, butiazal ou parque de butiás (Rambo 1956). Sob o ponto de vista vegetacional, estas formações também podem ser classificadas como savânicas ou tipo parque (Waechter 1985).

A dispersão dos seus diásporos ocorre durante o verão até o início do outono. Estes se caracterizam por apresentar um endocarpo lenhoso, que envolve no seu interior de uma a três sementes que possuem dormência primária. Sua germinação é morfológicamente classificada como remoto ligular (Henderson 2006), e do tipo criptógea (Tahir *et al.* 2007). Esta característica de germinação está relacionada com espécies de palmeiras que formam savanas

em regiões tropicais semi-áridas (Tahir *et al.* 2007) e consiste numa adaptação a eventos de seca e fogo (Dowe 2010).

A expansão dos butiazais também está relacionada com o uso de matérias-primas provenientes desta espécie. Desde os primeiros registros de seres humanos que habitavam a região Sul do Brasil, foram encontrados indícios de que as palmeiras do gênero *Butia* estavam relacionadas aos seus hábitos e costumes (Rossato & Barbieri 2007). Dentro de um contexto histórico mais atual, um fator que teve grande impacto sobre os processos dinâmicos nos palmares de *B. odorata* foi o ciclo de extrativismo das suas folhas (crinas), que teve início no começo do século passado. Nesta época, os butiazais se destacavam economicamente, pois a extração desta matéria-prima era utilizada na fabricação de colchões. Estas fábricas se instalavam em locais onde existiam extensos palmares situados principalmente nos municípios de Barra do Ribeiro, Tapes, Quaraí e Santa Vitória do Palmar / RS. Esta atividade chegou ao seu auge em 1953 e empregava grande quantidade de mão-de-obra (Rossato & Barbieri 2007). Neste período, alguns proprietários relatam que estas áreas vinham sendo manejadas a fim de favorecer o aumento de indivíduos desta palmeira e a expansão da sua distribuição. Na medida em que esta matéria-prima foi sendo suplantada com o advento da indústria petroquímica, esta atividade foi perdendo seu espaço, chegando ao seu final na década de setenta. Assim, após este período, as formações naturais que vinham sendo mantidas pelo manejo extrativista passaram a ser suprimidas pela implantação de outras culturas e pela abertura de pastagens. A partir desta experiência, algumas iniciativas atuais têm buscado a retomada de um sistema de extrativismo dentro dos palmares remanescentes, com a utilização múltipla desta espécie e de suas áreas. Esta busca se apóia numa estratégia de conciliação entre conservação e manejo econômico destas áreas através de propostas de aproveitamento das suas folhas e frutos, podendo ser agregado com o ecoturismo e práticas sustentáveis de pecuária.

Atualmente, dentro de um contexto regional, é impossível relacionar a distribuição dos butiazais sem considerar os diferentes sistemas agropecuários onde estão inseridos. O impacto destas atividades pode ser constatado através dos padrões geométricos de distribuição das populações de *B. odorata*, detectados através de imagens aéreas, os quais não poderiam ser explicados meramente por condições naturais. Ao longo dos anos, estes palmares vêm sofrendo reduções com a expansão do setor primário, principalmente pela cultura do arroz e da pecuária. Os renascentes destas populações atualmente se encontram associados com a atividade pecuária em zonas de pastagens, tanto de campo nativo quanto de áreas cultivadas com forrageiras introduzidas. Na maioria destas áreas, o manejo bovino é apontado como o principal responsável pela falta de regeneração (Báez & Jaurena 2000). Segundo Rivas & Barilani (2004), este processo vem desencadeando o envelhecimento das populações de butiá nos palmares uruguaios, em sua maioria constituída unicamente por indivíduos adultos centenários. Segundo Cardozo (1999), a baixa regeneração de *B. odorata* é causada pelo pastejo e o pisoteio do gado, além do cultivo de forrageiras exóticas. A gramínea introduzida *Cynodon dactylum* tem invadido as áreas naturais de campo em todo Uruguai, devido à sua fácil dispersão e adaptação. Segundo o autor, a densa trama aérea que esta espécie desenvolve impede a regeneração e o estabelecimento de plântulas da palmeira. Também, no litoral médio do Rio Grande do Sul, os campos com butiazais apresentam áreas cultivadas com pastagens, o que estaria dificultando a regeneração dos butiás (Oliveira *et al.* 2007, Ramos *et al.* 2007). Nestas áreas, tem sido introduzido o capim-papuã (*Bracchiaria plantagineae*), uma gramínea agressiva, plantada como pastagem, mas que também tem sido utilizada na proteção do solo e na manutenção do campo “limpo”, impedindo o avanço das espécies florestais. Ao mesmo tempo, o uso desta espécie estaria limitando o recrutamento de plântulas de *B. odorata* por competição dos recursos. Além disso, a introdução destas pastagens tem modificado

radicalmente este ecossistema, constituindo um estrato herbáceo homogêneo, reduzindo a biodiversidade e eliminando possíveis nichos de regeneração do butiazeiro.

A baixa disponibilidade hídrica e de nutrientes em solos predominantemente arenosos nas áreas dos butiazais parece contribuir para que plântulas de butiazeiro ocupem nichos onde haja uma maior oferta destes recursos. Nestes ambientes, indivíduos jovens de *B. odorata* encontram-se associados à presença de pequenos arbustos e capões, que parecem favorecer o estabelecimento desta espécie (Azambuja 2009). Segundo Holmgren *et al.* (1997) e Brooker & Callaghan (1998), em condições de estresse abiótico, há uma tendência em direção às interações positivas entre plantas. Em áreas manejadas com capim-papuã, a presença de bosques de eucalipto intercalados no interior destas pastagens parece também cumprir este papel, servindo de sítios preferenciais para o estabelecimento de plantas jovens de *B. odorata*. Este tipo de colonização frente às condições homogêneas do campo parece colaborar com a provável dependência de nichos para o estabelecimento inicial desta espécie. A redução dos índices de luminosidade no interior destas áreas limita o crescimento de gramíneas e, com isso, parece favorecer o recrutamento de plântulas de *B. odorata* a partir do alívio competitivo (Goldberg 1990). Em uma formação de palmar savânico, Barot *et al.* (1999) constataram que a colonização por plântulas de *Borassus aethiopum*, uma palmeira arbórea dominante, ocorria de forma agregada, em nichos específicos, constituídos por térmites ou pequenos agrupamentos arbóreos. Assim, a dependência de nichos específicos para recrutamento de palmeiras poderia representar uma estratégia comum frente às condições heterogêneas destes ambientes.

A ocorrência desta espécie é considerada como relicto de um período mais frio e seco. Segundo Oliveira *et al.* (2007), o butiazal provavelmente desenvolveu-se sob condições climáticas mais secas e mais frias que as atuais, precedendo as comunidades florestais, podendo ser invadido por esta em época posterior, devido a um clima mais quente e úmido.

Assim, de certa forma, o manejo com pecuária permite que as populações de *B. odorata* e sua formação savânica sejam mantidas em virtude da contenção do avanço florestal nestas áreas. Segundo Martino (2003), um nível de intervenção através do manejo destas áreas é necessário para que possam ser estabelecidas vantagens competitivas de plântulas de *B. odorata* sobre outras espécies herbáceas durante o processo de recrutamento. Este autor ainda constatou que a exclusão temporária de pastejo nestas áreas, através de um sistema rotativo com pecuária, é uma alternativa promissora na conservação deste ecossistema, pois permite o recrutamento de novos indivíduos e com isso a regeneração destes palmares.

Nas últimas décadas, os butiazeiros têm sido alvo de inúmeros estudos. Algumas pesquisas têm enfatizado aspectos taxonômicos e filogenéticos do gênero *Butia* (Glassman 1979; Marcarto 2004; Noblick 2010). Estudos a campo, em populações naturais de Laguna em Santa Catarina, contemplam a biologia reprodutiva de *B. catarinensis* (Rosa *et al.* 1998). No Rio Grande do Sul, avaliações de caráter aplicado têm destacado os recursos genéticos dos butiazeiros e o potencial econômico oferecido principalmente pelos seus frutos, e também a sua propagação (Rossato 2007, Tonietto *et al.* 2009, Fior 2011). Recentemente, estudos mapearam e caracterizaram algumas áreas representativas das formações de *B. odorata* na região do Litoral Médio (Becker *et al.* 2007). Em uma população próxima a esta, localizada no município de Arambaré, Azambuja (2009) avaliou padrões demográficos e fenológicos desta espécie.

Neste contexto, um tema específico que tem despertado muito interesse dos pesquisadores refere-se à dormência das suas sementes, uma vez que este processo pode estender sua germinação por mais de um ano e dificultar a sua propagação (Andrade 2002). Recentemente, Fior *et al.* (2011) conseguiram acelerar a germinação desta espécie através da remoção de partes da semente na região opercular, processo que anteriormente havia sido verificado em estudos com outras palmeiras, como *Elaeis guineensis* (Hussey 1958, Myint *et*

al. 2010), *Pritchardia remota* (Pérez et al. 2008) e *Acrocomia aculeata* (Ribeiro et al. 2011). No entanto, como a maioria destes estudos tem por finalidade acelerar o processo de germinação para produção de mudas, acabam abordando muito pouco os processos fisiológicos de dormência e de como ela é superada no ambiente natural.

Outros experimentos envolvendo a germinação desta espécie foram conduzidos com sementes de indivíduos de *B. odorata* cultivados fora de sua área de ocorrência natural (Carpenter 1988a; Broschat 1998). Nestes, os autores obtiveram avanços em acelerar a germinação através de tratamentos com temperaturas elevadas, porém divergindo quanto às suas recomendações. Em um destes estudos, a estratificação em temperaturas de 40°C por períodos de 3 a 4 semanas, seguidos de uma redução para 30°C, tem demonstrado ser um dos requisitos para liberação da dormência em diásporos intactos desta palmeira (Carpenter 1988a).

A maioria dos estudos citados anteriormente, envolvendo avaliações sobre os processos dinâmicos de *B. odorata* em áreas naturais, está concentrada nos palmares de Rocha e Castillo, no Uruguai. Alguns destes estudos têm relacionado a regeneração dos palmares com a presença do gado e com as condições de manejo destas áreas. Já estudos a campo, que relacionem a regeneração desta espécie com seu mecanismo de dormência e os fatores ambientais que regulam este processo são possivelmente inexistentes, além de serem escassos na família Arecaceae. Desta forma, estudos que contemplem este tema são indispensáveis para a compreensão dos processos ecofisiológicos e evolutivos deste grupo, bem como para a elaboração de propostas de conservação dos palmares remanescentes. Assim, esta tese visa, de uma maneira geral, avaliar o recrutamento de plântulas de *B. odorata*, tendo como foco principal o processo de dormência da suas sementes, avaliando o quanto este processo responde a variáveis térmicas e de umidade do ambiente em condições controladas e de campo e a influência deste fator na distribuição espacial e temporal de

plântulas. Para contemplar estes aspectos, a tese foi estruturada em três capítulos. No primeiro, a resposta de dormência foi avaliada em diferentes regimes de temperatura e umidade das sementes em condições controladas. No segundo, foi avaliada, em condições de campo, como a dormência interage com estes fatores através de parâmetros de germinação, umidade e a viabilidade das sementes durante variações sazonais e em micro-habitats distintos. No terceiro, após o alívio da dormência em condições controladas, foram analisados no campo os efeitos da época de semeadura em diferentes micro-habitats sobre a emergência, sobrevivência, crescimento inicial e herbivoria das plântulas.

ARTIGO 1

Seed-drying and moist-warm stratification alleviates seed dormancy of the palm tree

Butia odorata

Artigo submetido ao Periódico Seed Science and Technology

ARTIGO 1Seed dormancy alleviation of *Butia odorata***Seed-drying and moist-warm stratification alleviates seed dormancy of the palm tree*****Butia odorata***GILSON SCHLINDWEIN^{1,2}, CAROLINA. C. D. SCHLINDWEIN¹, ADILSON
TONIETTO² and LÚCIA R. DILLENBURG^{1,3,*}

¹ Post Graduate Program in Ecology, Federal University of Rio Grande do Sul (UFRGS), Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

² Seed Technology Laboratory, Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária (FEPAGRO), Gonçalves Dias 570, 90130-060, Porto Alegre, RS, Brazil.

(gilson-schlindwein@fepagro.rs.gov.br)

³ Department of Botany, Federal University of Rio Grande do Sul (UFRGS), Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil. (lucia.dillenburg@ufrs.br)

* Corresponding author

Summary

Pindo palm (*Butia odorata*) is a native, endangered palm species from southern Brazil. Its seed dormancy limits its use and conservation. The aim of this study was to evaluate the interactive effects of incubation temperature, drying and storage of diaspores of *Butia odorata* on seed germination. In a first trial, diaspores were submitted to the 15 possible combinations of five temperature regimes and three drying conditions. In a second trial, those diaspores that underwent the drying treatments were stored for 90 days and compared to the non-storage condition. The greatest rate of seedling emergence was obtained when diaspores were pre-heated at 40°C for 21 days in moist sand, and then kept at a constant temperature of 30°C. Continuous temperatures of 30 and 40°C did not favour emergence. Drying periods of 24 and 48 hours reduced the initial water content of the diaspores and increased the speed of emergence index from 1.5 to 3.1 and 2.6, respectively. Storage did not affect germination but changed the responses to the seed-drying conditions. We suggest that a dry and warm stratification requirement for the alleviation of seed dormancy could be acting in order to ensure germination and seedling establishment of *B. odorata* after the summer.

Introduction

Pindo palm [*Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi] is a native palm from southern Brazil (Mattos, 1977), of significant ornamental and economical value. Its fruits are appreciated both fresh and processed into liqueur, juice or pulp (Rossato, 2007; Tonietto *et al.*, 2009). The increased use of this species has generated a great demand for seedlings, whose production is restricted by the dormancy of the seeds, a feature that can extend their germination by more than two years (Broschat, 1998). As a consequence, seedlings are being removed from their natural environment, causing a strong negative pressure on this species, which is included in the list of endangered species for the State of Rio Grande do Sul. Thus, both from the economical and ecological perspectives, the development of an adequate seed propagation procedure is of paramount importance.

Seed dormancy in the Arecaceae family is commonly related to structures that enclose the embryo. In the case of pindo palm, the diaspore is characterized by the presence of a stony endocarp, which encloses one to three seeds (Mattos, 1977). It has been suggested that the endocarp, combined with other structures of the fruit, could physically constrain germination. This would require a scarification procedure in order to overcome dormancy, as reported for another palm species, *Hyphaene thebaica* (Moussa, 1998). However, according to Pérez (2009), the inability of the embryo to grow and break through the surrounding tissues is related to the combined processes of physiological and morphological dormancy. This is why many studies in this family have indicated that procedures other than scarification can reduce seed dormancy. Some have shown that it can be either overcome by removal of the embryo from the seed (Carpenter, 1988a) or by removal of parts of the operculum (Hussey, 1958, Pérez 2009, Ribeiro *et al.*, 2011). Germination of intact seeds was also shown to be promoted by high temperatures (Hussey, 1958; Rees, 1962; Broschat and Donselman, 1986; Carpenter, 1988 *a,b*; Carpenter and Ostmark, 1993), with the water content of the seeds significantly

interacting with temperature regime (Hussey, 1958; Rees, 1962). However, much of the studies involving the dormancy of palm seeds have not considered or evaluated the interaction of these factors (Broschat and Donselman, 1986; Carpenter, 1988a; Carpenter and Ostmark, 1993; Broschat, 1998).

The few studies on the germination of pindo palm were conducted on specimens growing outside the natural geographical range of the species (Carpenter, 1988a; Broschat, 1998), and generated contrasting results. Carpenter (1988a) concluded that the seeds of *B. odorata* will accelerate their germination when passing through a warm stratification (40 °C) for a period of 21 days. Broschat (1998), on the other hand, tested this same procedure, did not obtain positive results, and suggested that germination would be favoured by endocarp removal, thus relating seed dormancy to a physical restraint. Part of this disagreement could be attributed to the punctual nature of the evaluations plus the lack of control of seed water content, seed-source, and storage conditions and duration.

The natural distribution of *B. odorata* ranges from southern Brazil to northeastern Uruguay (Mattos, 1977). In southern Brazil, it grows on the sandy soils and rocky outcrops of the coastal plains, sometimes composing a savanna-like vegetation (Waetcher, 1985). The climate in these environments is subtropical, with no marked seasonal variations of water availability (Moreno, 1960), although events of drought, combined with very high temperatures, are frequently recorded during the summer (Mota *et al.*, 1970). These more extreme conditions could act on diaspores which are buried in the soil, breaking their dormancy, and thus resulting in seed germination after the end of the summer, when conditions for seedling establishment are more favourable. We then hypothesized that seed drying, followed by the permanence of the seeds in a warm and moist soil (warm stratification), may act on releasing the seeds of *B. odorata* from dormancy. To test this hypothesis, we conducted a factorial experiment under laboratory conditions, where diaspores

of this species were submitted to different combinations of seed drying, temperature and storage conditions.

Material and methods

Diaspores were collected from a single *Butia odorata* plant in March 2007. This tree was growing on a dense formation of natural palm trees located to the west of the Patos Lagoon (30°54'22"S, 51°30'01"W), Arambaré city, RS, Brazil. The collected fruits had their pulp removed, and the remaining endocarps (diaspores) were kept in a humid chamber (relative humidity of ~ 90%, and temperature of $8 \pm 1^\circ\text{C}$) for 30 days, until the beginning of the experiments. These diaspores were, on average, 11.3 mm wide and 11.4 mm long, and contained an average of 2.6 seeds.

In the first trial, we tested the interactive effects of seed moisture and temperature regimes on seed germination. Diaspores were subjected to three moisture conditions and five temperature regimes, totalling 15 treatments, arranged in a factorial design. Each treatment was replicated four times, with each replication made up of 20 endocarps. Drying of the diaspores was carried out in a forced-air oven, at 30°C, for 24 or 48 hours. These conditions are referred to as dry/24 h and dry/48 h, respectively. To these two drying conditions, we added a control group with no drying. Temperature regimes were as follows: constant temperatures of 30 or 40°C; a pre-heat treatment of 40°C for 7 or 21 days, followed by a constant temperature of 30°C; and a temperature alternation along 24 hours, of 30°C (16 hours) and 40°C (8 hours). These five regimes are hereafter called 30°C, 40°C, 40°C/7d-30°C; 40°C/21d-30°C, and 30/40°C-24h, respectively. After being submitted to the drying treatments, endocarps were sowed in germination boxes (20 in each one), with dimensions of 12 x 12 x 3.5 cm, and were incubated under constant light ($\sim 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Exposure to the

temperature treatments and observation of the germination responses lasted 70 days, with the pre-heat period of seven or 21 days included within this period.

To evaluate the interactive effects of seed moisture and storage, a batch of seeds from each of the three moisture conditions (control, dry/24h and dry/48) were dry-stored in germination boxes placed in a growth chamber at 20°C and 70% of relative humidity. After 90 days of storage, endocarps were sowed in the same germination boxes previously described, using four boxes (20 endocarps in each one), for each treatment (control and two drying conditions). The germination boxes were incubated for 70 days under the 40°C/21d-30°C temperature regime, which yielded the best results in the previous trial. Endocarps growing under these conditions were compared to those under the same drying and temperature conditions from the previous experiment, which were not dry-stored.

In both trials, the water content of the endocarps was measured after the drying treatments and after dry storage. For these determinations, we used three replicates of five diaspores each, and followed the method described in International Seed Testing Association (1999). Briefly, after breaking the endocarps, they were weighed, dried in an oven at $105\pm 3^\circ\text{C}$ for 24 hours and then reweighed. The percentage of moisture was expressed on a wet base.

Germination was assessed by shoot emergence from the sand surface. We calculated the percentage of endocarps with emergence (E%) and the number of seedlings that emerged from 100 endocarps (E/100 endocarps, a value that differed from the previous one when more than one plant emerged from the same endocarp). We also computed the speed of emergence index (SEI), obtained by dividing the number of seedlings emerged by the number of days elapsed from sowing (Maguire, 1962), and the mean emergence time (MET), obtained by multiplying the number of seeds that emerged each day by the number of days elapsed, and then dividing by the final number of emerged seedlings.

In order to assess the effectiveness of the drying treatments in reducing seed moisture, we compared the 3 drying conditions of the first experiment (control, dry/24h, and dry/48h) by means of a single-factor ANOVA. In case of significance ($\alpha = 5\%$), individual means were compared using the LSD mean separation procedure. Parameters of emergence and of moisture content of diaspores were compared between treatments by means of factorial ANOVA, with drying (three levels) and temperature (five levels) as the two factors in the first experiment, and drying (three levels) and storage (two levels) as the two factors in the second experiment. In case of significance of ANOVA ($\alpha = 0.05$), individual means were compared using the LSD mean separation procedure. Statistical analyses were performed using the statistical package Sigmastat, version 2.0 (SPSS Inc.).

Results

The seed drying treatments imposed in the first experiment resulted in significant differences ($P < 0,001$) in seed moisture (mean \pm SE) between the dry/24h ($8.6 \pm 0.2\%$) and dry/48h ($7.5 \pm 0.04\%$) treatments, and between these and the control group ($17.0 \pm 1.3\%$).

Seed moisture and temperature regimes significantly and interactively affected all germination parameters measured in this study (table 1). Diaspores kept at a temperature of 40°C for 21 days, followed by a temperature of 30°C , resulted in the largest total number of emerged seedlings and speed of emergence index (SEI) (figure 1), regardless of the seed drying treatment. This temperature regime also resulted in the highest percentage of seedling emergence (E) at all seed drying conditions tested. Overall, treatments which included a pre-heating treatment at 40°C resulted in lower mean emergence time (MET), but these effects varied with seed drying (table 2). On the other hand, incubation at temperatures of 30 or 40°C or with a brief (seven days) initial exposure to 40°C yielded the lowest number of emerged

Table 1. Results of a two-way ANOVA (temperature regimes and seed drying) applied to percentage of endocarps with emergence (E), speed of emergence index (SE), and mean emergence time (MET).

Factor	<i>df</i>	<i>F</i>			<i>P</i>		
		SEI	E %	MET	SEI	E %	MET
Drying	2	008.290	05.721	0510.749	<0.001	0.006	<0.001
Temperature	4	104.620	87.927	3684.220	<0.001	<0.001	<0.001
Dry x Temp	8	004.722	02.636	0635.018	<0.001	0.018	<0.001

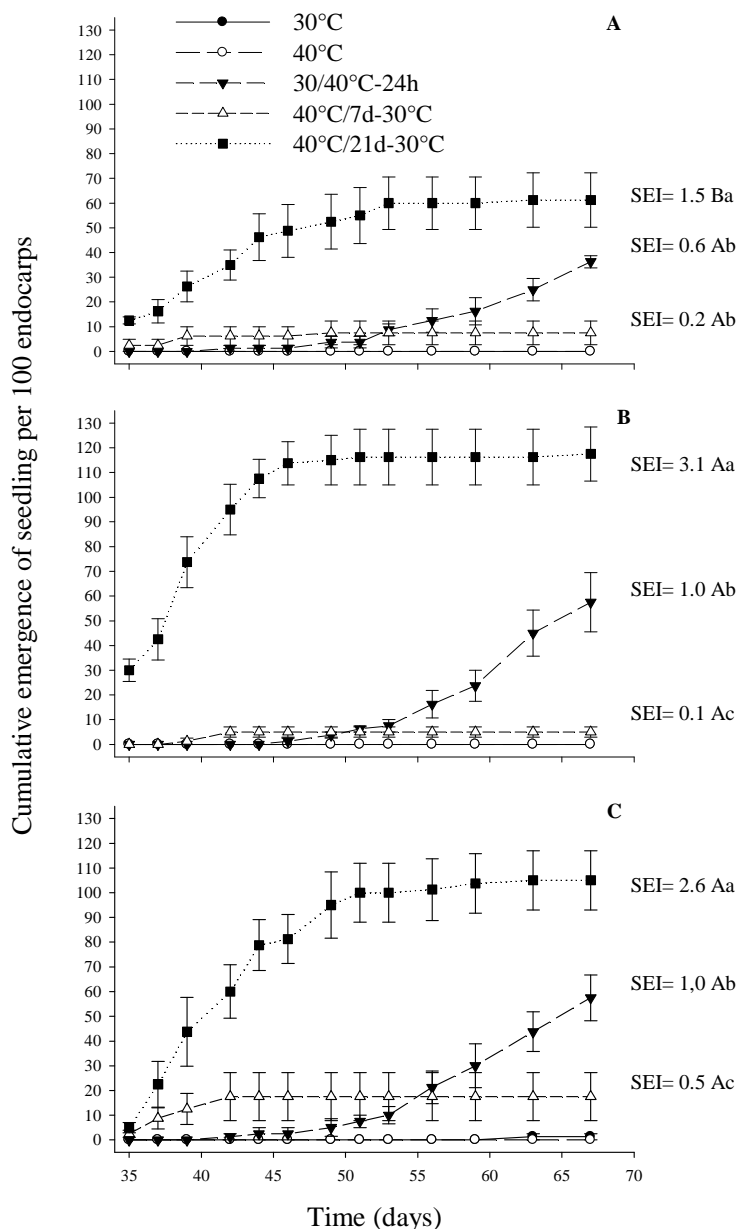


Figure 1. Cumulative seedling emergence from diaspores of *Butia odorata* under different seed drying conditions: control (A), drying for 24 hours (B), and drying for 48 hours (C). Different curves in each graph represent the five temperature regimes under which emergence took place. Vertical bars are the standard errors of the means. SEI (speed of emergence index) is indicated on the right of each curve. Different capital letters indicate significant differences in SEI between drying treatments for a given temperature regime, and different small letters indicate significant differences between temperature regimes for a given drying condition ($P \leq 0.05$). * The emergence data of seedlings at a temperature of 30°C (closed circles) are hidden by points related to the 40°C temperature (open circles).

seedlings, SEI and E% (figure 1, table 2). Seed exposure to alternating temperatures (40/30°C–24 h) generated intermediate values of most parameters.

Seed drying caused significant increases in the number and percentage of emerged seedlings as well as on SEI, but this effect was clearly expressed only on those temperature regimes that caused a significant amount of seedling emergence: 40°C/21d-30°C, in particular, and 40/30°C–24 h, to a smaller extent. Within the warm stratification treatment of 21 days, the diaspores that were dried for 24 hours had the highest percentage of SEI, followed by the drying treatment for 48 hours and the control (table 2). The 24-hour drying period nearly doubled the number of seedlings that emerged, as well as SEI (figure 1).

Dry storage significantly altered the moisture content of the diaspores ($P < 0.001$). Those which had been submitted to the drying treatments of 24 and 48 hours exhibited a slight increase in seed moisture, while the control ones had the moisture content decreased. As a results, they all converged to a moisture content of ~10% after the 90-day storage (10.02 ± 0.01 , 9.75 ± 0.06 , and 9.73 ± 0.15 for the control, dry/24h, and dry/48h, respectively). There was a significant effect of seed drying but no effect of storage on E%, MET, and SEI (table 3). For MET and SEI, a significant interaction between these two factors was also present, being marginally significant ($P = 0.09$) for SEI (table 3). When diaspores were stored, differences in E% between the two drying treatments were no longer detected. In contrast to the non-storage condition, the effect of seed drying in reducing MET was detected for both the 24 and 48-hour period when storage took place (table 4). Finally, the promoting effect of seed drying on SEI that was present under the non-storage condition was restricted to the 48-hour drying period when storage took place (figure 2).

Table 2. Effects of seed drying and temperature regime on seedling emergence (E) and mean emergence time (MET) of *Butia odorata*

Temperature regime	E (%)			MET (days)		
	Control	Dry/24 h	Dry/48 h	Control	Dry/24 h	Dry/48 h
30 °C	0 Ab	0 Ac	1.3 ± 1.25Ad	-	-	61 ± 1.0a
40 °C	0 Ab	0 Ac	0 Ad	-	-	-
40/30 °C -24h	27.5 ± 1.44Ba	42.5 ± 7.22 Ab	38.8 ± 4.27ABb	60 ± 1.5Aa	59 ± 0.8Aa	58 ± 0.9Ab
40 °C /7d-30 °C	6.2 ± 3.75Ab	5.0 ± 2.04Ac	17.5 ± 8.29Ac	39 ± 0.1Ac	40 ± 0.7Ab	36 ± 0.4Bd
40 °C /21d-30 °C	40.0 ± 3.54Ca	70.0 ± 5.40Aa	56.2 ± 10.28Ba	42 ± 1.0Ab	39 ± 0.5Bb	41 ± 0.3Abc

Data (means ± s.e.) followed by different small letters within columns and different capital letters in the rows are significantly different ($P \leq 0.05$).

Table 3. Results of a two-way ANOVA (seed drying ad storage) applied to percentage of endocarps with emergence (E), speed of emergence index (SE) and the mean emergence time (MET)

Factor	df	F			P		
		SEI	E %	MET	SEI	E %	MET
Drying	2	10.106	5.277	13.445	0.001	0.016	<0.001
Storage	1	00.166	0.632	01.464	0.689	0.437	0.242
Dry x Storage	2	02.757	2.456	04.665	0.090	0.114	0.023

Table 4. Effects of seed drying and dry storage on seedling emergence (E) and mean emergence time (MET) of *Butia odorata*. Plants were grown under a temperature of 40 °C for 21 days, followed by constant temperature of 30 °C

Dry Storage (days)	E (%)			MET (days)		
	Control	Dry/24 h	Dry/48 h	Control	Dry/24 h	Dry/48 h
0	40.0 ± 03.54Ba	70.0 ± 05.40Aa	56.2 ± 10.28ABa	42 ± 1.0Aa	39 ± 0.5 Ba	41 ± 0.3ABa
90	52. ± 05.40Aa	58.3 ± 05.90Aa	67.8 ± 03.60Aa	44 ± 1.2Aa	39 ± 1.6 Ba	36 ± 0.7Ba

Data (means ± s.e.) followed by different small letters within columns and different capital letters in the rows are significantly different ($P \leq 0.05$).

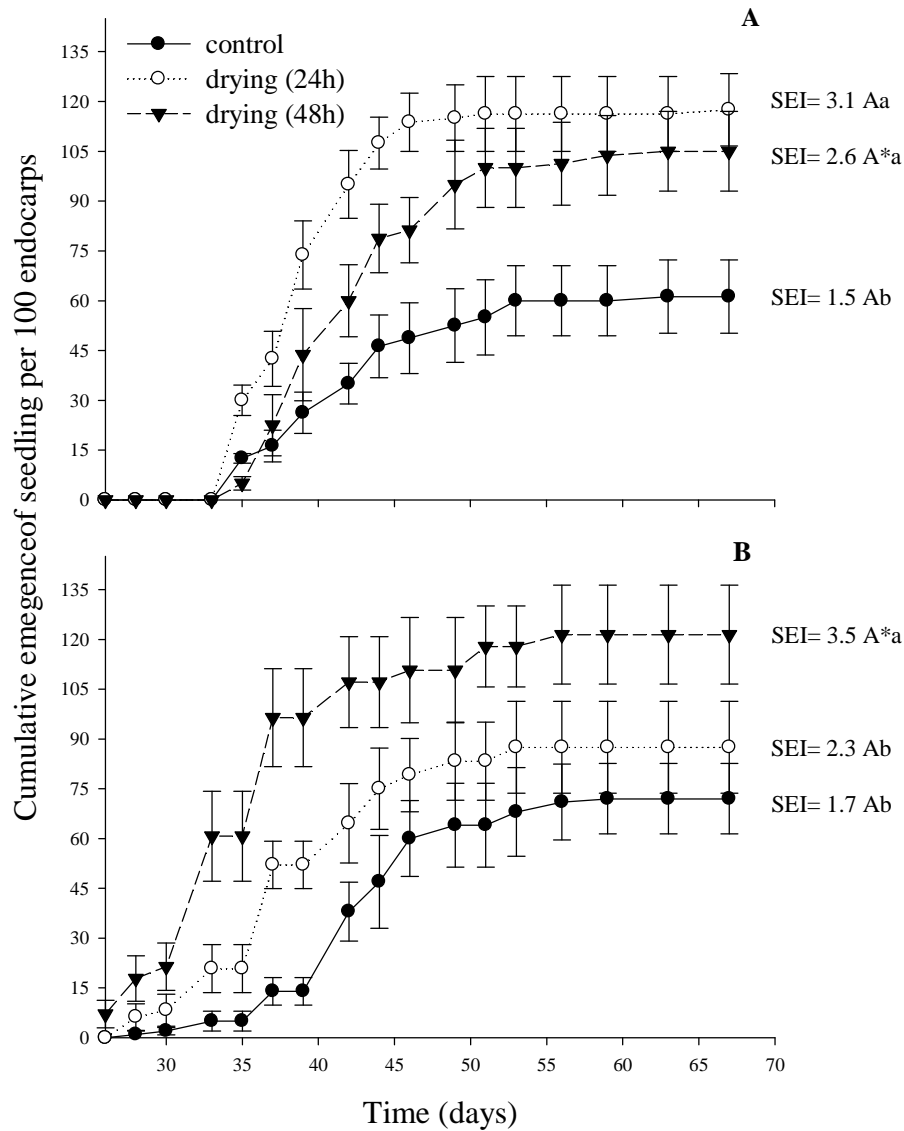


Figure 2. Cumulative seedling emergence from diaspores of *Butia odorata* which were not dry-stored (A) or were dry-stored for 90 days (B). Different curves in each graph represent the three drying conditions. Vertical bars are the standard errors of the means. SEI (speed emergence index) is indicated on the right of each curve. Different capital letters indicate significant differences in SEI between 0 and 90-day storage for a given drying condition, and different small letters indicate significant differences between drying condition for a given storage level ($P \leq 0.05$). * Difference associated to $P \leq 0.1$.

Discussion

Our results have shown that seed germination of intact diaspores of pindo palm is favoured by a moist-warming treatment, regardless of whether these diaspores were previously dried or not, and that a prior reduction of their moisture content enhances germination, provided that the moist-warming treatment is also imposed. On the other hand, seed germination responses were not altered by a period of dry storage of the diaspores.

Carpenter (1988a) also reported an increased rate of seedling emergence of pindo palm using restricted (3 to 10 weeks) periods of pre-heating of intact diaspores at 40°C, followed by a constant temperature of 30°C. However, in contrast to our results, a constant germination temperature of 40°C also favoured germination of seeds that did not undergo any pre-heating treatment. Brochat (1998) repeated and challenged the method of pre-warming proposed by Carpenter (1998), and concluded that the removal of the endocarp, coupled with the permanence of the diaspores in a constant temperature of 40°C, would act as the key factor in overcoming the dormancy of pindo palm. What those two studies and the present one have in common is the increased germination resulting from seed exposure to a temperature of 40°C. However, our results have shown that such high temperature is beneficial only when used as a short-term, pre-treatment. Differences among these studies are most likely related to different seed sources, periods of seed collection, and seed water contents. The efficiency of pre-heating as a seed germination promoter of another palm species was also reported in the pioneer studies of Hussey (1958) and Rees (1961, 1962). Working with the tough endocarps of the African oil palm (*Elaeis guineensis*), they showed that a pre-heating treatment of 42°C, followed by a lower temperature of 27°C, was effective in overcoming dormancy without the need of a scarification process. Recently, Fondon *et*

al. (2010) performed some validation tests, using different periods of pre-heating and oil palm progenies, and found that seed germination was maximized with a 60-day pre-heating period of $39 \pm 1^\circ\text{C}$, under an atmosphere humidity of about 18%, and that rates varied among progenies.

The comparison of the germination results of the two 40°C pre-heating treatments and the one with alternating temperatures reveals some physiological aspects of dormancy breaking of pindo palm seeds. The seven- and 21-day pre-heating treatments reduced MET compared to the $40/30^\circ\text{C}$ alternating-temperature treatment. This suggests that seven days of pre-heating is enough to initiate germination in a small fraction of the incubated seeds, keeping the MET similar to the period of 21 dayd. In the $40/30^\circ\text{C}$ -24 h treatment, seeds were more slowly, but continuously released from dormancy, thus gradually increasing the proportion of seeds able to germinate. These patterns indicate that the temperature of 40°C has a regulatory role in the process of overcoming dormancy of this kind, even when endocarps remain intact.

The reduction of seed moisture prior to warm stratification also contributed to the alleviation of seed dormancy in *B. odorata*. Studies by Rees (1961, 1962) have also shown that the moisture content of the warm-stratified seeds of *E. guineensis* is a key factor in the process of dormancy release. Using procedures of seed soaking and seed drying, Rees (1962) was able to obtain for levels of seed moisture (between 14.2 and 24.2%) prior to the warm stratification period, and the best results in terms of dormancy alleviation were obtained when the diaspores entered this period with a moisture content of ~21%. In the present study, diaspores which entered the stratification period with water contents around 8% resulted in higher emergency rates than those which initiated this period with 17% of water content. Although these results suggest different responses to seed moisture between these two palm species, they should be compared

with caution, because the range of diaspore moisture contents used for *E. guineensis* (14.2 - 24.2%) and *B. odorata* (7.5 - 17%) were not the same. Different warm stratification procedures also complicate such comparisons, because diaspores of *B. odorata* were stratified in moist sand, and their moisture content converged to 18 to 20%, regardless of the content they had before. In *E. guineensis*, diaspores were kept in plastic bags, and the moisture content of those diaspores with 21% water content decreased to ~18 % during the stratification period.

Seed storage did not result in significant changes of the germination parameters, but it did interact with the drying treatments: before storage, both drying treatments led to greater SEI but had no impact on MET; after storage the SEI of seeds from those diaspores which were dried for 48 hours became greater and the MET lower than those of the other two treatments. Carpenter (1988a) found that dry storage of the seeds for 90 days did enhance the effect of pre-heating on the alleviation of dormancy in *B. odorata*, and this enhancement effect was greater when storage temperature was higher. However, in this case, seeds were not previously dried before entering this storage period, such that the storage itself may have acted as the drying treatment and the major factor leading to dormancy alleviation. Martine *et al.* (2009), on the other hand, found that seeds from *E. guineensis* submitted to dry storage for three and six months gradually reduced the percentage of germination when compared to newly harvested seeds. Whether a period of dry storage prior to a moist-warm stratification treatment will enhance future seed germination might depend on the water content of the diaspores prior to the storage period, and on changes taking place in seed water content during storage.

Although seeds of some species are confined within rigid structures, such as the endocarp of pindo palm, this does not necessarily indicate that dormancy is associated

to these structures. Dormancy breaking of the temperate, endocarp-containing species *Sambucus* spp. (Hidayat *et al.*, 2000), *Symphoricarpos orbiculatus* (Hidayat *et al.*, 2001), and *Empetrum hermaphroditum* (Baskin *et al.*, 2002) were also shown to be broken by temperature treatments, such as cold-moist stratification. This behaviour is very common in many other temperate species, and, from an ecological perspective, it ensures germination and seedling establishment after the winter, thus increasing the chances of plant survival (Pritchard *et al.*, 1993; Tompsett and Pritchard, 1998; Baskin *et al.*, 2002). High temperatures and reduced soil water availability associated to summer periods may also limit seedling survival of species that germinate during this period. A high-temperature exposure requirement (moist-warm stratification) could be acting in order to ensure germination and seedling establishment of *B. odorata* after the summer, thus minimizing the risks of mortality due to the high air temperatures and/or soil water deficits that typically occur in the sandy and rocky soils where the species grows.

The physiological equivalence between cold and warm stratifications was pointed very early by Rees (1961, 1962) and, more recently, by Baskin *et al.* (2002). According to Finch-Savage and Leubner-Metzger (2006), warm stratification is required for the release of dormancy of small but fully differentiated embryos, and is associated to a decline in the level of ABA concentration. A dry heat period and the addition of hydrogen cyanamide, a plant growth regulator successfully used to break dormancy in buds of temperate species, were found to reduce the ABA concentration in tissues of the embryo and endosperm of oil palm during dormancy release (Jiménez *et al.*, 2008). Carpenter (1988a) reported the immediate growth of isolated embryos of pindo palm in culture medium, and Fior *et al.* (2011) found the removal of the structures covering the embryo of this same species to speed embryo growth. Similar results were also reported

for other palm species (Hussey, 1958; Pérez, 2009; Myint *et al.*, 2010; Ribeiro *et al.*, 2011), indicating that at least part of the dormancy of these palm species, including *B. odorata*, is associated to seed structures other than the embryo. According to Pérez (2009), tissues that cover the embryo of *Pritchardia remote* are not waterproof, and the inability of the embryo to grow and break its surroundings is attributed to a mechanical factor related to a physiological process of dormancy. According to Baskin and Baskin (1998, 2004), mechanical strength is a non-deep physiological dormancy, regulated by temperature regimes, and related to metabolically active tissues of the endosperm, which can respond to temperature variations caused by seasonal changes. Seeds of some palms are characterized by the formation of an operculum in the micropylar endosperm (Hussey, 1958). Many studies have shown that enzymatic hydrolysis of these tissues facilitates the expansion of the embryo by mechanical relief (Leubner-Metzger, 2003; da Silva *et al.*, 2007; Taab and Andersson, 2008; Vandeloos *et al.*, 2008). The involvement of ABA in preventing the synthesis of these enzymes may be a critical function of this hormone (Nambara *et al.*, 2010), and it is possible that dormancy alleviation of *B. odorata* by moist-warm stratification is the result of reduced levels of ABA and increased activity of enzymes that remove mechanical limitations to seed germination.

This study has shown that dormancy alleviation of *B. odorata* is mediated by a seed drying period, seed rehydration, and exposure to high temperatures. These results open new perspectives for future investigations of the underlying physiological mechanisms and the ecological implications of such responses as well as of the evolutionary relationships within the vast group of palm tree species.

Acknowledgements

The authors thank the technical staff of the Seed Technology Laboratory of FEPAGRO (Brazil), and Augusto C. Azambuja in particular, for lab assistance. Funding support was received from CNPq/Brazil. This study is part of the Ph.D. thesis of the first author, developed in the Post Graduate Program in Ecology of the Federal University of Rio Grande do Sul, Brazil.

REFERENCES

- Baskin C.C., Baskin J.M. (1998). *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, CA, Academic Press.
- Baskin C.C., Baskin J.M. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* **14**, 1–16.
- Baskin, C.C., Zackrisson, O. and Baskin, J.M. (2002). Role of warm stratification in promoting germination of seeds of *Empetrum hermaphroditum* (empetraceae), a circumboreal species with a stony endocarp. *American Journal of Botany*, **89**, 486-493.
- Broschat, T.K. (1998). Pindo palm (*Butia odorata*) seed germination revisited. *TropicLine*, **10**, 10-26.
- Broschat, T.K. and Donselman, H. (1986). Factors affecting storage and germination of *Chrysalidocarpus lutescens* seeds. *Journal of the American Society of Horticulture Science*, **111**, 872-877.
- Carpenter, W.J. (1988a). Seed after-ripening and temperature influence *Butia odorata* germination. *HortScience*, **23**, 702-703.

- Carpenter, W.J. (1988b). Temperature affects seed germination of four Florida palm species. *HortScience*, **23**, 336-337.
- Carpenter, W.J. and Ostmark, E.R. (1993). Embryo cap removal and high-temperature exposure stimulate rapid germination of needle palm seeds. *HortScience*, **28**, 904-907.
- da Silva E.A.A., de Melo D.L.B., Davide A.C., de Bode N., Abreu G.B., Faria J.M.R., Hilhorst H.W.M. (2007). Germination ecophysiology of *Annona crassiflora* seeds. *Annals of Botany*, **99**, 823–830.
- Fior, C. S., Rodrigues, L. R., Leonhardt, C., Schwarz, S. F. (2011). Superação de dormência em sementes de *Butia capitata* [Overcoming dormancy in seeds of *Butia capitata*]. *Ciência Rural (NOTA)* **41**, 1150-1153.
- Finch-Savage W.E., Leubner-Metzger G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, **171**, 501-523.
- Fondon, N.Y., Etta, C.E. and Mih, A.M. (2010). Breaking seed dormancy: revisiting heat-treatment duration on germination and subsequent seedling growth of oil palm (*Elaeis guineensis* jacq.) Progenies. *Journal of Agricultural Science*, **2**, 101-110.
- Hidayati, S.N., Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (2000). Morphophysiological dormancy in seeds of two north american and one eurasian species of *Sambucus* (Caprifoliaceae) with underdeveloped spatulate embryos. *American Journal of Botany*, **87**, 1669-1678.
- Hidayati, S.N., Baskin, J.M. and Baskin, C.C. (2001). Dormancy-breaking and germination requirements for seeds of *Symphoricarpos orbiculatus* (caprifoliaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 1444-1452.

- Hussey, G. (1958). An Analysis of the Factors Controlling the Germination of the Seed of the Oil Palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). *Annals of Botany*, **22**, 259-284.
- International Seed Testing Association (1999). International Rules for Seed Testing. *Seed Science and Technology*, **27**, Supplement, 333pp.
- Jimenez, V. M., Guevara, E., Herrera, J., Alizaga, R. and Bangerth, F. (2008). Changes in hormone concentrations during dormancy release of oil palm (*Elaeis guineensis*) seeds. *Seed Science and Technology*. **36**, 575-587
- Leubner-Metzger G. (2003b). Functions and regulation of b-1,3-glucanase during seed germination, dormancy release and after-ripening. *Seed Science Research* **13**, 17–34.
- Maguire, J.D. (1962). Speed of germination – and in selection for seedling emergence and vigor. *Crop Science*, **2**, 176-177.
- Martine, B.M., Laurent, K.K., Pierre, B.J., Eugene, K.K., Hilaire, K.T. and Justin, K.Y. (2009). Effect of storage and heat treatments on the germination of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seed. *African Journal of Agricultural Research*, **10**, 931-937.
- Mattos, J.R. (1977). Palmeiras do Rio Grande do Sul [Palms of Rio Grande do Sul]. *Roessleria*, **1**, 5-95.
- Moreno J.A. (1961). *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, RS, Secretaria da Agricultura
- Mota, F.S., Goedert, C.O., Lopes, N.F., Garcez, J.R.B. and Gomes, A.S. (1970). Balanço hídrico do Rio Grande do Sul. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **5**, 1-27.
- Moussa, H., Margolis, H.A., Dubé, P. and Odongo, J. (1998). Factors affecting the germination of doum palm (*Hyphaene thebaica* Mart.) seeds from the semi-arid zone of Niger, West Africa. *Forest Ecology and Management*, **104**, 27-41.

- Myint, T., Chanprasert, W., Srikul, S. (2010) Germination of seed of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) as affected by different mechanical scarification methods. *Seed Science and Technology*. **38**, 635-645.
- Nambara E, Okamoto M, Tatematsu K, Yano R, Seo M, Kamiya Y. (2010). Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Science Research* **20**, 55–67.
- Pérez, H.E. (2009). Promoting germination in ornamental palm seeds through dormancy alleviation. *Hort Technology*, **19**, 682-685.
- Pritchard, H.W., Wood, J.A. and Manger, K.R. (1993). Influence of temperature on seed germination and the nutritional requirements for embryo growth in *Arum maculatum* L. *New Phytologist*, **123**, 801-809.
- Rees, A.R. (1961). Effect of high-temperature pre-treatment on the germination of Oil Palm seed. *Nature*, **189**, 74-75.
- Rees, A.R. (1962). High-temperature Pre-treatment and the Germination of Seed of the Oil Palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). *Annals of Botany*, **26**, 569-581.
- Ribeiro, L.M., Souza, P.P., Rodrigues Jr, A.G., Oliveira, T.G.S. and Garcia, Q.S. (2011). Overcoming dormancy in macaw palm diaspores, a tropical species with potential for use as bio-fuel. *Seed Science and Technology*, **39**, 303-317.
- Rossato, M. (2007) *Recursos genéticos de butiás do Rio Grande do Sul*. 134p. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.
- Taab A., Andersson L. (2009). Seasonal changes in seed dormancy of *Solanum nigrum* and *Solanum physalifolium*. *Weed Research* **49**, 90–97.

- Tompsett, P.B. and Pritchard H.W. (1998). The effect of chilling and moisture status on the germination, desiccation tolerance and longevity of *Aesculus hippocastanum* L. Seed. *Annals of Botany*, **82**, 249-261.
- Tonietto, A., Schlindwein, G. and Tonietto, S.M. (2009). *Usos e potencialidades do butiazeiro*. [Uses and potential of Pindo palm]. FEPAGRO Circular Técnica, 26. Fepagro, Porto Alegre, 28p.
- Vandelook F., Van de Moer D., Van Assche J.A. (2008). Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. *Functional Ecology* **22**, 470–478.
- Waechter J.L. (1985). Aspectos ecológicos da vegetação de restinga do Rio Grande do Sul. *Comunicação do Museu de Ciências PUCRGS*, série Botânica **33**, 49-68.

ARTIGO 2

Ciclos de dormência controlam a emergência de plântulas de *Butia odorata*, uma palmeira dominante em formações savânicas do Sul do Brasil

Artigo a ser submetido ao Periódico Austral Ecology

ARTIGO 2

Ciclos de dormência controlam a emergência de plântulas de *Butia odorata*, uma palmeira dominante em formações savânicas do Sul do Brasil

Gilson Schlindwein^{1,2}, Carolina Casco Duarte Schlindwein² e Lucia Rebello Dillenburg³

¹ Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária, Rua Gonçalves Dias, 570, Bairro Menino Deus, CEP:90.130-060, Porto Alegre, RS, Brasil. Fone: +(55) (51) 3288-8030
E-mail: gilson-schlindwein@fepagro.rs.gov.br.

² Doutorando(a) do Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Ecologia, Av. Bento Gonçalves 9500, Av. Bento Gonçalves 9500, Bloco IV, prédio 43422, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: carolcasco@gmail.com

³ Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Av. Bento Gonçalves 9500, Bloco IV, Prédio 43423-2, Sala 214, 90501-970 Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: lucia.dillenburg@ufrgs.br

Título-curto: Germinação em sementes de *Butia odorata*

RESUMO: [*Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi] é uma palmeira que ocorre em formações savânicas nas regiões subtropicais do continente americano, onde sua regeneração se encontra ameaçada pelo manejo agrícola. Seus diásporos são dormentes após a dispersão, que ocorre durante o verão e o início do outono. O objetivo deste estudo foi investigar os efeitos sazonais e de micro-habitats sobre os processos de germinação e emergência de plântulas de *B. odorata*. Amostras de diásporos desta espécie foram semeadas no campo em áreas de solo descoberto e com cobertura vegetal para avaliação dos processos de germinação, viabilidade e dormência durante dois anos. Foi verificado que o calor age na liberação da dormência das sementes desta espécie de maneira cíclica, variando com a época em que são retiradas do solo. Sua germinação se concentrou durante o verão, quando a temperatura do solo foi mais elevada, enquanto que a emergência de plântulas ocorreu em períodos posteriores, quando as condições térmicas e hídricas se tornam menos extremas. Em ambientes abertos, foram registrados dois picos de germinação, no primeiro e no segundo verão, enquanto que, em áreas com cobertura vegetal, um único pico de germinação no segundo verão foi detectado e que superou o total registrado em áreas abertas. A viabilidade das sementes declinou de forma linear e mais acentuada nas áreas abertas. Assim, conclui-se que os diásporos de *B. odorata* apresentam ciclos sazonais de dormência, que proporcionam maior emergência de plântulas em períodos sujeitos a menor risco de mortalidade. Este processo pode ser potencializado pela presença de micro-habitats que elevam a germinação e prolongam a viabilidade das suas sementes.

Palavras-chave: regeneração, fenologia da germinação, micro-habitat, sazonalidade, palmeira.

INTRODUÇÃO

O momento e o local onde as sementes germinam são fatores cruciais das chances de uma planta completar seu ciclo de vida (Harper 1977). A dormência é um dos mecanismos capazes de assegurar que as sementes germinem na época e local adequado (Bewley 1997; Baskin & Baskin 2004; Fenner & Thompson 2005). Em espécies provenientes de ambientes abertos, onde os solos estão sujeitos a períodos de alta temperatura e baixa disponibilidade hídrica a dormência tem evoluído como um processo adaptativo fundamental para o estabelecimento de uma nova geração de plântulas (Meyer & Kitchen 1992; Hoyle *et al.* 2008). Segundo Benech-Arnold *et al.* (2000), a temperatura é o fator sazonal primário que regula alterações no estado de dormência, que, por sua vez, depende da mudança no teor de água das sementes. Estes fatores, regidos pelas condições climáticas, são capazes de controlar os ciclos de dormência das sementes, regulando sazonalmente sua germinação, e assim facilitando seu estabelecimento nos períodos mais favoráveis (Finch-Savage & Leubnar-Metzger 2006).

Durante o estabelecimento de uma planta, o arranjo e composição florística da vegetação vizinha exercem uma forte influência sobre a sua sobrevivência (Condit *et al.* 1994). Além da adaptação aos fatores ambientais, diferenças nas estratégias de germinação entre espécies tem o papel de reduzir a competição inter-específica (Chesson *et al.* 2004). Em ambientes abertos, solos pobres e com baixa capacidade de retenção de água acabam restringindo o estabelecimento das espécies que ali ocorrem. Nestas áreas a presença de manchas de vegetação pode minimizar estas limitações, estabelecendo sítios de recrutamentos de plântulas também definidos como “nichos de regeneração” (Grubb 1977). Neste contexto, o aumento do grau de estresse ambiental

numa determinada área tende a favorecer interações positivas entre diferentes espécies vegetais (Holmgren *et al.* 1997).

Butia odorata (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi (Arecaceae) ocorre em formações denominadas savânicas, palmar ou butiazal (Waechter 1985). Estas formações se encontram distribuídas nas regiões subtropicais a leste do continente americano. Seus frutos são dispersos do verão até o início do outono. Suas sementes são protegidas por uma estrutura lenhosa (endocarpo) e apresentam dormência após a maturação dos frutos. A estratificação em temperaturas de 40°C por períodos entre 3 e 4 semanas seguidos de uma redução para 30°C tem demonstrado ser um fator importante na liberação da dormência em diásporos intactos desta palmeira (Carpenter 1988a). Neste estudo, a resposta das sementes ao tratamento de pré-aquecimento demonstrou ser potencializada por períodos de armazenamento a seco. Segundo estes dados, a resposta da dormência a estes fatores pode ser decisiva na determinação de período e local mais favorável para o estabelecimento desta espécie.

O clima na região onde predominam as formações savânicas de *B. odorata* não apresenta uma sazonalidade marcante, caracterizando-se como subtropical úmido com valores médios anuais de precipitação entre 1.284 a 1.322 mm e temperatura média anual variando entre 18 e 19°C (Moreno 1961). Porém, eventos de períodos mais secos são verificados entre o início da primavera e o final do verão (Mota *et al.* 1970), quando as temperaturas freqüentemente ultrapassam os 30 °C. Períodos mais prolongados de exposição à radiação solar no verão fazem com que as temperaturas do solo em áreas expostas e próximas à superfície atinjam valores muito acima da condição atmosférica, além de contribuírem com o déficit hídrico resultante da evaporação. Além dos aspectos sazonais, as formações de palmares estão associadas a solos pobres e com baixa capacidade de retenção hídrica, acentuando eventos de seca. Estes fatores acabam

limitando a ocorrência somente daquelas espécies que são capazes de ajustar seus ciclos de vida nestes ambientes.

Nas áreas de palmares savânicos, além de espécies herbáceas, a palmeira *B. odorata* também está associada a outras espécies lenhosas que compõem pequenas manchas florestais. A presença destas manchas pode favorecer o estabelecimento de plântulas de *B. odorata* através da melhoria das condições micro-climáticas e edáficas (Geymonat & Rocha 2009), da proteção contra predadores e/ou exclusão da competição com outras espécies vegetais. No entanto, a implantação de pastagens em grande parte destas áreas reduz a presença destes micro-habitats e conseqüentemente o recrutamento de novos indivíduos de *B. odorata*. Segundo Rivas & Barilani (2004), no Uruguai, a falta de regeneração dos palmares desencadeou, ao longo do tempo, um processo de envelhecimento das populações de *B. odorata*, em sua maioria constituída unicamente por indivíduos adultos centenários. Levantamentos a campo apontam os rebanhos de gado como agentes diretos neste processo, em decorrência do pastejo e do pisoteio de indivíduos novos (Báez & Jaurena 2000). Cardozo (1999) relata que, além destes fatores, o cultivo de forrageiras exóticas nas áreas de butiazal do Uruguai reduz drasticamente a regeneração de *B. odorata* em função da competição por recursos. O mesmo tem sido constatado na maior parte dos remanescentes encontrados na região Sul do Brasil (Oliveira *et al.* 2007).

Informações sobre a importância da dormência nos processos sazonais de germinação e a influência de outras espécies vegetais na composição de micro-habitats sobre recrutamento de novos indivíduos de *B. odorata* poderão dar subsídios para práticas de manejo que garantam a regeneração desta palmeira em áreas de sua formação. Boa parte dos estudos que avaliam estes aspectos a campo está concentrada em espécies de ciclo curto, sendo praticamente inexistentes no grupo das palmeiras.

Assim, este estudo tem como objetivo avaliar a influência sazonal e de micro-habitats sobre os padrões de dormência e viabilidade das sementes e, conseqüentemente, sobre o recrutamento de plântulas de *B. odorata*. Para atingir estes objetivos, foram realizados estudos de semeadura a campo em dois ambientes distintos, em áreas abertas e no interior de mancha florestal, para o acompanhamento dos processos de viabilidade, dormência e emergência durante dois anos. A resposta da liberação da dormência aos tratamentos de pré-aquecimento foi avaliada após a passagem por diferentes períodos em condições de campo, através de ensaios em laboratório utilizando diásporos que não germinaram sob condições naturais.

A partir das características relatadas sobre a dormência de semente de *B. odorata* e sobre as condições climáticas em que esta espécie está distribuída, espera-se que períodos com alta temperatura no solo durante o verão liberem suas sementes da dormência. Com isto, um maior número de plântulas emergidas é esperado após o verão, quando as condições edáficas e climáticas tornam-se mais favoráveis ao seu estabelecimento. No entanto, também é esperado que estes padrões sazonais sejam afetados pela heterogeneidade espacial. Mais especificamente, nas áreas cobertas por manchas florestais e sujeitas a um menor grau de exposição solar, a expectativa é que haja um retardo no tempo de germinação e um aumento no tempo de viabilidade das sementes no solo.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O ensaio foi instalado em junho de 2008 numa área particular situada na margem oeste da Laguna dos Patos (30°53'47''S, 51°29'20''W), no município de Arambaré,

Rio Grande do Sul, Brasil (Fig. 1). A cobertura vegetal nesta região está condicionada aos solos desenvolvidos de sedimentos oriundos de sistemas deposicionais holocênicos, predominantemente lagunares, praias, eólicos, paludais, deltáicos e fluviais (Villwock & Tomazelli 1995). Estes tipos de sedimentos proporcionam, conforme as condições de drenagem, o aparecimento de diferentes tipos de vegetação (Waechter 1985). Em áreas topograficamente planas e com condições intermediárias de drenagem que separam as matas arenosas de zonas alagadas (banhados), a palmeira *B. odorata* surge como espécie dominante, associada a uma vegetação lenhosa, de pequeno porte, onde se destaca a presença das espécies *Sebastiania commersoniana*, *Myrciaria cuspidata*, *Eugenia myrcianthes* e *Myrsine umbellata*. O arranjo espacial destas espécies caracteriza fisionomicamente este tipo de formação como comunidades savânicas, palmares ou butiazais (Waechter 1985). A área foi escolhida por ter uma cobertura vegetal bastante heterogênea numa escala espacial pequena e com baixo manejo, o que favoreceu o tipo de delineamento experimental.

Coleta dos diásporos

Os frutos foram coletados em março de 2008 numa área próxima de onde foi instalado o experimento a campo. Os diásporos foram obtidos através da coleta de frutos caídos de 27 árvores em fase de dispersão escolhidas ao acaso, sendo utilizado como critério para coleta os frutos recentemente caídos e com parte ainda anexada à frutificação (cacho) da planta matriz. Após a coleta, os diásporos (endocarpo + sementes) foram separados da polpa (exocarpo + mesocarpo) por maceração dos frutos em peneira de aço e água corrente, seguida de secagem em ambiente não controlado de laboratório por uma semana. Depois de secos, os diásporos foram acondicionados por

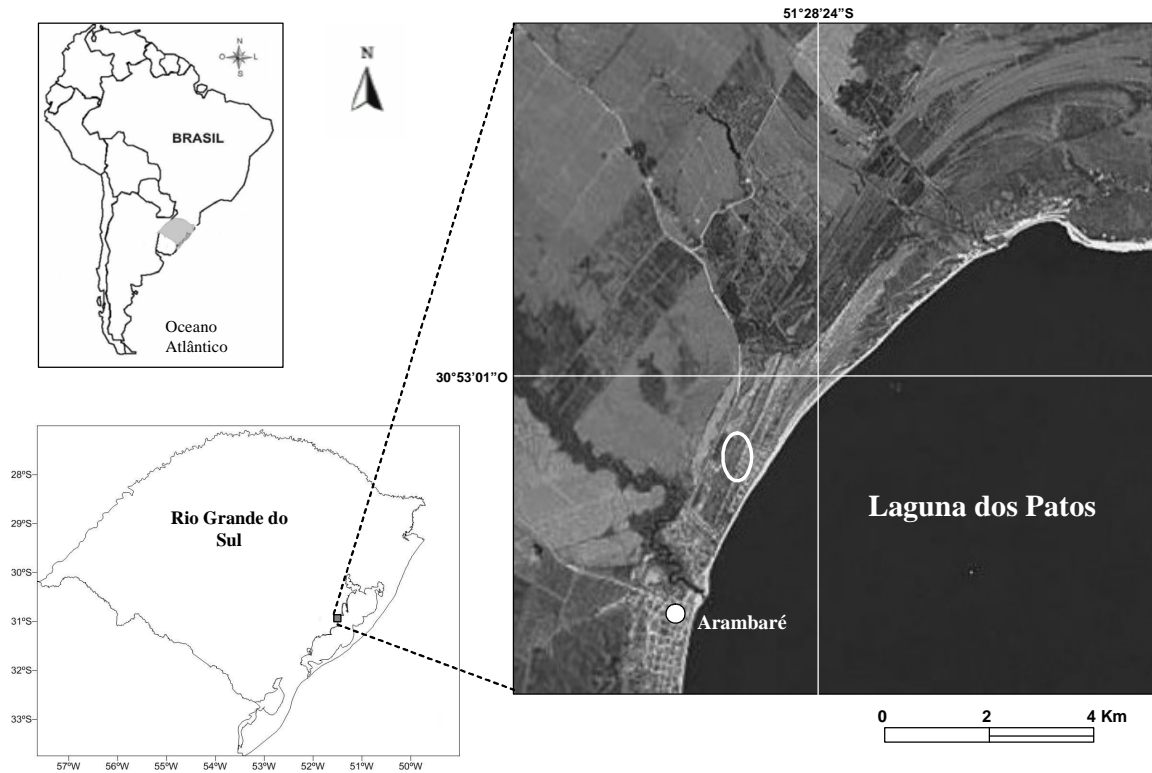


Figura 1. Área no município de Arambaré, situado próximo à orla da Laguna dos Patos, RS: a elipse indica a localização aonde foi instalado o experimento a campo.

três meses em ambiente refrigerado a 10 °C até o início da instalação do experimento a campo.

Delineamento experimental

As avaliações foram feitas durante dois anos, entre os meses de junho de 2008 e junho de 2010. Para avaliar a resposta das sementes de *B. odorata* às mudanças sazonais e de micro-clima, diásporos foram semeados a 5 cm da superfície do solo, em duas condições associadas com potenciais áreas de regeneração: área aberta - área esparsamente coberta por gramíneas; e mancha florestal - pequenos mosaicos formados por pequenos agrupamentos de espécies lenhosas que recobrem o solo em áreas entre dois e oito metros quadrados, e que atingem uma altura de um e três metros. Foram demarcados com estacas de madeira dois pontos, um para cada ambiente, arranjados em seis blocos, totalizando 12 pontos, onde as distâncias entre os ambientes de área aberta e mancha florestal variaram de 1 a 3 metros dentro de cada bloco. Os blocos foram distribuídos aleatoriamente numa área correspondente a 1 ha. Em cada ponto foram enterrados 10 sacos, confeccionados com uma malha fina de polietileno, com 54 diásporos cada, representativos das 27 plantas coletadas, ou seja, cada saco recebeu dois diásporos por planta, totalizando 540 diásporos em cada ponto. Os 10 sacos foram dispostos circularmente em torno de um ponto central, sendo que nas áreas abertas os pontos foram situados ao norte da área com cobertura vegetal, lado com maior exposição solar, e nas áreas de mancha florestal, na metade voltada para o lado sul. No momento da retirada, as amostras contendo os diásporos foram acondicionadas em sacos plásticos no campo para que mantivessem estáveis suas condições de umidade até chegar ao laboratório, onde foram feitas avaliações quanto à sua viabilidade, teor de umidade, resposta da dormência ao pré-aquecimento, germinabilidade e emergência de

plântulas. Neste período, também foram coletados, em cada ponto amostral, dados de temperatura e umidade do solo e incidência de luz.

Parâmetros meteorológicos

Os dados de temperatura do ar basearam-se na coleta de dados da estação meteorológica mais próxima, no município de Camaquã, a 40 Km da área de estudo ($30^{\circ}52'49''\text{S}$, $51^{\circ}48'50''\text{W}$). Os índices de precipitação foram obtidos a partir de dados coletados no próprio município, a 1 Km da área do experimento ($30^{\circ}54'07''\text{S}$, $51^{\circ}29'48''\text{W}$), fornecidos pela Agência Nacional das Águas (ANA). Estes dados foram analisados durante o período de estudo, sendo traçado o perfil da distribuição das precipitações totais e temperaturas médias, em intervalos de 10 dias (três dados decendiais / mês).

Condições do solo e luminosidade

Durante os dois anos, foram feitas coletas mensais de dados de temperatura e umidade gravimétrica do solo (UG%) e luminosidade nos pontos amostrais. Os dados foram obtidos através de avaliações pontuais realizadas mensalmente ao longo de um dia. As avaliações diárias de luz e temperatura do solo foram feitas concomitantemente sobre o centro de cada um dos 12 pontos amostrais, durante o período de luz solar, em intervalos de aproximadamente uma hora e meia. Dentro de cada um destes intervalos, foram efetuadas leituras pontuais de luz e temperatura em cada ponto amostral, avaliando-se um bloco de cada vez. As leituras de todos os seis blocos foram concluídas em um período de 15 minutos, aproximadamente. Os dados de temperatura do solo foi medida com o auxílio de geotermômetro para profundidade de 5 cm, na qual os

diásporos foram enterrados. A intensidade luminosa foi avaliada através de um luxímetro (Instrutherm; modelo LD-220).

Os valores de UG% foram obtidos a partir de amostras com 150 gramas de solo, aproximadamente, de um perfil de 0-10 cm, coletada durante o início da manhã em intervalos mensais. Estas amostras foram coletadas com auxílio de um trado em quatro pontos periféricos afastados externamente entre 10 e 30 cm das unidades amostrais e espaçados entre si de forma regular. As amostras de solo foram mantidas em sacos plásticos e pesadas em laboratório antes de serem secos por 24 horas em estufa de ventilação forçada em temperatura de 60 °C. O cálculo do UG% de cada um dos 12 pontos amostrados foi obtido pela diferença entre o peso de solo úmido e seco através da seguinte equação: $UG\% = [(P_w - P_d) / P_w] \times 100$, onde P_w é o peso da amostra de solo nas condições de campo e P_d é o peso da amostra de solo após a secagem em laboratório.

Germinação e emergência

Foram avaliados os parâmetros de germinação e emergência a partir da extração de um saco contendo as amostras dos diásporos em cada ponto amostral. Como cada diásporo possui de uma a três sementes, podendo assim apresentar mais de um evento de germinação ou emergência por unidade, as determinações de porcentagem destas duas foram feitas a partir da contagem dos diásporos com a presença de pelo menos uma semente germinada ou plântula emergida, respectivamente. Nas avaliações sazonais de germinação, não foram contabilizados os diásporos que já apresentavam emergência de tecido clorofilado da parte aérea, sendo esses utilizados para definir, separadamente em cada amostra, a porcentagem de emergência.

Teor de umidade das sementes

Para estas avaliações foram utilizados quatro diásporos selecionados ao acaso de cada amostra. A determinação da porcentagem de umidade das sementes (U%) foi feita pela secagem em estufa a 105 ± 3 °C por 18 horas, de acordo com método proposto pela International Seed Testing Association (1985). Para o cálculo de porcentagem de umidade foi utilizada a base úmida dos propágulos através da seguinte fórmula: $U\% = [(S_w - S_d) / S_w] \times 100$, onde S_w é o peso da amostra de sementes com as condições de umidade do campo e S_d é o peso da amostra de sementes após a secagem.

Viabilidade das sementes

Para os testes de viabilidade, foram extraídas sementes de 10 diásporos não germinados retirados ao acaso dentro de cada uma das amostras (sacos com 54 diásporos). Após a extração, os 10 diásporos foram quebrados para retirada das sementes (20 / amostra, aprox.), que foram cortadas e submetidas à solução de sal de tetrazólio 1% durante três horas em temperatura de 30°C. Após este período, as sementes foram lavadas em água corrente e em seguida feitas às leituras da proporção de sementes viáveis (embriões corados) e inviáveis (embriões não corados). Antes da semeadura no campo, também foi feita uma avaliação de viabilidade para determinar a taxa inicial de viabilidade, que foi estabelecida como referência para o cálculo da proporção de viáveis ao longo das avaliações sazonais.

Resposta ao pré-aquecimento em sementes recuperadas no solo

Visando avaliar a proporção de diásporos cuja liberação da dormência permanecia condicionada por regimes de pré-aquecimento, durante os diferentes períodos de tempo de enterramento no solo, 20 diásporos não germinados na amostra

foram acondicionados em sacos plásticos e incubados a 40 °C por 36 dias em laboratório (pré-aquecimento) e em seguida incubados a 30 °C durante 42 dias. O restante dos diásporos não germinados nas amostras foi utilizado para a composição de um grupo controle (sem pré-aquecimento) mantido a 30°C por 90 dias, condição considerada próxima da ideal para germinação, avaliando, assim, as sementes que estariam aptas a germinar sem estímulo de pré-aquecimento. O número de diásporos nas amostras do grupo controle foi reduzido à medida que aumentaram as taxas de diásporos germinados no campo ao longo do experimento. O período de pré-aquecimento utilizado nestas avaliações foi estabelecido a partir de um ensaio que testou intervalos de 0, 12, 24, 36 e 48 dias (dados não mostrados), realizado na amostra logo após a colheita, optando-se pelo intervalo que gerou maior número de diásporos germinados (36 dias). A partir destes dados, foram estabelecidos os valores iniciais de emergência dos tratamentos com e sem pré-aquecimento.

Análise estatística

A comparação da emergência em laboratório de plântulas de *B. odorata* em diásporos recuperados do solo em diferentes áreas (área aberta e mancha florestal) e em diferentes períodos ao longo de dois anos (de junho de 2008 até junho de 2010) foi feita a partir de uma Anova bifatorial dentro dos tratamentos com e sem pré-aquecimento. A mesma análise foi feita para comparação entre as áreas e os tratamentos dentro de cada período. A análise separada destes fatores foi feita devido à baixa emergência em amostras sem o pré-aquecimento. Assim, este procedimento foi adotado visando reduzir a heterogeneidade de variância que seria produzida no caso de uma análise conjunta com três fatores. Uma Anova bifatorial também foi usada para comparação dos dados de germinação, emergência e viabilidade no campo entre diferentes períodos do ano e

nas duas áreas avaliadas. Antes das análises, os dados de germinação e emergência foram transformados em arco-seno visando estabilização das variâncias.

Em caso de significância estatística da Anova ($\alpha = 0,05$), aplicou-se o teste DMS (diferença mínima significativa) para separação das médias. Análises de regressão foram utilizadas para verificar a resposta da germinação das sementes às variações de temperatura do solo nas diferentes unidades experimentais.

RESULTADOS

Variações meteorológicas e mudanças nas condições de umidade no solo e sementes

Os índices de precipitação apresentaram uma distribuição regular durante os dois anos de avaliação (Fig. 2A). No entanto, constataram-se eventos curtos de estiagens durante o verão, que, somados à elevação da temperatura, reduziram de forma acentuada as médias de UG% (Fig. 2B). As áreas de mancha florestal apresentaram médias de UG% no solo superiores as das áreas abertas, mas estas apenas foram significativas durante os períodos mais úmidos. Em todas as avaliações, não houve diferenças significativas no teor de umidade das sementes entre as duas áreas para o mesmo período. Nos meses de novembro e dezembro de 2008, que marcaram o início do primeiro verão, foram registrados períodos sucessivos de menor UG% no solo com índices inferiores a 2%. Este período coincidiu com reduções sazonais significativas nas médias de umidade dos diásporos de butiazeiro, com valores próximos a 14% nas duas áreas avaliadas. Nas demais avaliações sazonais, estas médias não apresentaram diferenças significativas, oscilando entre 17,8 e 20% (Fig. 2B).

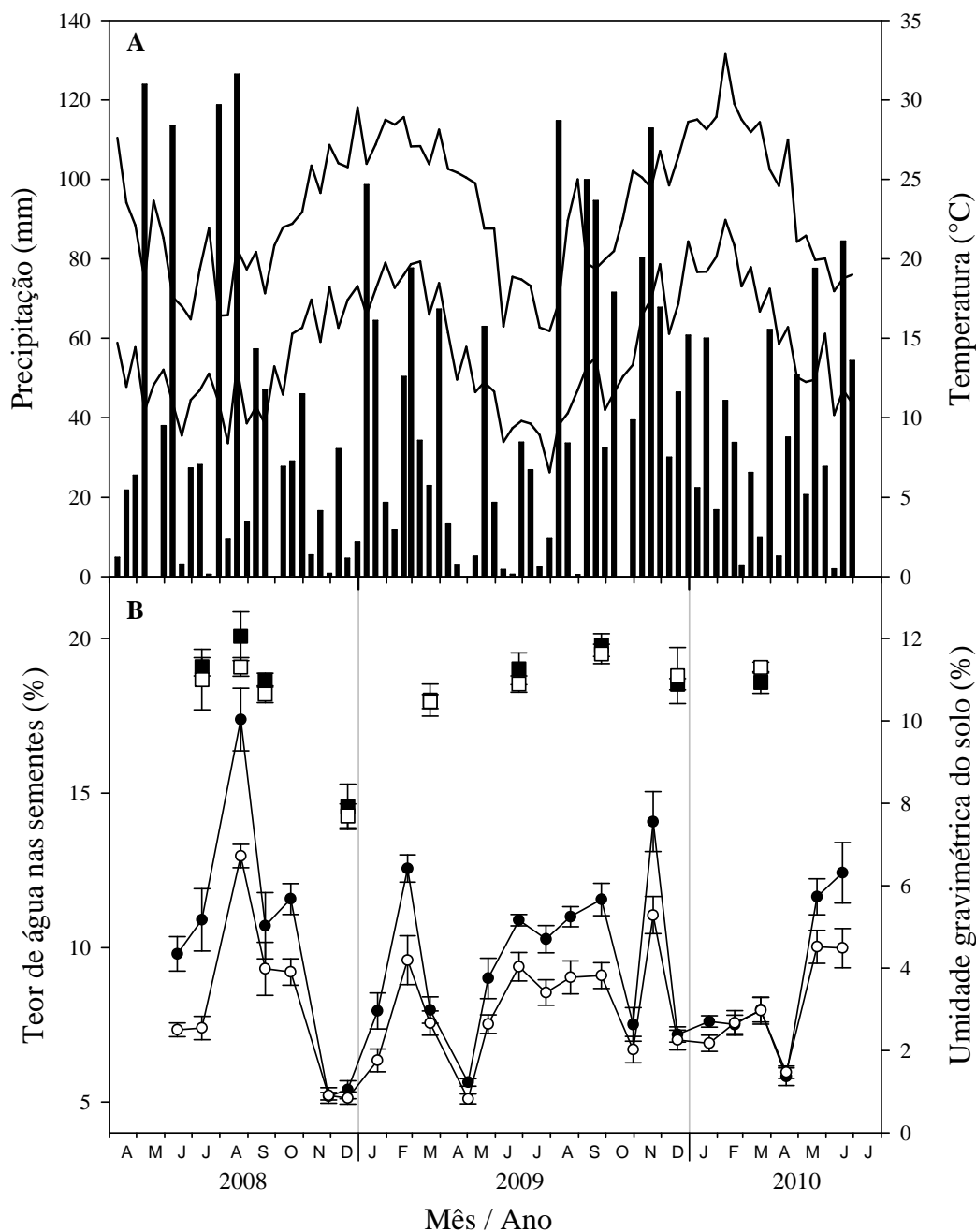


Fig. 2. (A) Variações de precipitação e temperaturas do ar, durante o período de estudo. Cada mês esta representado por três períodos decendiais, de precipitação total (barras) e temperaturas máximas e mínimas (linha). (B) Umidade gravimétrica do solo (círculos com linha) e teor de água das sementes (quadrado) durante avaliações sazonais em áreas de fragmento (símbolos fechados) e áreas abertas (símbolos abertos). Cada ponto representa médias e erro padrão de seis repetições.

Viabilidade das sementes

A redução no número de sementes viáveis ocorreu progressivamente ao longo dos dois anos de avaliações (Fig. 3). O número médio de sementes viáveis nas áreas abertas se manteve menor do que nas áreas de mancha florestal ao longo de todo o período de avaliações a campo. Porém apenas na última avaliação houve diferença significativa entre as áreas ($P = 0,029$), chegando a uma proporção de sementes viáveis de 48% nas áreas abertas e de 62% nas áreas de mancha florestal.

Variação sazonal na resposta a regimes de pré-aquecimento

Os diásporos recém colhidos utilizados para compor a amostra semeada no campo apresentaram taxas de emergência de 15% quando submetidas ao tratamento de pré-aquecimento e incubados a 30 °C. Diásporos da mesma amostra, sem este tratamento e que foram mantidos incubados numa temperatura constante de 30°C por 90 dias, não resultaram em emergência de plântulas (Fig. 4).

Os valores de emergência das amostras submetidas ao pré-aquecimento foram influenciados significativamente pelo período sazonal ($P < 0,0001$), que por sua vez mostrou interação ($P = 0,008$) com as áreas avaliadas. Depois da semeadura, os índices de emergência de amostras retiradas do solo e submetidas à quebra de dormência pelo método de pré-aquecimento foram significativamente superiores ($P < 0,0001$) ao controle dentro de cada período em todas as avaliações (Fig. 4). As amostras do controle apresentaram baixos índices de emergência, com poucas variações ao longo de todo período sazonal.

As sementes que foram submetidas ao pré-aquecimento depois de serem enterradas nas áreas abertas obtiveram um aumento significativo nas taxas de emergência após o primeiro mês em relação aos diásporos recém colhidos, enquanto

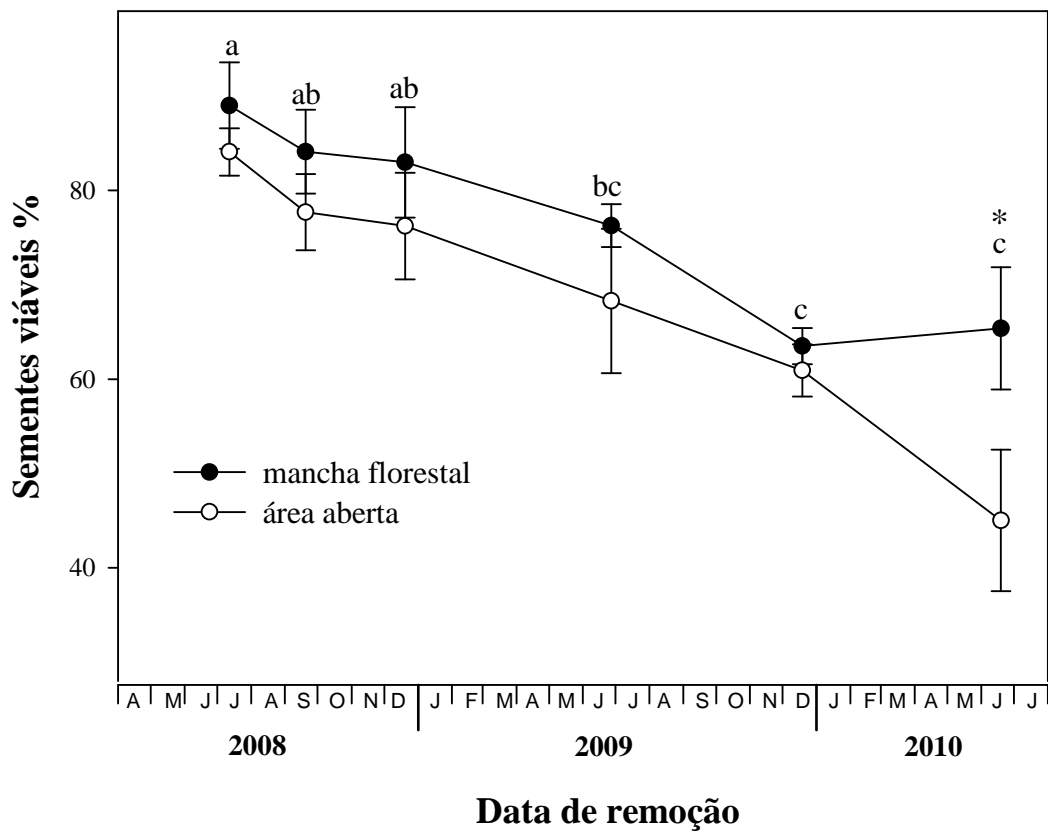


Fig. 3. Porcentagem de sementes viáveis enterradas a 5 cm no solo em condições de campo entre junho de 2008 e junho de 2010 em áreas de fragmento florestal (símbolos fechados) e áreas descobertas (símbolos abertos). Cada ponto representa média e erro padrão de seis observações. * indica diferença significativa pelo teste DMS ($\alpha = 0,05$) entre as duas áreas durante o mesmo período.

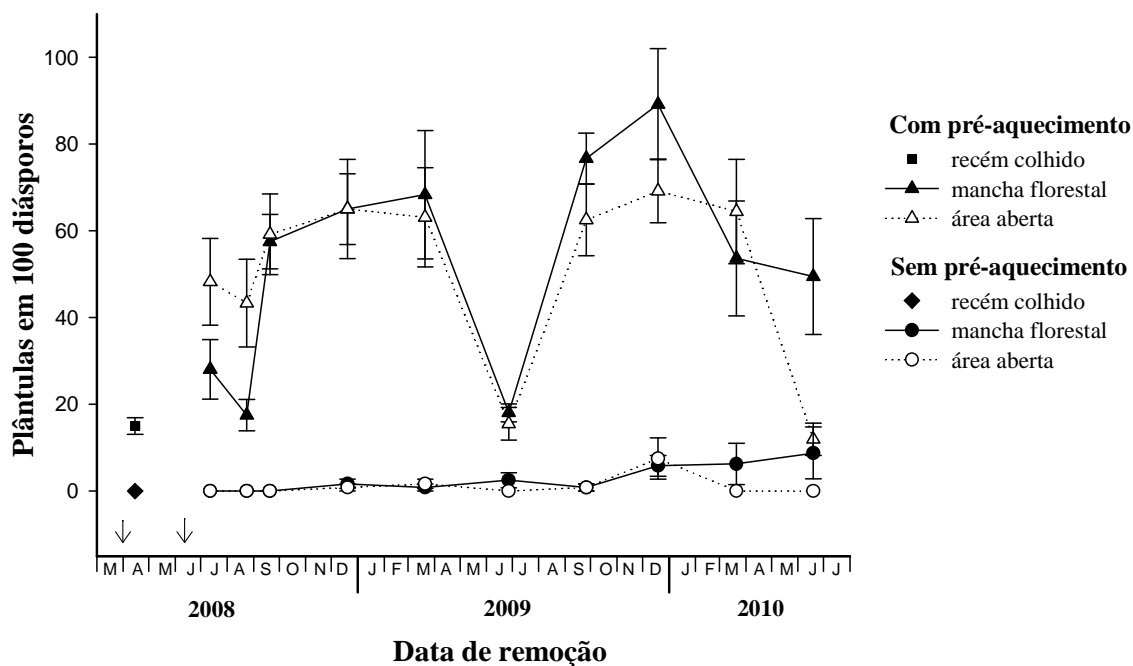


Fig. 4. Emergência em laboratório de amostras retiradas do solo em áreas de interior de mancha florestal e áreas abertas após estratificação a 40°C por 36 dias, "pré-aquecimento" seguidos por 30°C por 42 dias; e incubação a 30°C por 120 dias sem "pré-aquecimento". Cada ponto representa média e erro padrão de seis amostras entre 15 e 20 endocarpos. A avaliação inicial antes da semeadura no campo esta representada pelos pontos isolados, média e erro padrão de três repetições de 54 diásporos. As setas indicam os momentos da coleta e da semeadura no campo.

nas amostras oriundas de áreas de mancha florestal este aumento só foi detectado após o terceiro mês. Após este primeiro trimestre, as amostras submetidas ao pré-aquecimento apresentaram padrões semelhantes nas duas áreas, com picos de emergência entre dezembro e março de 2009. O mês de junho de 2009 registrou uma redução significativa nas amostras provenientes das duas áreas, e em setembro de 2009 os índices de emergência retomaram suas elevações nas duas áreas, mas de maneira mais pronunciada nas amostras retiradas de áreas de mancha florestal em relação às de áreas abertas. Nas últimas avaliações em 2010 uma nova redução nas médias de emergência foi registrada nas duas áreas, com destaque para as áreas abertas.

Ao longo do período de 36 dias de pré-aquecimento não foram detectados diásporos germinados em nenhuma das avaliações, sendo este processo iniciado apenas após a redução da temperatura para 30°C. Apesar das diferenças no número de plântulas emergidas com o tratamento de pré-aquecimento entre as amostras enterradas no solo por diferentes períodos, não houve mudanças significativas no tempo de emergência (dados não apresentados). Assim, depois de receberem o tratamento de pré-aquecimento e serem incubadas a 30 °C, a emergência iniciou entre sete e nove dias estabilizando-se após 35 dias em média, uma semana antes do final das avaliações.

Germinação e emergência de plântulas em condições de campo

O aumento nas taxas de germinação e a emergência de plântulas ocorreram durante o verão e outono, respectivamente, após a elevação das temperaturas do solo, mantendo-se baixas durante as demais estações do ano (Fig.5). Estes padrões revelaram efeitos significativos da sazonalidade na germinação ($P < 0,0001$) e emergência ($P = 0,023$) e interação entre período de medida e a área avaliada ($P < 0,0001$).

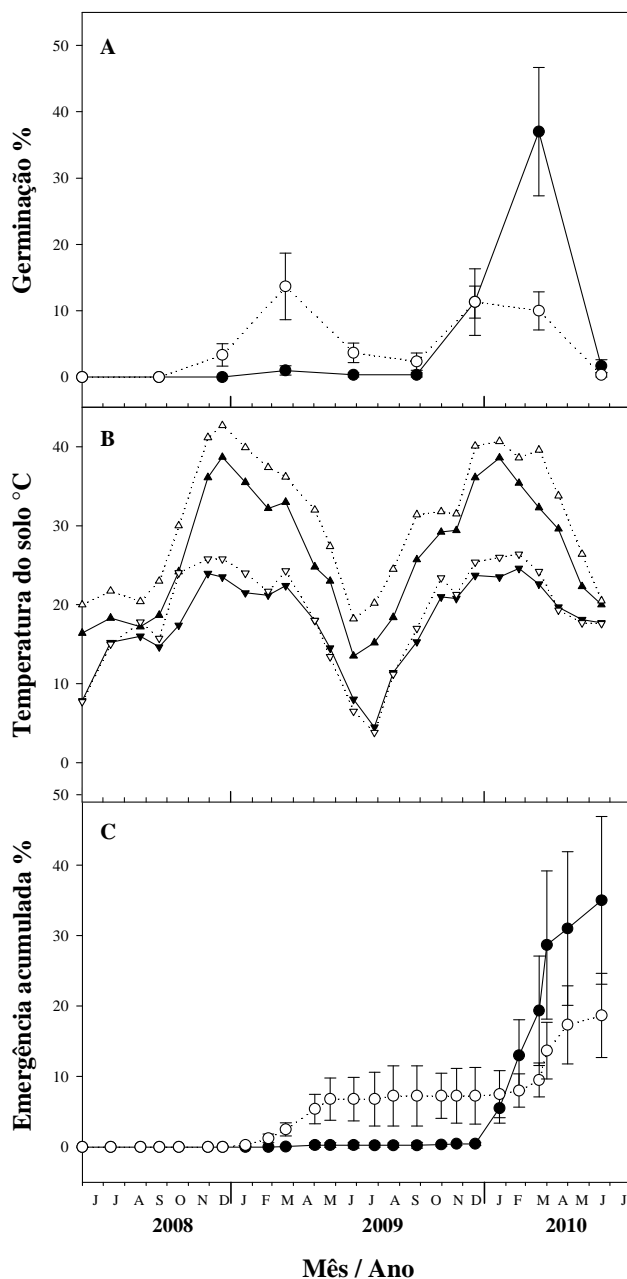


Fig. 5. Porcentagem de diásporos com germinação (A); temperaturas máximas e mínimas do solo em condições de campo (B) durante os anos de 2008 e 2010; e porcentagem acumulada de diásporos com emergência de plântulas (C). Os dados de emergência e germinação estão representados pela média e o erro padrão de seis repetições de 54 diásporos. As temperaturas do solo estão representadas pela média das máximas e mínimas dos seis pontos amostrados mensalmente durante o curso diário. Símbolos fechados indicam áreas de mancha florestal e símbolos abertos áreas sem cobertura.

As áreas abertas registraram dois picos de germinação durante o primeiro e segundo verão, que, em relação à germinação final, corresponderam a 38% e 48% do total, respectivamente, enquanto que nas áreas de moita foi constatado um único pico, que concentrou 95% do total durante o segundo verão (Fig. 5A). O primeiro pico de germinação em áreas abertas ocorreu oito meses após o plantio (março de 2009), após as médias das temperaturas máximas do solo superarem os 40 °C. Neste mesmo período, as áreas de mancha florestal, onde as temperaturas máximas do solo estiveram em média 3,5 °C menores do que nas áreas abertas, a germinação se manteve praticamente nula.

Nas avaliações de junho e setembro do mesmo ano, houve uma redução nas taxas de germinação nas duas áreas, período em que as temperaturas máximas do solo de ambas não ultrapassaram os 30 °C e as mínimas estiveram abaixo dos 10 °C. Durante o segundo ano, as duas áreas apresentaram um aumento nas taxas de germinação a partir de setembro de 2009, sendo este aumento mais acentuado nas áreas de mancha florestal. Após março de 2010, as taxas de germinação reduziram nas duas áreas para valores próximos a 1%, acompanhando a redução na temperatura média do solo (Figs. 5A e 5B).

As variações de emergência acompanharam os pulsos de germinação, com o incremento no número de plântulas contabilizadas ocorrendo cerca de 90 dias após os picos de germinação (Fig. 5C).

Diferenças na composição e na estrutura dos mosaicos de vegetação das áreas de mancha florestal resultaram em condições heterogêneas no grau de atenuação luminosa que variou entre 50 e 83%, com média de 72% (dados não apresentados). Conseqüentemente, estas variações afetaram os padrões de temperatura do solo, que se correlacionou positiva e linearmente com a intensidade luminosa ($R^2 = 0,93$).

Analisando o efeito destas variações sobre os padrões de emergência das áreas com cobertura vegetal, constatou-se uma correlação significativa entre as taxas de emergência e a temperatura média do solo de maneira linear e positiva (Fig. 6A). Na área aberta, com maior exposição à radiação solar e com temperaturas do solo mais elevadas, também foram detectadas variações ocasionadas pela incidência solar e pela proximidade de elementos arbustivos. No entanto, não foi detectado um padrão linear de correlação entre a temperatura do solo e a emergência de plântulas nos pontos avaliados desta área (Fig. 6B).

DISCUSSÃO

Sementes de *B. odorata* apresentaram dormência primária, que aliada à manutenção da sua viabilidade no solo, pode prevenir sua germinação logo após a dispersão. Segundo Thompson & Grime (1979), este comportamento aumenta as chances destas sementes serem incorporadas ao solo em sítios mais favoráveis para sua germinação e o estabelecimento de plântulas. Dados obtidos em laboratório mostraram-se coerentes com as avaliações de campo, indicando que a superação parcial da dormência das sementes desta espécie ocorre após a passagem por períodos com temperaturas próximas aos 40°C. De maneira geral, estes dados concordam com os resultados obtidos por Carpenter (1988a), que obteve a maior proporção de quebra de dormência para esta espécie após seus diásporos serem hidratados e incubados por três semanas a 40°C, antes de germinarem em temperatura constante de 30°C. Ciclos diários nas condições térmicas do solo no campo revelam que as temperaturas máximas podem permanecer em faixas próximas às condições de pré-aquecimento (40°C) por períodos entre duas e cinco horas durante o verão (dados não apresentados), dependendo das

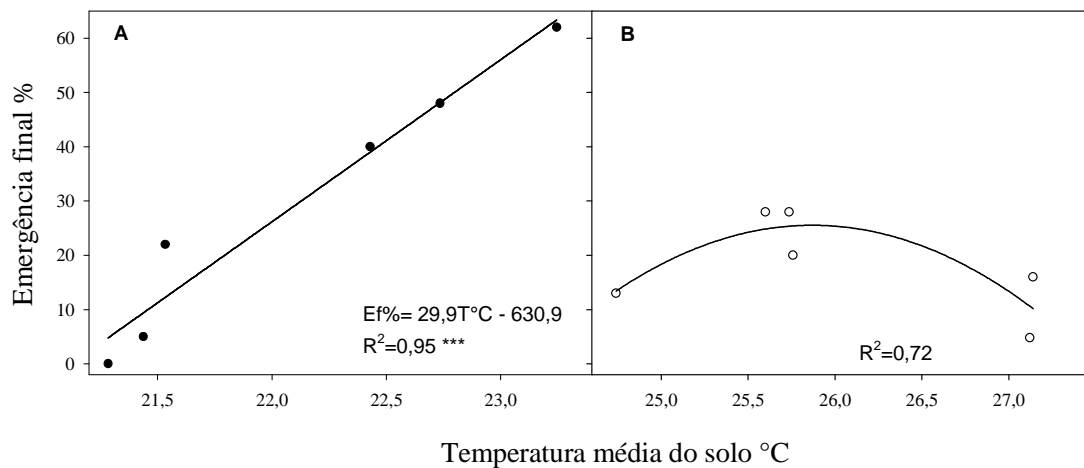


Fig. 6. Relação entre a porcentagem de emergência e as médias extraídas das temperaturas médias mensais obtidas ao longo de dois anos de avaliações entre 2008 e 2010, em áreas de mancha florestal (A) e áreas abertas (B). *** indica $P < 0,001$.

condições de sombreamento. Assim, a soma térmica em condição de pré-aquecimento requerida para superação da dormência e o início da germinação pode variar muito entre as áreas; em parte, isto explicaria as diferenças encontradas no recrutamento de plântulas entre as duas áreas durante o primeiro e o segundo verão.

Regimes com alta temperatura têm se mostrado essencial para germinação de sementes de diferentes espécies da família Arecaceae (Broschat & Donselman 1986; Carpenter 1988a, 1988b; Carpenter & Ostmark 1993). A palmeira *Elaeis guineensis* concentra muitos estudos, que também revelam a necessidade de períodos de 40 °C em diásporos parcialmente hidratados para quebra da dormência dos mesmos (Hussey 1958; Rees 1961; 1962; Jimenez *et al.* 2008). Este comportamento sugere que esta espécie adota uma estratégia para que a quebra da dormência ocorra na época mais quente e seca, resultando no estabelecimento das suas plântulas durante os períodos mais úmidos e favoráveis do ano (Rees 1961). Estratégia que converge com os dados obtidos neste estudo para *B. odorata*, e também encontrada em espécies provenientes de regiões com clima sujeito a ciclos sazonais de seca combinada a altas temperaturas (Meyer & Kitchen 1992; McIvor & Howden 2000; Hoyle *et al.* 2008).

Nos dois primeiros meses de avaliação, ocorridos no inverno, os diásporos de *B. odorata* desenterrados das áreas abertas e sujeitas a maior amplitude de umidade e temperatura resultaram em maior proporção de sementes germinadas em laboratório em resposta ao pré-aquecimento do que os diásporos desenterrados nas áreas de manchas. Carpenter (1988a) verificou, em laboratório, que o armazenamento seco dos diásporos por 90 dias potencializava o efeito do pré-aquecimento sobre a liberação da dormência desta espécie, sendo que este efeito potencializador aumentou quando a temperatura de armazenamento, que variou de 10 a 30 °C, foi mais elevada. Já Broschat (1998), verificou um declínio do potencial germinativo em avaliações com diásporos

armazenados pelo mesmo período e nas mesmas temperaturas, porém em condições que provavelmente geraram maior umidificação dos diásporos do que a condição de armazenamento imposto por Carpenter (1988a). Estes dados revelam condições específicas de pós-maturação nos períodos iniciais após a dispersão, condições estas determinadas pelo micro-hábitat, e que podem alterar a sensibilidade das sementes ao estímulo do pré-aquecimento responsável pela quebra da dormência. Este comportamento poderia também explicar um pouco das diferenças de emergência registradas entre as áreas durante as avaliações de campo. As maiores taxas de emergência em resposta ao pré-aquecimento ocorreram em amostras retiradas entre a primavera e o verão, ocorrendo uma acentuada redução no inverno nas duas áreas. Neste período, a sensibilidade aos tratamentos de pré-aquecimento foi reduzida a valores similares aos obtidos em sementes frescas da amostra antes da semeadura no campo, revelando ciclos de dormência. Padrões semelhantes a estes foram reportados por Taab & Andersson (2009) num estudo com espécies anuais, onde os ciclos de dormência foram associados a mudanças sazonais na temperatura do solo. Segundo Facelli & Chesson (2008), ciclos de dormência podem prevenir o risco de uma germinação em períodos transitórios, que, mesmo expressando condições favoráveis, antecedem períodos susceptíveis à escassez de recursos necessários para a sobrevivência durante a fase de estabelecimento. Neste contexto, esta estratégia em *B. odorata*, poderia evitar que aquelas sementes não germinadas após a passagem por temperaturas elevadas no primeiro verão, germinassem logo após o inverno seguinte (segundo ano), o que ocasionaria o esgotamento precoce das suas reservas, limitando assim as chances de manter suas plântulas durante períodos mais quentes e secos do verão.

Eventos de indução e liberação de dormência podem ser ocasionados por variações nas condições de hidratação (Hoyle *et al.* 2008; Sholten *et al.* 2009). Assim,

além da temperatura, mudanças nas condições hídricas das sementes de *B. odorata*, verificadas após o primeiro verão em que as sementes passaram enterradas no solo, também podem estar envolvidas com os ciclos de dormência, conforme mostram os dados deste estudo. Além da dormência, este processo também afeta a viabilidade das sementes. A menor disponibilidade de umidade durante períodos mais prolongados em áreas abertas também esteve relacionada com a queda mais acentuada da viabilidade das sementes nestas áreas comparadas às do interior de mancha florestal. Por sua vez, esta redução na viabilidade das sementes também correspondeu a menores taxas de emergência após o pré-aquecimento em laboratório durante a última avaliação, confirmando uma redução mais acelerada do poder germinativo em sementes destas amostras.

Com base nos resultados obtidos com *B. odorata* neste estudo é possível inferir sobre o tipo e os mecanismos envolvidos com a dormência das suas sementes. Carpenter (1988a) revelou que o crescimento de embriões de *B. odorata* ocorre logo após sua remoção do interior da semente, da mesma forma que Hussey (1958) havia constatado em embriões de *Elaeis guineensis*. Sementes destas palmeiras caracterizam-se pela formação de um opérculo na região micropilar (Hussey 1958). A ação de enzimas que atuam na hidrólise nos tecidos desta região do endosperma facilita o processo de expansão do embrião através do alívio mecânico, ao mesmo tempo em que disponibilizam as reservas para sua nutrição (Da Silva *et al.* 2007; Taab & Andersson 2009; Vandeloock *et al.* 2008). Assim, a resistência mecânica pode constituir um componente fisiológico e estar relacionada aos tecidos do endosperma metabolicamente ativos, que podem responder a variações de temperatura provocadas por mudanças sazonais. Recentemente, estudos com *Elaeis guineensis* têm comprovado a ação fisiológica de tratamentos de pré-aquecimento na superação da dormência das suas

sementes (Jimenez *et al.* 2008). Este tipo de dormência pode ser classificado, segundo Baskin & Baskin (1998), como dormência fisiológica não profunda, podendo ocorrer de forma cíclica e ser regulado por regimes de umidade e temperatura (Probert 2000).

Os padrões de dormência de *B. odorata* também demonstraram ser bastante influenciados numa escala de micro-habitat. Sementes plantadas em áreas abertas iniciaram sua germinação mais cedo, distribuindo suas plântulas durante dois verões. Com este comportamento, áreas menos estáveis puderam ampliar as chances de estabelecimento, minimizando o maior risco de mortalidade de suas plântulas e a redução mais acentuada da viabilidade das sementes (Facelli 2005). Já as sementes recuperadas nas áreas de moita concentraram a germinação em um único pulso no segundo verão. Segundo Facelli & Temby (2002) as plântulas que colonizam estas áreas, podem contar com a presença destes refúgios de vegetação para sua sobrevivência em anos desfavoráveis.

Ciclos de dormência é uma característica comum em espécies anuais sujeitas a períodos críticos de umidade e temperatura (Facelli & Temby 2002; Facelli & Chesson 2008; Taab & Andersson 2009), mas pouco relatado em espécies de ciclo longo, como em *B. odorata*, sendo praticamente inexistentes dentro do grupo das palmeiras. Assim, além do controle da germinação por ciclos de dormência, *B. odorata* ainda conta com uma produção anual contínua de diásporos, que mantém a sua capacidade de regeneração em uma larga escala de tempo. Este comportamento permite que esta palmeira possa colonizar áreas com limitações de recursos para o estabelecimento de outras espécies, além de manter localmente as suas populações.

Barot *et al.* (1999) e Barot & Gignoux (2003) relatam a importância de manchas florestais na constituição de sítios que melhoram as condições hídricas e nutricionais para o estabelecimento de plântulas de palmeiras dominantes em formações de savanas.

Neste contexto, nossos dados convergem com os estudos que demonstram a importância das interações positivas (facilitação, *sensu* Callaway 1995) nestes ambientes. Uma análise em menor escala revelou uma relação positiva e linear entre a luminosidade e a temperatura do solo dos fragmentos florestais analisados. Da mesma forma, a temperatura do solo destes fragmentos esteve linear e positivamente relacionada à emergência de *B. odorata*. Já nas áreas abertas, onde a maior radiação solar elevou a temperatura do solo para um faixa superior às encontradas nas áreas com fragmento, estes padrões não foram observados. De maneira geral, estes padrões revelam que capões são agentes facilitadores importantes para o estabelecimento de *B. odorata*, desde que não excedam os limites mínimos de radiação que restrinjam as condições térmicas do solo necessárias para quebra da dormência da suas sementes.

Estes padrões de emergência em ambientes mais sombreados e menos suscetíveis ao estresse hídrico e térmico no solo também poderia ser compensado pela ocupação de camadas mais profundas do solo. A presença de sementes relativamente grandes de *B. odorata* confere a estes propágulos a habilidade de romper camadas mais espessas durante a germinação (Bond *et al.* 1999). Este comportamento é favorecido pela germinação criptógea da espécie, que também auxilia na exploração de zonas mais profundas do solo (Tahir *et al.* 2007). Esta característica de germinação está relacionada com espécies de palmeiras que formam savanas em regiões tropicais semi-áridas (Tahir *et al.* 2007), e consiste numa adaptação a eventos de seca e fogo (Dowe 2010). Esta prevenção, em *B. odorata*, é reforçada pelo confinamento das suas sementes dentro de um endocarpo lenhoso. Ao mesmo tempo, a combinação destas características faz com que a radiação solar não tenha ação direta sobre as suas sementes, tornando-as indiferentes a este estímulo e mais dependentes das condições térmicas do solo.

O deslocamento da germinação de sementes de *B. odorata* para o interior de manchas florestais ou zonas mais profundas do solo também poderia estar conferindo vantagens através do alívio competitivo. Este processo poderia ocorrer entre *B. odorata* e espécies herbáceas co-ocorrentes, uma vez que estas geralmente possuem sementes menores e dependem de estar distribuídas nas camadas mais superficiais do solo, onde a luz muitas vezes é um requerimento para germinação (Foster & Janson 1985). Em geral, estas espécies apresentam crescimento rápido, podendo imprimir vantagem competitiva em relação à plântula de *B. odorata* em ambientes abertos (Grime 1979). Alguns estudos, mostram que estas espécies, por possuírem uma alta razão raiz : parte aérea e um número grande de raízes finas nas camadas superficiais do solo, estabelecem vantagem sobre plântulas de espécies arbóreas (Tilman 1988; Espigares *et al.* 2004). No entanto, as condições de sombreamento são limitantes ao desenvolvimento de muitas espécies herbáceas, mesmo que estas tenham maior capacidade competitiva por água e nutrientes e que nestas áreas também haja maior disponibilidade destes recursos (Goldberg & Miller 1990). Nestes ambientes, este comportamento conferiria vantagem às plântulas de butiazeiro sobre aquelas espécies menos tolerantes ao sombreamento. Estas diferentes estratégias de colonização e ocupação de micro-habitats seria um mecanismo importante de coexistência entre as espécies vegetais através da partição de recursos.

Resumidamente, os dados deste estudo mostraram que as sementes de *B. odorata* apresentam ciclos de dormência regulados por variações sazonais em condições de campo, através de mudanças na resposta a regimes de alta temperatura durante a liberação da sua dormência. Estes ciclos de dormência fazem com que a germinação da espécie ocorra com maior intensidade durante o verão para que o maior número de plântulas emergidas ocorra nas condições ambientais mais amenas posteriores a este

período. Embora os regimes de umidade e temperatura interajam no processo de dormência, a forma com que cada um destes fatores influenciam neste processo precisa ser melhor investigada. A heterogeneidade de ambientes resultante da presença de pequenos mosaicos florestais neste ecossistema pode proporcionar sítios mais favoráveis à regeneração desta espécie.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Pesquisa do Ministério da Ciência e Tecnologia pelo apoio financeiro concedido e a equipe do Laboratório de Tecnologia de Sementes da Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária pelo auxílio na preparação dos testes. Este trabalho é parte integrante da tese de doutorado do primeiro autor, desenvolvido no Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

REFERÊNCIAS

- Báez F. & Jaurena M. (2000) Regeneración del palmar de butiá (*Butia odorata*) en condiciones de pastoreo – Relavamiento de establecimientos rurales de Rocha. *Fichas didácticas*, Rocha, Uruguay: Probides.
- Barot S. & Gignoux J. (2003) Neighbourhood analysis in the savanna palm *Borassus aethiopum*: interplay of intraspecific competition and soil patchiness. *J. Veg. Sci.* **14**, 79-88.
- Barot S., Gignoux J. & Menaut J. (1999) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* **80**, 1987-2005.

- Baskin C. C. & Baskin J. M. (1998) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, CA: Academic Press.
- Baskin J. M. & Baskin C. C. (2004) A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* **14**, 1–16.
- Benech-Arnold R. L., Sanchez R. A., Forcella F., Kruk B.C. & Ghersa C. M. (2000) Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* **67**, 105-122.
- Bewley J. D. (1997) Seed germination and dormancy. *Plant Cell* **9**, 1055–66.
- Bond W. J., Honig M & Maze K. E. (1999) Seed size and seedling emergence: allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia* **120**, 132-36.
- Broschart T. K. (1998) Pindo palm (*Butia capitata*) seed germination revisited. In: *Horticulture Newsletter of the University of Florida Fort Lauderdale Research & Education Center*. (ed. A. W. Meerow) Florida: TropicLine.
- Broschat T. K. & Donselman H. (1986) Factors affecting storage and germination of *Chrysalidocarpus lutescens* seeds. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* **111**, 872-77.
- Callaway R.M. (1995) Positive interaction among plants. *Bot. Rev.* **61**, 306-49.
- Cardoso M. C. L. (1999) El Palmar, la palma y el butiá. Rocha. *Fichas didácticas*, Rocha, Uruguay: Probides.
- Carpenter W. J. (1988a) Seed after-ripening and temperature influence *Butia capitata* germination. *Hort. Sci.* **23**, 702-03.

- Carpenter W. J. (1988b) Temperature affects seed germination of four Florida palm species. *Hort. Sci.* **23**, 336-37.
- Carpenter W. J. & Ostmark E. R. (1993) Embryo cap removal and high-temperature exposure stimulate rapid germination of needle palm seeds. *Hort. Sci.* **28**, 904-07.
- Chesson P., Gebauer R. L. E., Schwinning S., Huntly N., Wiegand K., Ernest M. S. K., Sher A., Novoplansky A. & Weltzin J. K. (2004) Resource pulses, species interactions and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* **141**, 236–53.
- Condit R., Hubbell S. P., Foster R. B. (1994) Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* **75**, 671-80.
- da Silva E. A. A., de Melo D. L. B., Davide A. C., de Bod N., Abreu G. B., Faria J. M. R. & Hilhorst H. W. M. (2007) Germination ecophysiology of *Annona crassiflora* seeds. *Ann. Bot.* **99**, 823–30.
- Dowe J. L. (2010) *Australian Palms: Biogeographic Ecology and Systematics*. John Leslie. Csiro Publishing. 290 p.
- Espigares T., López-pintor A. & Benayas J. M. R. (2004) Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition-Facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologia* **26**, 121-128.
- Facelli J. M. & Chesson P. (2008) Cyclic dormancy, temperature and water availability control germination of *Carrichtera annua*, an invasive species in chenopod shrublands. *Austral Ecol.* **33**, 324-28.

- Facelli J. M., Chesson P. & Barnes N. (2005) Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology* **86**, 2998–3006.
- Facelli J. M. & Temby A. M. (2002) Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecol.* **27**, 422–32.
- Fenner M. & Thompson K. (2005) *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Finch-Savage W. E. & Leubner-Metzger G. (2006) Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* **171**, 501–23.
- Foster S. A. & Janson C. H. (1985) The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* **66**, 773–80.
- Geymonat G & Rocha N. (2009) *M'Butiá Ecosistema único en el mundo*. Castilho, Uruguay: Casa Ambiental.
- Goldberg D. E. & Miller T. E. (1990) Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology* **71**, 213–225.
- Grime J. P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. New York: John Wiley and Sons. 222 p.
- Grubb P. J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* **52**, 107–45.
- Harper J. L. (1977) *Population biology of plants*. London, Academic Press.

- Holmgren M., Scheffer M. & Huston M. A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**, 1946-57.
- Hoyle G. L., Daws M. I., Steadman K. J. & Adkins S.W. (2008) Mimicking a semi-arid tropical environment achieves dormancy alleviation for seeds of Australian native Goodeniaceae and Asteraceae. *Ann. Bot.* **101**,701-08.
- Jimenez V. M., Guevara E., Herrera J., Alizaga R. & Bangerth F. (2008) Changes in hormone concentrations during dormancy release of oil palm (*Elaeis guineensis*) seeds. *Seed Sci. Tech.* **36**, 575-87.
- Hussey G. (1958) An Analysis of the Factors Controlling the Germination of the Seed of the Oil Palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). *Ann.Bot.* **22** , 259-84.
- International Seed Testing Association (1985) International rules for seed testing. Rules *Seed Sci.Tech.* **13**, 299-355.
- Mcivor J. G. & Howden M. S. (2000) Dormancy and germination characteristics of herbaceous species in the seasonally dry tropics of northern Australia. *Austral Ecol.* **25**, 213-22.
- Meyer S. E. & Kitchen S. G. (1992) Cyclic seed dormancy in the short-lived perennial *Penstemon palmeri*. *J. Ecol.* **80**, 115-22.
- Moreno J. A. (1961) *Clima do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, RS: Secretaria da Agricultura.
- Mota F. S., Goedert C. O., Lopes N. F., Garcez J. R. B. & Gomes A. S. (1970) Balanço hídrico do Rio Grande do Sul. *Pesq. Agro.Bras.* **5**, 1-27.

- Oliveira M. L. A. A., Senna R. M., Neves M. T. M. B., Blanck M., Boldrini I. L. (2007) Flora e Vegetação. In: *Biodiversidade. Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul* (orgs. F. G. Becker, R. A. Ramos, L. de A. Moura) pp. 46-56. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Probert R. J. (2000) The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. In: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. (ed. M. Fenner) pp. 261–292. CAB International, Wallingford.
- Rees A. R. (1961) Effect of high-temperature pre-treatment on the germination of Oil Palm seed. *Nature* **189**, 74-75.
- Rees A. R. (1962) High-temperature Pre-treatment and the Germination of Seed of the Oil Palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). *Ann. Bot.* **26**, 569-81.
- Rivas M. & Barilani A. (2004) Diversidad, potencial productivo y reproductivo de los palmares de *Butia odorata* (MART.) Becc. de Uruguay. *Agrociência* **8**, 11-20.
- Scholten M., Donahue J., Shaw N. L. & Serpe M. D. (2009) Environmental regulation of dormancy loss in seeds of *Lomatium dissectum* (Apiaceae). *Ann. Bot.* **103**, 1091–101.
- Taab A. & Andersson L. (2009) Seasonal changes in seed dormancy of *Solanum nigrum* and *Solanum physalifolium*. *Weed Res.* **49**, 90–97.
- Tahir S. M., Mu'azu S., Khan A. U. & Iortsuun, D. N. (2007) Studies on the germination and seedling characteristics of the savanna palm trees. *Science World Journal* **2**, 25-31.
- Thompson K. & Grime J. P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in 10 contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**, 893–921.

- Tilman D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structures of plant communities*. pp.361. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- Vandelook F., Van de Moer D. & Van Assche J. A. (2008) Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. *Func. Ecol.* **22**, 470–78.
- Villwock J. A. & Tomazelli L. J. (1995) Geologia costeira do Rio Grande do Sul. *Notas técnicas (CECO/UFRGS)* **8**:1-45
- Waechter J. L. (1985) Aspectos ecológicos da vegetação de restinga do Rio Grande do Sul. *Com. Mus. Ciênc. PUCRGS*, sér. Bot. **33**, 49-68.

ARTIGO 3

**Efeito da época de semeadura e de micro-habitats sobre o recrutamento de
plântulas da palmeira *Butia odorata***

Artigo a ser submetido ao Periódico Austral Ecology

ARTIGO 3

Efeito da época de semeadura e de micro-habitats sobre o recrutamento de plântulas da palmeira *Butia odorata*

Gilson Schlindwein^{1,2}, Carolina Casco Duarte Schlindwein² e Lucia Rebello Dillenburg³

¹ Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária, Rua Gonçalves Dias, 570, Bairro Menino Deus, CEP:90.130-060, Porto Alegre, RS, Brasil. Fone: +(55) (51) 3288-8030
E-mail: gilson-schlindwein@fepagro.rs.gov.br.

² Doutorando(a) do Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Ecologia, Av. Bento Gonçalves 9500, Av. Bento Gonçalves 9500, Bloco IV, prédio 43422, 91540-000, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: carolcasco@gmail.com

³ Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Av. Bento Gonçalves 9500, Bloco IV, Prédio 43423-2, Sala 214, 90501-970 Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: lucia.dillenburg@ufrgs.br

Título-curto: Recrutamento de plântulas de *Butia odorata*

Resumo: [*Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi] é uma palmeira que ocorre em regiões subtropicais da América do Sul em ambientes abertos onde a vegetação é fisionomicamente condicionada pela pecuária e pela condição edáfica. Estes fatores afetam o recrutamento de plântulas desta espécie, que depende da germinação de suas sementes em momentos e locais favoráveis. O objetivo deste estudo foi investigar os efeitos da época de semeadura e de micro-habitats sobre os processos de recrutamento de plântulas desta espécie. Após a quebra da dormência, diásporos desta espécie foram semeados no campo em dois ambientes (área abertas e mancha florestal), e em duas épocas (outubro de 2009 / março de 2010) para avaliação do recrutamento das plântulas, através dos parâmetros de emergência, sobrevivência, herbivoria e crescimento. Os diásporos semeados após o verão (março de 2009) e no interior de manchas florestais produziram um maior recrutamento de plântulas desta palmeira comparado com aqueles semeados antes do verão (outubro de 2010) e em áreas abertas. Este comportamento foi resultante da menor emergência de plântulas provenientes de diásporos semeados antes do verão, e que foi relacionado com o aumento progressivo da temperatura do solo neste período. Este efeito foi atenuado pela presença de manchas florestais, que também contribuiu para as maiores taxas de sobrevivência e crescimento das plântulas, e menor incidência de herbivoria. Estes dados são coerentes com a estratégia de dormência adotada por esta espécie, que condicionam sua germinação para períodos e ambientes com menores riscos, minimizando falhas no estabelecimento de plântulas provocadas pela exposição à alta temperatura do solo no verão.

Palavras-chave: emergência de plântulas, facilitação, estabelecimento, dormência, butiazeiro.

INTRODUÇÃO

A estrutura da vegetação e seus processos dinâmicos são ajustados em grande escala aos padrões climáticos (Woodward 1987). O ciclo de vida das plantas, assim como o de outros seres vivos, está diretamente relacionado a mudanças sazonais de temperatura, disponibilidade hídrica e luz, entre outros fatores. Devido ao comportamento sésil das plantas terrestres, eventos de dispersão e germinação são decisivos, pois promovem interações entre as plantas de um determinado local e dessas com o ambiente (Tilman 1994). Entre vários fatores, a radiação solar é uma das maiores fontes de heterogeneidade ambiental, pois implica não apenas na disponibilidade de luz, como altera drasticamente a temperatura do solo, resultando também em variações na disponibilidade hídrica no sistema. Mudanças temporais e espaciais nestes parâmetros são decisivas no processo de germinação de sementes, sendo este evento crucial para que as plântulas possam sobreviver e atingir a fase adulta (Barot & Gignoux 2003).

A cobertura vegetal exerce um forte impacto neste fator, uma vez que o sombreamento limita a entrada de energia solar na superfície do solo, reduzindo a evaporação e fornecendo proteção contra injúrias do calor, muitas vezes responsáveis pela mortalidade de plântulas (Farmer 1997). Durante uma curta escala de espaço e de tempo, o estabelecimento de uma determinada espécie pode ser favorecido, dentro de pequenas manchas florestais, por interações positivas, como a facilitação (Callaway 1995). Isto ocorre, quando a presença de uma dada espécie aumenta a sobrevivência e/ou crescimento de outra, seja diretamente, amenizando condições abióticas (temperatura, umidade e nutrientes), ou indiretamente, via interações com outras espécies (dispersão, parasitismo, mutualismo, competição e herbivoria) (Zaluar & Scarano 2000). Por outro lado, como as plantas espacialmente competem por luz, água e nutrientes, o interior de manchas florestais também pode ter efeitos negativos sobre o

estabelecimento de plântulas (Davis *et al.* 1999; Meiners & Handel 2000; Nilsson *et al.* 2002). Algumas espécies produzem compostos alelopáticos, capazes de inibir a germinação e o desenvolvimento inicial de outras (Hiero & Callaway 2003). No entanto, nas comunidades vegetais, em condições de estresse abiótico, parece haver uma tendência em direção às interações positivas (Holmgren *et al.* 1997; Brooker & Callaghan 1998). A complexidade destas associações é relatada em alguns estudos (Franco & Nobel 1989; Dickie *et al.* 2005) que demonstram a dependência da posição e distância da planta beneficiária com a planta facilitadora, bem como sua relação com a espécie e o tamanho da planta focal (Callaway & Walker 1997).

O butiazeiro [*Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi] é um representante do grupo das palmeiras que está associada com formações vegetais esparsas e de pequeno porte, normalmente condicionadas por solos pobres e pouco desenvolvidos, limitantes para muitas espécies vegetais. É uma das espécies mais representativa do gênero *Butia*, que está restrito à América do Sul, e também a que ocupa uma distribuição mais austral, estendendo-se do extremo sul do Brasil até o Uruguai, principalmente ao longo da faixa litorânea (Reitz 1974; Glassman 1979). Em algumas regiões, a espécie surge como elemento dominante sobre áreas de campo. Nestas áreas, a grande concentração de indivíduos dá um caráter savânico à fisionomia destas formações, também denominadas de palmares ou butiazais (Waechter 1985).

Nas últimas décadas vem sendo relatado um forte declínio na regeneração desta espécie (Rivas & Barilani 2004), sendo que o pastejo e o pisoteio do gado, através da atividade pecuária, seriam as principais causas (Báez & Jaurena 2000). Além disto, a introdução de espécies, com maior capacidade competitiva, cultivadas como forragem nestas áreas, é apontada como uma possível causa da redução no recrutamento de novos indivíduos de *B. odorata* (Rivas & Barilani 2004; Oliveira *et al.* 2007; Ramos *et al.*

2007). Apesar do seu caráter heliófito, indivíduos jovens desta palmeira são encontrados frequentemente crescendo abaixo de pequenas manchas florestais. Como estas formações estão associadas a solos pobres e com baixa capacidade de retenção hídrica, as plântulas poderiam estar se beneficiando da presença destas manchas em função da melhoria nas condições de umidade e temperatura, além da proteção contra a ação do pastejo. Considerando este aspecto, o manejo intensivo com pastagens poderia ser um fator crítico, tanto pelo efeito direto do pastejo, como, indiretamente, em função da diminuição de micro-hábitats favoráveis ao recrutamento desta espécie.

O diásporo de *B. odorata* é denominado de pirênio, caracterizado pela presença de um endocarpo lenhoso, que envolve de uma até três sementes no seu interior. Sua dispersão ocorre durante o verão, quando suas sementes apresentam dormência primária, prevenindo com isto a germinação imediata e também aumentando as chances de suas plântulas se estabelecerem em períodos e locais mais favoráveis. Uma das condições apontadas como relevante na superação da dormência é a passagem dos diásporos por períodos de 3 a 4 semanas em solo úmido a 40°C (estratificação quente), antes que possam germinar em temperaturas de 30°C (Carpenter 1988; Schlindwein *et al.* 2007). Este mecanismo faz com que a dormência seja superada no campo durante o verão, quando as temperaturas do solo podem superar 40°C, dependendo da interação entre profundidade da semente no solo e exposição deste à radiação solar. Estes fatores contribuem para que a germinação se concentre durante o final do verão, momento em que há uma redução nas temperaturas do solo, propiciando condições ambientais mais favoráveis ao estabelecimento das plântulas (ver artigo 2).

Mudanças ambientais e na disponibilidade de recursos são esperadas ao longo do curso sazonal e interagem com a estrutura espacial de micro-hábitats. No entanto, mudanças nos padrões climáticos e alterações antropogênicas na estrutura destes

ambientes podem afetar estes processos e, conseqüentemente, comprometer a regeneração dos palmares savânicos de *B. odorata*. Conhecer o quanto as estratégias de dormência e germinação adotadas por esta espécie contribuem para o sucesso no recrutamento de novos indivíduos dentro de uma escala sazonal e de micro-hábitat é de extrema relevância. A partir destes conhecimentos, será possível compreender aspectos sobre a ecologia e evolução da espécie, além de contribuir para a elaboração de sistemas de manejo nestas áreas que sejam compatíveis com sua regeneração. Portanto, o objetivo deste estudo é avaliar a influência do período do ano e do sombreamento criado por pequenas manchas florestais sobre a emergência, mortalidade, herbivoria e crescimento de plântulas de *B. odorata*. Para cumprir o objetivo proposto, foram semeados no campo diásporos de *B. odorata* em dois períodos, antes e após o verão, e em duas condições, área aberta e mancha florestal. Para testar os efeitos destes fatores sobre as plântulas, os diásporos passaram por tratamentos de quebra de dormência em laboratório antes de serem semeados no campo.

Para contemplar os objetivos deste estudo foram estabelecidas as seguintes hipóteses: (1) diásporos de *B. odorata*, cuja germinação foi induzida na primavera a partir da redução da dormência em laboratório, apresentarão um menor recrutamento de plântulas nos primeiros meses comparados aos diásporos germinados após o verão; (2) com o alívio da dormência, estas diferenças serão resultantes da maior mortalidade de plântulas no verão do que pelas variações de emergência entre as duas épocas de semeadura; (3) a presença de manchas florestais resultará em maiores taxas de recrutamento e crescimento de plântulas em relação às áreas abertas; e (4) este efeito será maior durante a primeira semeadura (antes do verão), período supostamente menos favorável, revelando interações entre os dois fatores; (5) o aumento no recrutamento de plântulas em áreas de mancha florestal será provocado pela menor mortalidade de

plântulas decorrentes de melhorias das condições micro-climáticas e não por possíveis efeitos da herbivoria.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O ensaio foi instalado em junho de 2008 numa área particular com aproximadamente 400 hectares, situada na margem oeste da Laguna dos Patos (30°53'47''S, 51°29'20''W), no município de Arambaré, Rio Grande do Sul, Brasil. A cobertura vegetal nesta região está condicionada aos solos desenvolvidos de sedimentos oriundos de sistemas deposicionais holocênicos, predominantemente lagunares, praias, eólicos, paludais, deltaicos e fluviais (Villwock & Tomazelli 1995). Estes tipos de sedimentos proporcionam, conforme as condições de drenagem, o aparecimento de diferentes tipos de vegetação (Waechter 1985). Em áreas topograficamente planas e com condições intermediárias de drenagem que separam as matas arenosas de zonas alagadas (banhados), a palmeira *B. odorata* surge como espécie dominante, associada a uma vegetação lenhosa, de pequeno porte, onde se destaca a presença das espécies *Sebastiania commersoniana*, *Myrciaria cuspidata*, *Eugenia myrcianthes* e *Myrsine umbellata*. O arranjo espacial destas espécies caracteriza fisionomicamente este tipo de formação como comunidades savânicas, palmares ou butiazais (Waechter 1985). O clima desta região (Fig. 1) não apresenta uma sazonalidade marcante, caracterizando-se como subtropical úmido, com valores médios

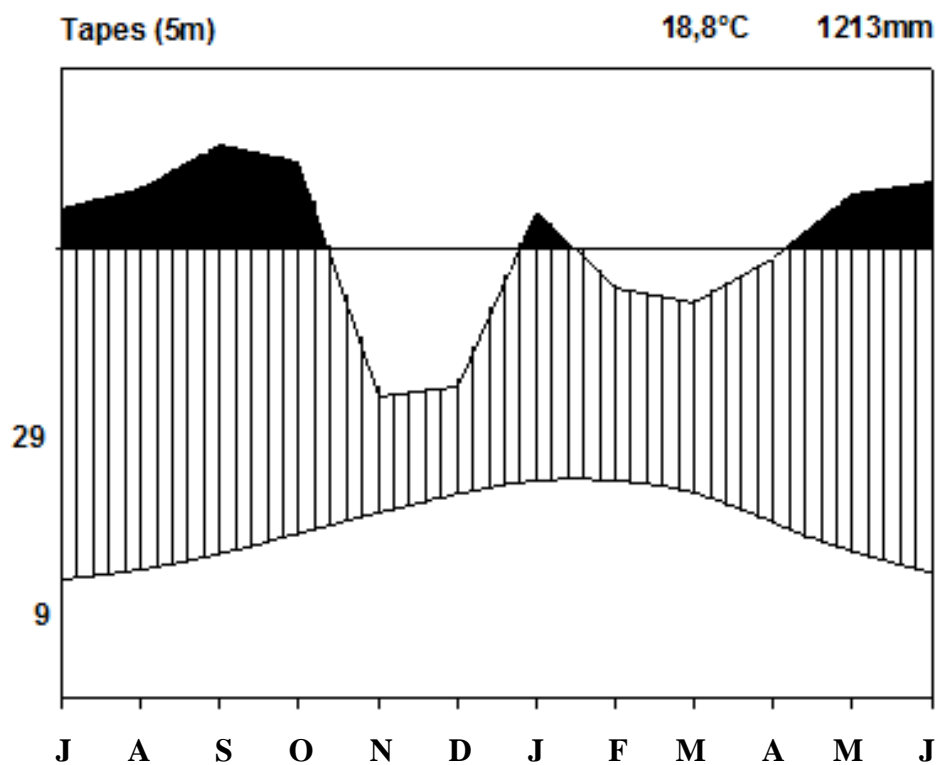


Fig. 1. Diagrama climático do município de Tapes, elaborado segundo Walter (1986), (Fonte: Atlas Agroclimático do Estado do Rio Grande do Sul – Seção de Ecologia Agrícola / Instituto de Pesquisas Agronômicas).

anuais de precipitação entre 1.284 e 1.322 mm e temperatura média anual variando entre 18 e 19°C (Moreno 1961). A principal atividade nesta área é a pecuária, sendo que o manejo irregular do gado não permite estabelecer parâmetros de densidade de indivíduos por hectare. No entanto, as condições restritivas ao fornecimento de forragem, principalmente durante o inverno, fazem com que o gado exerça forte pressão de pastejo sobre as espécies vegetais ocorrentes.

Coleta dos diásporos

Os frutos foram coletados em março de 2008, em uma área próxima de onde, posteriormente, foi instalado o experimento a campo. Os diásporos utilizados no experimento foram obtidos através da coleta de frutos caídos de uma única planta em fase de dispersão escolhida ao acaso, minimizando assim, o efeito da variabilidade genética sobre os tratamentos. Após a coleta, os diásporos (endocarpo + sementes) foram separados da polpa (exocarpo + mesocarpo) por maceração dos frutos em peneira de aço e água corrente, seguida de secagem em ambiente não controlado de laboratório por uma semana. Depois de secos, os diásporos foram acondicionados em ambiente refrigerado a 10 °C até o início da instalação do experimento a campo.

Delineamento experimental

Para avaliar a interação entre o local e a época de semeadura sobre o recrutamento de plântulas, foi instalado um experimento a campo em esquema fatorial em blocos. Os dois fatores considerados foram cobertura vegetal e época de semeadura. Cada fator foi avaliado em dois níveis, com semeaduras em áreas de mancha florestal e sobre solo descoberto, realizadas em duas épocas, uma em outubro de 2009 (primavera) e outra em março de 2010 (outono).

O seis blocos utilizados neste estudo foram distribuídos aleatoriamente numa área onde predominam, além dos agrupamentos de *B. odorata*, pequenos mosaicos de vegetação distribuídos sobre solo esparsamente recoberto por indivíduos herbáceos. A área escolhida, onde prevalecem estas características, também favorece o surgimento de indivíduos jovens de *B. odorata* e compreende longas faixas paralelas à linha litorânea, intercaladas por banhados e estreitos contínuos de matas de pequeno porte. O tamanho total da área selecionada para este estudo acompanha uma destas faixas, correspondendo a uma porção longitudinal de 200 metros de comprimento e aproximadamente 50 metros de largura, totalizando um hectare. Dentro desta área, cada um dos seis blocos foi selecionado para que fosse constituído por uma mancha florestal circundada por uma ampla área descoberta adjacente. As manchas florestais contidas nos blocos foram caracterizadas quanto ao tamanho, penetração de luz, temperatura do solo e composição florística de seus indivíduos lenhosos. De maneira geral, as manchas florestais eram constituídas por indivíduos lenhosos de uma até seis espécies, que abrangiam uma área de solo entre um e oito metros quadrados e altura entre um e três metros. A espécie *S. commersoniana* foi à única que esteve presente em todas as manchas selecionadas, confirmando sua típica ocorrência nestas formações (Dillenburg *et al.* 1992).

Durante a primeira semeadura, em outubro de 2009, foram utilizados os diásporos coletados e armazenados em câmara úmida com 100% de UR e temperatura de 10° C, sendo o restante mantido nestas condições até a segunda semeadura. Antes de serem semeados dentro dos blocos selecionados, os diásporos de *B. odorata* passaram por tratamentos de estratificação em bandejas com areia úmida, mantidas em câmaras de germinação a uma temperatura de 40°C por 28 dias, método adotado para reduzir a dormência das sementes desta espécie, adaptado de Carpenter (1988). Após este

tratamento, uma amostra com quatro repetições de 15 diásporos foi retirada e testada como procedimento controle em incubadoras com temperatura constante de 30 °C constante e UR de 100%, condições indicadas para obtenção de uma rápida germinação. O restante dos diásporos foi semeado no campo, com 60 diásporos para cada bloco, sendo 30 destes no interior de mancha florestal e a outra metade na área adjacente sem cobertura florestal. Em cada condição e bloco, a semeadura destes 30 diásporos foi subdividida em dois pontos com 15 diásporos, dispostos circularmente ao redor de um ponto central demarcado com estacas de madeira, constituindo sub-parcelas. Tanto nas áreas de mancha, quanto nas áreas de solo descoberto as sub-parcelas foram posicionadas em lados opostos do centro da mancha florestal em sentido norte-sul (Fig. 2). Este delineamento foi utilizado visando minimizar o efeito da incidência solar sobre os parâmetros avaliados. Cada diásporo dentro destas sub-parcelas foram plantados numa profundidade de 5 cm e separados por intervalos de 5 cm entre si, sendo que as distâncias entre as respectivas áreas de solo descoberto e manchas florestais variaram de 0,5 a 1 m dentro dos blocos. Antes da semeadura dos diásporos, as sub-parcelas foram preparadas pela remoção da vegetação herbácea e da biomassa de raízes contidas dentro de toda área circular correspondente a 25 cm diâmetro em uma profundidade de 10 cm.

Na segunda semeadura (março / 2010) o mesmo procedimento da primeira foi rigorosamente seguido. Assim, nesta etapa, utilizou-se o restante dos diásporos armazenados, sendo também realizada uma avaliação inicial de germinação como procedimento controle em laboratório. Esta semeadura foi realizada nos mesmos blocos, com o mesmo delineamento, sendo que as sub-parcelas foram instaladas ao lado daquelas implantadas durante a primeira semeadura e separadas destas por uma

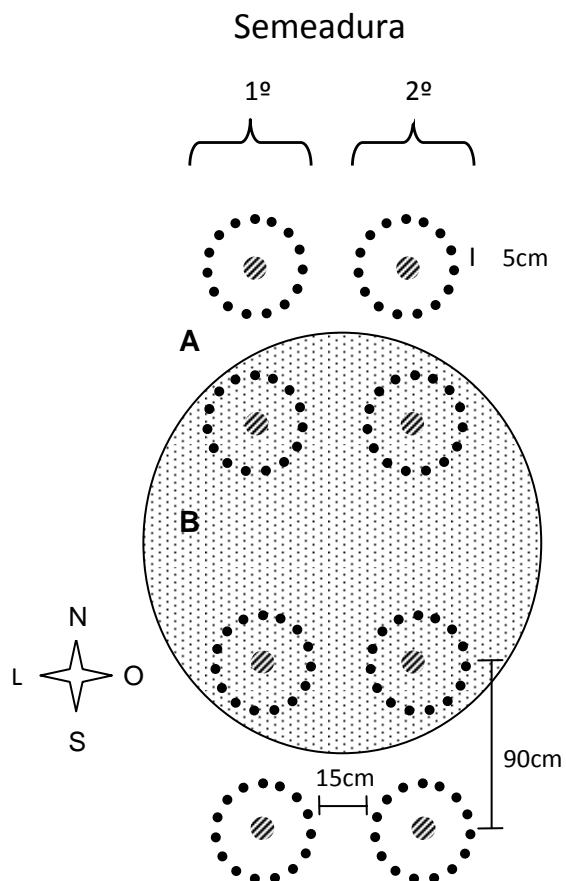


Fig. 2. Desenho esquemático dos blocos experimentais com duas sub-parcelas nas áreas abertas (A) e no interior de manchas florestais (B), replicados entre a primeira sementeira (lado esquerdo) e a segunda sementeira (lado direito).

distância de 15 cm, conforme mostra a representação esquemática do delineamento (Fig. 2).

Avaliações ambientais

Os dados de temperatura do ar basearam-se na coleta de dados da estação meteorológica mais próxima, no município de Camaquã, a 40 Km da área de estudo ($30^{\circ}52'49''S$, $51^{\circ}48'50''W$). Os índices de precipitação foram obtidos a partir de dados coletados no próprio município, a 1 Km da área do experimento ($30^{\circ}54'07''S$, $51^{\circ}29'48''W$), fornecidos pela Agência Nacional das Águas (ANA). Estes dados foram analisados durante o período de estudo, sendo traçado o perfil da distribuição das precipitações totais e temperaturas médias, em intervalos de 10 dias (três dados decendiais / mês).

Para caracterizar a variação de luz e temperatura do solo entre os ambientes testados, foram realizadas duas avaliações, uma no início do inverno (junho) e outra no início verão (janeiro), em três horários diferentes: 10:00, 12:00 e 15:00 horas (horário solar) em cada um destes períodos. Para contrastar os dois ambientes, estas medidas foram realizadas de forma alternada em áreas abertas e de manchas florestais, sequencialmente dentro dos seis blocos, sendo os dois parâmetros analisados simultaneamente. A intensidade luminosa foi avaliada através de um luxímetro (Instrutherm; modelo LD-220), e as temperaturas do solo com o auxílio de geotermômetro para profundidade de 5 cm, na qual os diásporos foram enterrados. Estas avaliações foram feitas durante um dia com sol pleno, sendo que a caracterização luminosa foi obtida através da redução percentual de luz em cada unidade de mancha florestal em relação à respectiva área aberta dentro do bloco.

Avaliações nas plântulas

Após os diásporos serem previamente tratados com a quebra da dormência e semeados no campo, foram avaliados os seguintes parâmetros: emergência, mortalidade, recrutamento, herbivoria e crescimento da parte aérea. Estas avaliações foram feitas periodicamente entre novembro de 2009 e julho de 2011, com base em observações visuais dentro de cada ponto amostral. Os valores de cada parâmetro avaliado foram calculados tendo como base as médias obtidas dos respectivos pontos norte-sul (sub-médias) dentro das unidades amostrais.

A emergência acumulada de plântulas foi computada a partir da razão entre o número de plântulas emergidas e o número original de diásporos plantados (plântulas por endocarpo). A proporção de mortalidade de plântulas foi definida pela razão entre o número de plântulas que morreram e o número total de plântulas emergidas. O recrutamento de plântulas foi obtido pelo número de plântulas vivas no final de cada período avaliado dividido pelo número de sementes plantadas. Para calcular o comprimento médio das plântulas, foi dividido o comprimento total das plântulas sobreviventes pelo número de plântulas vivas no período. A taxa de herbivoria foi definida visualmente pelo número de plântulas que apresentavam danos mecânicos causados por herbívoros em relação ao total de plântulas vivas em cada período, sendo considerado apenas os novos registros entre os intervalos de avaliação.

Análise estatística

Para cada uma das duas épocas de semeadura, foi realizada uma ANOVA bifatorial para avaliar os efeitos do local de semeadura (área aberta x mancha florestal) e do período do ano, sendo estes períodos contemplados por 13 avaliações (níveis) realizadas a partir da primeira semeadura (outubro de 2009) e oito avaliações a partir da segunda semeadura (março de 2010), sendo ambos estendidos até junho de 2011. Estas

análises foram feitas sobre os parâmetros de recrutamento, emergência, mortalidade, herbivoria e comprimento da parte aérea das plântulas. Os dados de emergência também foram analisados comparando os efeitos da época de semeadura (outubro de 2009 x março de 2010) e o local (área aberta x mancha florestal) dentro dos períodos de três e seis meses após cada semeadura através de uma ANOVA bifatorial. Para avaliar os efeitos da época de semeadura (outubro de 2009 x março de 2010), do local de semeadura (área aberta x mancha florestal) e do tempo transcorrido (3, 6, 10 e 15 meses após a semeadura) sobre o recrutamento de plântulas foi realizada uma ANOVA trifatorial. Em caso de significância estatística da ANOVA ($\alpha = 0,05$), aplicou-se o teste DMS (diferença mínima significativa) para separação das médias. Todos os dados envolvendo proporções foram transformados em arco seno antes da análise estatística. Um teste “t” foi feito para comparação dos índices de emergência entre os dois grupos controle testados em laboratório.

RESULTADOS

O primeiro verão registrou picos de temperaturas máximas mais elevadas entre os períodos decendiais, comparados aos registrados no segundo verão. Os volumes de precipitação, de maneira geral, foram maiores no intervalo do primeiro ano comparado com o segundo (Fig. 3), o qual apresentou índices bem abaixo das médias climáticas. Entre os ambientes avaliados, a temperatura do solo esteve correlacionada com a intensidade de luz ($r^2 = 0,83$), que por sua vez, foram influenciadas pelo grau de sombreamento imposto pela cobertura vegetal (dados não apresentados). Áreas de mancha florestal reduziram entre 30 e 70%, aproximadamente, a incidência de luz em relação às áreas abertas (redução média = 51%). Durante o verão, as temperaturas máximas do solo na profundidade de 5 cm ficaram próximas dos 40°C nas áreas abertas,

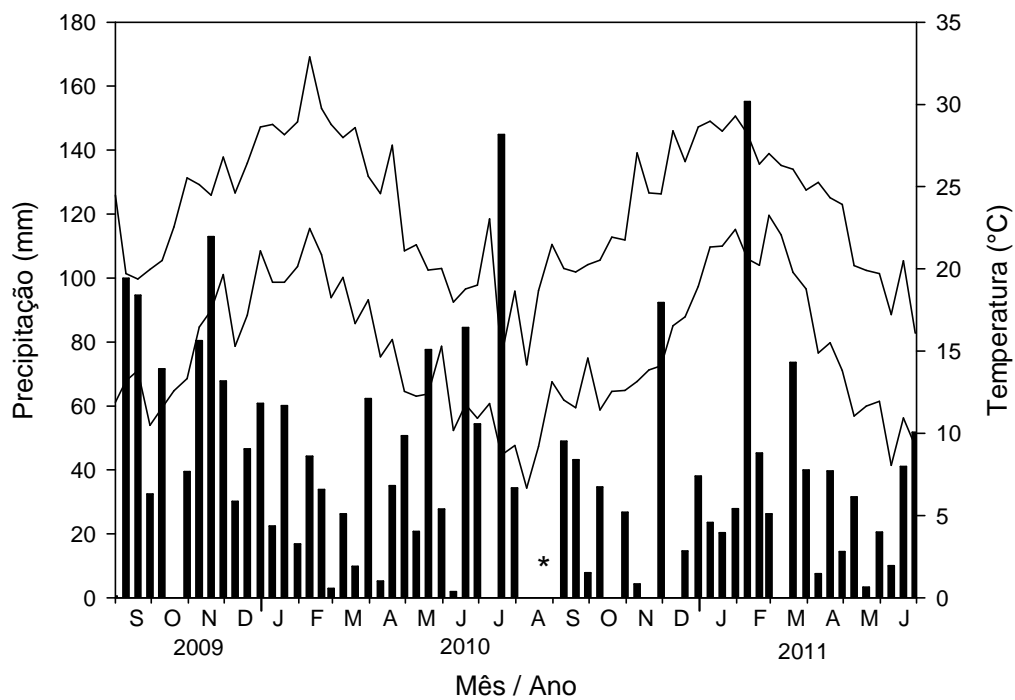


Fig. 3. Variações de precipitação e temperaturas médias durante o período de estudo. Cada mês está representado por três períodos decenais de precipitação total (barras) e temperaturas máxima e mínima (linhas). * dados de precipitação não registrados para o mês de agosto.

sendo que, neste período, as áreas de mancha florestal registraram, em média, temperaturas 5,2°C mais baixas.

Não houve diferenças significativas nos parâmetros de emergência entre os controles das amostras utilizadas na primeira e segunda semeadura (Tabela 1). Assim, nas condições de laboratório, após a passagem por tratamento de quebra de dormência através da estratificação a 40°C por 28 dias e incubação a 30°C foi obtida uma média de 1,15 plântulas por endocarpo e TMG de 16,7 dias. Já nas avaliações feitas a campo foram detectadas variações significativas nos valores de emergência entre os períodos do ano e as áreas de semeadura após os dois plantios, porém a interação entre estes fatores só foi constatada no segundo plantio (Tabela 2). Durante estas avaliações, os maiores aumentos na emergência de plântulas ocorreram durante os seis primeiros meses, independentes da época e do local da semeadura, mantendo-se praticamente estáveis após este período (Fig. 4). Dentro deste período, foram detectadas diferenças significativas entre as épocas de semeadura e os dois ambientes avaliados, além de interação destes fatores (Tabela 3). Assim, a maior proporção de plântulas emergidas ocorreu nos diásporos da segunda semeadura, realizada após o verão, com médias significativamente superiores ($P < 0,001$) das obtidas na primeira semeadura dentro dos mesmos ambientes (Fig. 5). Após o primeiro plantio, as áreas sombreadas mantiveram-se com índices de emergência superiores aos das áreas abertas. Já na segunda semeadura, após três meses (Fig. 5A), as áreas abertas registraram uma maior emergência de plântulas comparadas com as de mancha florestal, sendo estas diferenças não mais detectadas no sexto mês (Fig. 5B).

A mortalidade de plântulas registrada após as duas semeaduras (Fig. 4) apresentou variações significativas entre os diferentes períodos e áreas avaliadas, além

Tabela 1. Médias e desvio padrão (DP) de plântulas emergidas por diásporos ($E \pm DP$) e tempo médio de emergência (TME $\pm DP$) em diásporos submetidos à quebra de dormência (estratificação com calor) e mantidas sob condições controladas de laboratório (30°C) em parte das amostras utilizadas para avaliar o recrutamento de plântulas no campo em áreas com e sem cobertura vegetal em duas épocas de semeadura.

Teste	E (plântulas / diásporos)	TME (dias)
Semeadura 1	1,35 \pm 0,10 ns	17,6 \pm 2,07 ns
Semeadura 2	0,95 \pm 0,34 ns	15,8 \pm 0,94 ns
Média	1,15 \pm 0,32	16,7 \pm 1,78

ns = diferenças não significativas ($\alpha = 0,05$)

Tabela 2. Resultados de ANOVA bifatorial (período do ano e área de semeadura) sobre os parâmetros de emergência, mortalidade, herbivoria e comprimento da parte aérea (PA).

Fator	Gl	F	P	F	P	F	P	F	P
Semeadura 1		Emergência		Mortalidade		Herbivoria		Comprimento PA	
Período (Pr)	12	14,791	<0,001	17,034	<0,001	3,836	<0,001	6,846	<0,001
Área (A)	1	18,846	<0,001	37,207	<0,001	1,686	0,197	46,096	<0,001
Pr x A	12	0,246	0,995	1,898	0,040	1,229	0,276	0,819	0,621
Semeadura 2									
Período (Pr)	7	28,341	<0,001	43,947	<0,001	25,651	<0,001	17,547	<0,001
Área (A)	1	12,144	<0,001	20,665	<0,001	27,626	<0,001	7,458	0,008
Pr x A	7	5,686	<0,001	20,665	<0,001	3,279	0,004	4,647	<0,001

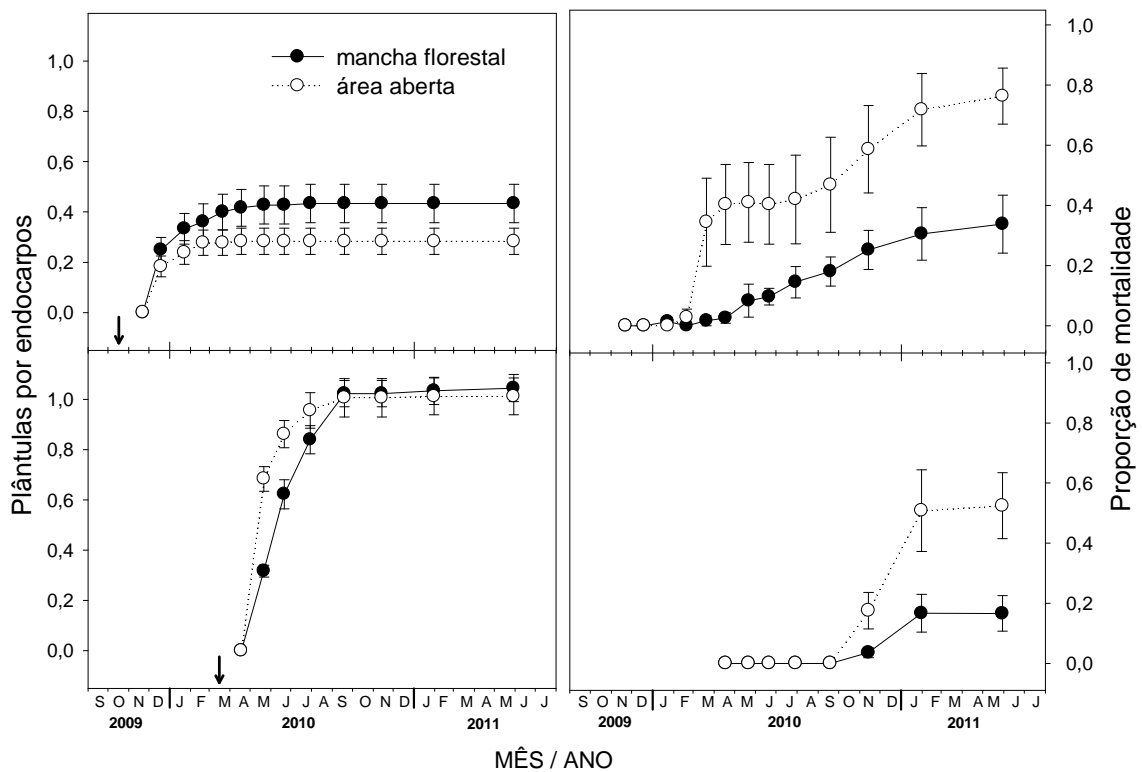


Fig. 4. Número de plântulas emergidas por endocarpo (à esquerda) e proporção de mortalidade (à direita) após sementeiras em diferentes épocas do ano e em dois ambientes distintos. As setas indicam o momento da sementeira. Cada ponto representa média e erro padrão de doze observações em seis unidades amostrais.

Tabela 3. Resultados de ANOVA bifatorial (Área e época de semeadura) sobre a emergência de plântulas de *B. odorata* após três e seis meses de cada semeadura.

Fator	Gl	3 meses		6 meses	
		F	P	F	P
Época (E)	1	70,042	<0,001	43,947	<0,001
Área (A)	1	1,463	0,241	20,665	0,409
E x A	1	12,230	0,002	20,665	0,051

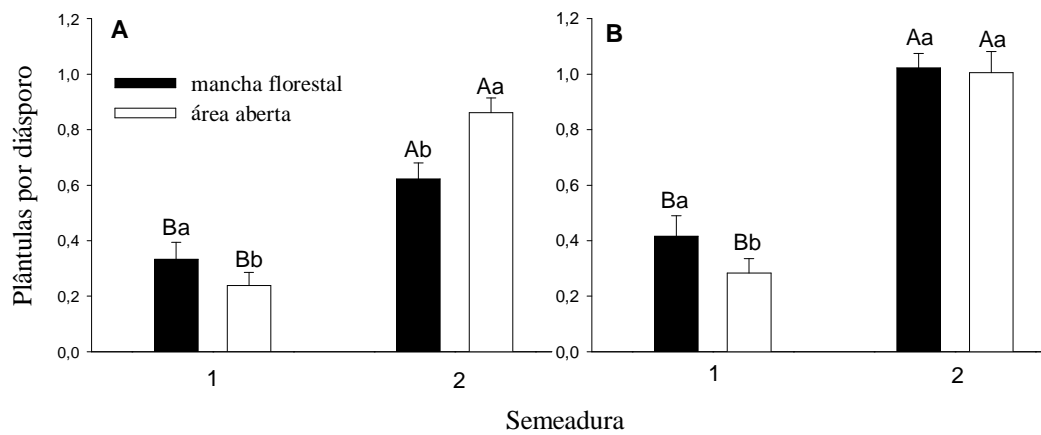


Fig. 5. Efeito da época e do ambiente de sementeira sobre a emergência de plântulas de *B. odorata* após três (A) e seis (B) meses transcorridos das duas sementeiras. Letras maiúsculas sobre as colunas indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as duas épocas de sementeira dentro de um mesmo ambiente e letras minúsculas, diferenças entre ambientes em uma mesma época de sementeira.

de interações entre os fatores (Tabela 2). As maiores proporções de mortalidade de plântulas ocorreram entre a primavera e o verão, quando foram registradas elevações das temperaturas e períodos com estiagens. Entre as áreas abertas, foram registrados aumentos significativos nas taxas de mortalidade de plântulas durante os meses de fevereiro e março de 2010 na primeira semeadura, seguido de um novo aumento que acompanhou os registrados nas plântulas da segunda semeadura entre os meses de setembro de 2010 e janeiro de 2011 (Fig. 4). Estas elevações sazonais na taxa de mortalidade das plântulas foram menores em áreas de mancha florestal comparadas com as das áreas abertas, provocando diferenças significativas entre os ambientes nas duas semeaduras ($P < 0,001$). Entre os meses de abril e setembro de 2010, a mortalidade de plântulas permaneceu praticamente estável nas áreas abertas das duas épocas de semeadura. Já as plântulas emergidas no interior de mancha florestal da primeira semeadura, o aumento na taxa de mortalidade ocorreu gradualmente após o terceiro mês. Após 15 meses das duas semeaduras, as proporções de mortalidade durante a primeira (janeiro de 2011) e segunda (junho 2011) chegaram respectivamente a 0,69 e 0,58 nas áreas abertas e a 0,25 e 0,2 nas áreas de mancha florestal (Fig. 4).

Apesar da presença de gado e de outros herbívoros nativos na área estudada, não foram detectados danos causados por estes animais ao longo das avaliações de campo, sendo verificado um único padrão de herbivoria provocada pela ação de formigas (observação pessoal). O período do ano e as duas áreas de semeadura avaliadas influenciaram de forma significativa os parâmetros de herbivoria e de crescimento das plântulas, sendo de forma interativa na segunda semeadura (Tabela 2). As variações nestes dados são mostradas na figura 6, que revela aumentos de herbivoria entre os meses de maio e agosto em plântulas das duas condições testadas e nas duas épocas de semeadura. Estes picos também foram registrados nas áreas abertas nos meses de

janeiro de 2010 e 2011, em plântulas da primeira e segunda sementeira, respectivamente. No entanto, de maneira geral, variações significativas entre os ambientes só foram verificadas na segunda sementeira, que também apontou interação entre os períodos do ano e as duas condições avaliadas. Nas medidas do comprimento da parte aérea foram verificadas diferenças significativas entre os ambientes nas duas épocas de sementeira. O maior incremento foi obtido em áreas de mancha florestal comparado às áreas abertas, sendo estas diferenças mais marcantes e independentes do período do ano nas avaliações após a primeira sementeira (Fig. 6).

As taxas de recrutamento (Fig. 7) foram significativamente afetadas pela época e área de sementeira, pelo tempo após plantio e pela interação entre tempo e área (Tabela 4). Os diásporos semeados após o verão resultaram em valores significativamente maiores de recrutamento do que os da primeira sementeira ao longo de todo período ($P < 0,001$). A partir do sexto mês, foi constatado um maior recrutamento de plântulas nas áreas de mancha florestal comparado com as áreas abertas, independente da época de sementeira. Assim, após 15 meses do plantio, diferenças expressivas entre as duas condições foram verificadas, com as áreas de mancha florestal apresentando valores significativamente superiores aos obtidos em áreas desprovidas de cobertura vegetal ($P < 0,001$).

DISCUSSÃO

Sementes de *B. odorata* apresentam picos de germinação no final do verão. Este padrão fenológico é controlado pela sua dormência, que também responde a variações micro-climáticas (ver artigo 2). Os processos de dormência das sementes fornecem um mecanismo importante para que as plantas possam ajustar sua germinação em condições ambientais onde possam maximizar a probabilidade de

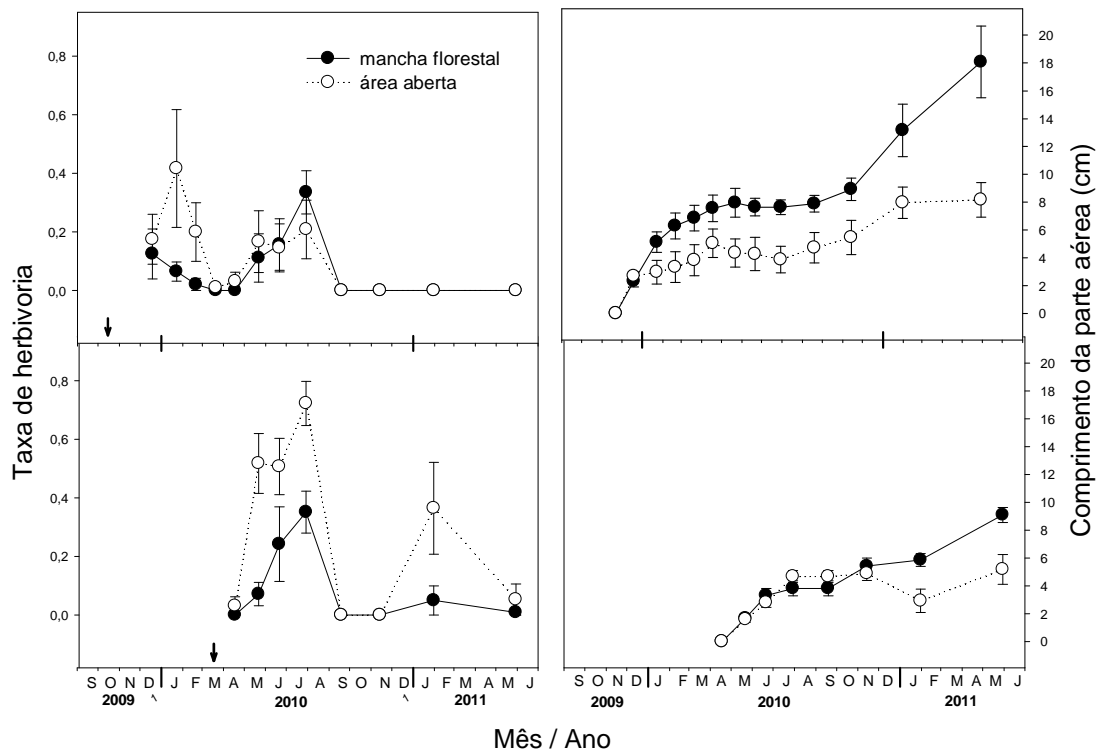


Fig. 6. Proporção de plântulas com herbivoria (à esquerda) e medidas de comprimento da parte aérea (à direita) após sementeira em diferentes épocas do ano e em dois ambientes distintos. As setas indicam o momento da sementeira. Cada ponto representa à média e erro padrão de doze observações em seis unidades amostrais.

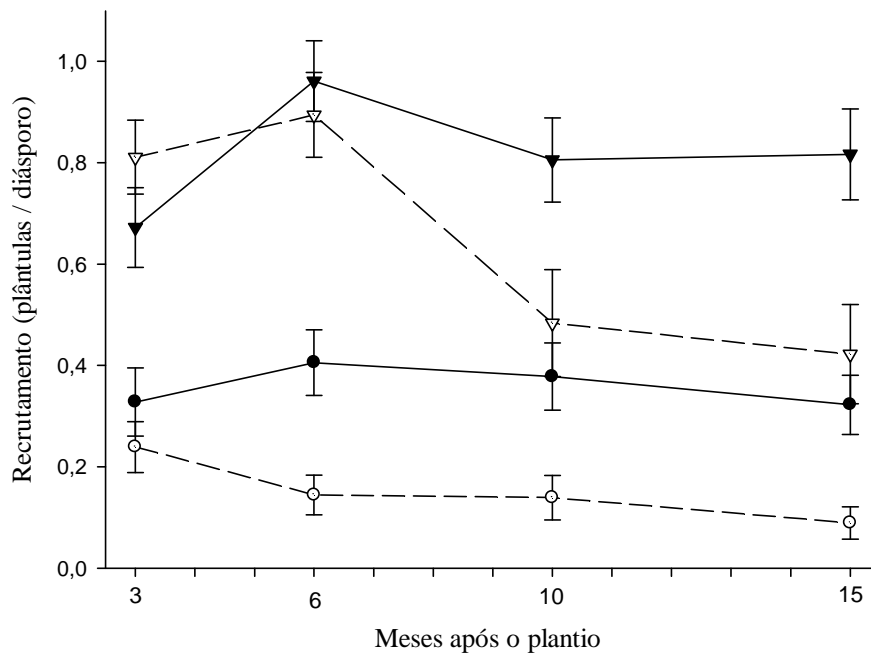


Fig. 7. Recrutamento de plântulas em diferentes períodos após o plantio a partir de diásporos semeados em outubro de 2009 (triângulos) e em março de 2010 (círculos), em áreas abertas (símbolo aberto) e interior de mancha florestal (símbolo fechado). Cada ponto representa média e erro padrão de doze observações em seis unidades amostrais.

Tabela 4. Resultados de ANOVA trifatorial (tempo após plantio, área e época de semeadura) sobre o recrutamento de plântulas de *B. odorata*.

Fatores	Gl	F	P
Tempo (T)	3	4,852	0,004
Área (A)	1	28,141	<0,001
Época (E)	1	130,045	<0,001
T x A	3	0,889	0,008
T x E	3	1,092	0,358
A x E	1	2,520	0,116
T x A x E	3	0,629	0,598

recrutamento (Baskin & Baskin 1998; Facelli & Temby 2002; Cáceres & Tessier 2003). Isto é especialmente verdadeiro para espécies como *B. odorata*, cujas sementes necessitam da passagem por temperaturas próximas dos 40°C para superar sua dormência, ao passo que também evitam estas condições durante sua germinação (Schlindwein *et al.* 2007).

Os dados obtidos neste estudo reforçam esta premissa, uma vez que foram verificadas reduções expressivas de emergência nos diásporos semeados antes comparados aos semeados após o verão. Como os diásporos foram semeados após terem a dormência aliviada em laboratório, as reduções de emergência provavelmente ocorreram por falhas durante a germinação, ou logo após este processo. Como não foram constatadas diferenças neste parâmetro entre os respectivos controles de cada período de semeadura, fica evidente que estas reduções foram provocadas por mudanças ambientais no campo e pela ausência da dormência no controle da germinação. Grande parte destas diferenças ocorreu ao longo dos seis primeiros meses após o plantio. Durante este período, houve variações marcantes nas temperaturas do ambiente. Após a primeira semeadura, as temperaturas se elevaram de forma acentuada, chegando a superar 40°C em solo exposto na profundidade de 5 cm, fator que coincidiu com a menor proporção de plântulas emergidas comparada com a obtida após a segunda semeadura, onde as temperaturas apresentaram um padrão inverso. Assim, uma das causas mais prováveis das falhas na emergência de plântulas após a primeira semeadura seria o estresse térmico durante o verão (Farmer 1997). O efeito do estresse seria mais acentuado em áreas abertas e mais expostas à radiação solar, explicando também os menores índices de emergência nestas áreas em relação às áreas sombreadas.

Plântulas que colonizam áreas sujeitas a período com condições ambientais adversas, como alta temperatura do solo, podem evitar temporalmente estes fatores

através de ciclos de dormência ou, especialmente, pela ocupação de refúgios de vegetação (Facelli & Temby 2002). Um intervalo pontual sem precipitação logo após a primeira sementeira, somado ao aumento da evapotranspiração (dado não apresentado) poderiam, através do déficit hídrico, contribuir com as diferenças de emergência encontradas. No entanto, nas avaliações feitas neste estudo, a influência destes fatores não ficou evidente, uma vez que os eventos de precipitação foram retomados e permaneceram de forma regular durante o primeiro verão com volumes acima da média climática. Além disso, as sementes desta espécie podem manter sua umidade durante períodos curtos de baixa disponibilidade hídrica no solo (ver capítulo 2).

Além da redução de emergência de plântulas no verão, também foi observado um aumento significativo na mortalidade de plântulas neste período. Dados que colaboram com a segunda hipótese deste estudo e apontam a dormência como uma estratégia de grande importância na mitigação dos efeitos adversos desta estação sobre o recrutamento de plântulas desta espécie. Comportamento semelhante foi sugerido por Rees (1961) para a palmeira *Elaeis guineensis*, que ocorre em formações savânicas de regiões tropicais semi-áridas do oeste africano e que compartilha um processo de quebra de dormência similar à *B. odorata*.

Com relação às avaliações dos diferentes ambientes, as manchas florestais destacaram-se como agentes facilitadores durante a emergência de plântulas na primeira sementeira, quando as condições sazonais impuseram uma maior restrição a este processo. Os ambientes mais sombreados também garantiram uma diminuição nas taxas de mortalidade de plântulas independente da época de sementeira. Estes dados convergem com a terceira hipótese postulada e ajudam a explicar as maiores concentrações de plântulas no interior dos agrupamentos florestais observado nestas áreas. A preferência por estes tipos de habitats também foi constatado por Barot *et al.*

(1999) e Barot & Gignoux (2003) em estudos que avaliaram a distribuição espacial de plântulas de *Borassus aethiopum*, uma palmeira também dominante em formações savânicas.

Durante as avaliações, o crescimento da parte aérea das plântulas foi afetado pela ação de herbívoros, sendo estes eventos associados a formigas cortadeiras. Picos de herbivoria foram registrados durante períodos de inverno e verão, com uma maior incidência nos primeiros meses após a emergência das plântulas. Este comportamento deve-se provavelmente ao forrageamento seletivo em plântulas, que neste estágio apresentam níveis mais baixos de defesa mecânica e maior concentração de nutrientes disponibilizados pelos tecidos de reserva da semente (Hartley & Jones 1997). No primeiro ano após sua emergência, as plântulas avaliadas registraram intervalos com menor incidência de herbivoria em meses do outono e da primavera. Este comportamento pode estar relacionado com o ritmo sazonal destes herbívoros, como também com a maior oferta de recursos oferecidos por outras plantas nestes períodos, ou mesmo com a menor disponibilidade de folhas, decorrente do tempo de recuperação das plântulas de *B. odorata* no campo.

Não se constatou que a ação direta da herbivoria tenha provocado mortalidade de plântulas. Porém, estes eventos podem reforçar ou anular a resposta das plantas à heterogeneidade ambiental (Louda 1983; Louda & Rodman 1996; Olf *et al.* 1997). Segundo Crawley (1997), a herbivoria pode exercer um impacto mais negativo sobre o crescimento e sobrevivência das plantas quando as variáveis ambientais limitam a capacidade da planta para compensar as perdas causadas por herbívoros. Os dados obtidos no presente estudo também constatou que, durante a segunda semeadura, plântulas de áreas abertas e submetidas a um maior grau de estresse abiótico, também sofreram maiores taxas de herbivoria com relação àquelas emergidas no interior de

manchas florestais. Diferenças nas taxas de herbivoria entre habitats são esperadas, podendo ser resultante da abundância distinta no forrageamento de herbívoros (Pacheco 2001), ou intermediadas pela ação de compostos de defesa e concentração de nutrientes dos tecidos das plântulas em resposta as variação na disponibilidade de recursos como luz, umidade e fertilidade do solo (Coley *et al.* 1985; Tiessen *et al.* 1994; Erelli *et al.* 1998). De qualquer forma, os padrões de herbivoria foram diretamente responsáveis pelas reduções nas taxas de crescimento das plântulas, podendo também estar relacionados indiretamente com a mortalidade destas, sendo este processo mais pronunciado em áreas abertas. Assim, a atuação das manchas florestais, na medida em que é capaz de minimizar as condições abióticas adversas e reduzir a ação da herbivoria, também apresentam propriedades de interação entre estes fatores que potencializam seu papel facilitador sobre o recrutamento de plântulas. Padrões que ficam evidentes nas avaliações finais das duas sementeiras, onde se constataram uma proporção de plântulas recrutadas significativamente superior em áreas de manchas comparadas com áreas abertas.

Um grande número de estudos mostra que a presença de indivíduos arbóreos adultos, através de interações positivas, facilita o estabelecimento de plântulas durante os processos de sucessão campo-floresta (Facelli & Temby 2002; Duarte *et al.* 2006; Kenedy & Souza 2006; López *et al.* 2007; Carlucci *et al.* 2011). Embora seja constatado que os processos de facilitação e competição ocorram simultaneamente (Kenedy & Souza 2006), em condições mais estressantes a facilitação parece ser mais relevante (Holmgren *et al.* 1997; Brooker & Callaghan 1998; Callaway *et al.* 2002). Uma análise pontual sobre as características edáficas e climática da área estudada já seria suficiente para caracterizar estes ambientes como limitantes para o estabelecimento de plântulas. À medida que as manchas florestais são capazes de atenuar estes fatores, as associações

positivas se tornam um mecanismo extremamente importante no recrutamento de novos indivíduos desta espécie. Além disso, os dados deste estudo ainda reforçam esta premissa dentro de uma escala temporal, revelando que durante períodos mais restritivos de emergência e maior pressão de herbivoria marcados pelas diferentes épocas de semeadura, bem como durante períodos sazonais mais limitantes à sobrevivência de plântulas, as manchas florestais passaram a ser mais decisivas como agente facilitador. No entanto, estudos incorporando intervalos mais longos de tempo são necessários a fim de avaliar plenamente os processos dinâmicos entre interações benéficas e negativas, uma vez que a invasão da floresta sobre ambientes abertos como os palmares pode, futuramente, através do excesso de sombreamento e competição por outros recursos, se tornar um obstáculo para regeneração deste ecossistema.

Talvez o fator mais relevante nos processos de sucessão nas áreas de palmares seja o manejo do campo com pastagens para criação de gado. Em algumas destas áreas fica evidente que as pastagens delimitam as áreas de palmares através da contenção sucessional de campo-floresta, assegurando o aspecto savanânico. Por outro lado, esta atividade é apontada como a principal causa para falta de regeneração dos butiazais, devido à ação direta do gado através do pastejo e do pisoteio (Báez & Jaurena 2000). Esta última constatação é feita a partir da ausência de indivíduos novos nestas áreas. Em alguns casos, a presença de plântulas de *B. odorata* no interior de pequenas manchas florestais é reportada como resultante da proteção destas contra a ação direta do gado. No entanto, não foram verificados durante as avaliações deste estudo danos sobre plântulas de *B. odorata* causados pela ação do gado, apesar do seu constante deslocamento e forrageamento dentro da área estudada. Contudo, não se pode excluir a interferência destas atividades, uma vez que indivíduos de *B. odorata* em estágios um pouco mais avançados de desenvolvimento por vezes apresentam danos causados pelo

pastejo do gado (observação pessoal). O que fica claro neste estudo é que a ausência de micro-habitats representados por manchas florestais pode reduzir as chances de recrutamento de *B. odorata*, podendo este processo ser indiretamente influenciado pelo manejo do gado nestas áreas.

Em resumo, o maior recrutamento de *B. odorata* foi proveniente de diásporos semeados após o verão e no interior de manchas florestais. Durante as avaliações foi verificado que a presença de ambientes mais sombreados foi decisiva na atenuação das condições adversas à emergência e à sobrevivência de plântulas atribuídas à época de semeadura e aos fatores sazonais. Estes ambientes mais sombreados também contribuíram para minimizar as taxas de herbivoria e potencializar o crescimento de plântulas. O efeito benéfico das manchas florestais foi mais marcante em períodos em que se registraram maiores restrições ambientais. A baixa emergência nos diásporos semeados antes do verão se destacou como o principal limitante ao recrutamento de plântulas de *B. odorata*, revelando a importância da dormência para sua estratégia de regeneração. Esta característica evitaria os riscos de falhas entre a germinação e a emergência provocados pela exposição à alta temperatura do solo no verão, fator que provavelmente seja o mais crítico durante este processo.

AGRADECIMENTOS

Os autores deste trabalho agradecem à equipe do Centro de Meteorologia da Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária pela disponibilização dos dados de temperatura e precipitação durante as avaliações de campo. Este trabalho é parte integrante da tese de doutorado do primeiro autor, desenvolvido no Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

REFERÊNCIAS

- Báez F. & Jaurena M. (2000) *Regeneración del palmar de butiá (Butia odorata) en condiciones de pastoreo – Relavamiento de establecimientos rurales de Rocha*. PROBIDES. Rocha. 35p.
- Barot S. & Gignoux J. (2003) Neighbourhood analysis in the savanna palm *Borassus aethiopum*: interplay of intraspecific competition and soil patchiness. *Journal Vegetation Science* **14**, 79-88.
- Barot S., Gignoux J. & Menaut J. (1999) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* **80**, 1987-2005.
- Baskin C.C., Baskin J.M. (1998). *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, CA, AcademicPress.
- Brooker R. W. & Callaghan F. V. (1998) The balance between positive and negative interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* **81**, 196–207.
- Cáceres C. E. & Tessier A. J. (2003) How long to rest: The ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* **84**, 1189–98.
- Callaway R. M. (1995) Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* **61**, 306–49.
- Callaway R. M. & Walker L. R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**, 1958–65.
- Callaway R. M., Brooker R. W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C. J., Michalet R., Paolini R., Pugnaire F. I., Cook B. J., Aschehoug E. T., Armas C. & Newingham B. (2002) Positive

- interactions among alpine plants increase with stress: a global experiment. *Nature* **417**, 844–48.
- Carlucci M. B., Streit H., Duarte L. D. S. & Pillar V. D. (2011) Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. *Journal of Vegetation Science* **23**, 176–86.
- Carpenter W. J. (1988) Seed after-ripening and temperature influence *Butia capitata* germination. *HortScience* **4**, 702–03.
- Coley P. D., Bryant J. P. & Stuart Chapin I. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**, 895–99.
- Crawley M. J. (1997) Plant-herbivore dynamics. *Plant Ecology* (ed. M.J. Crawley) pp. 401–74. Blackwell Science, Cambridge Massachusetts.
- Davis, M. A., K. J. Wragge, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, T. Schaeffer, C. Muermann. (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a multiple resource gradient. *Plant Ecology* **145**, 341–350.
- Dickie I. A., Schnitzer S. A., Reich P. B. & Robbie S. E. (2005) Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation. *Ecol Lett* **8**, 1191–200.
- Dillenburg L.R., Waechter J. L. & Porto M. L. (1992) Species composition and structure of a sandy coastal plain forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. In: *Coastal plant communities in Latin America*. (ed. U. Seeliger) pp. 349–66. Academic Press, San Diego.
- Duarte L. S., Dos-Santos M. M. G., Hartz S. M. & Pillar V. D. (2006) Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grasslands in south Brazil. *Austral Ecology* **31**, 520–28.

- Erelli M. C., Ayres M. P. & Eaton G. K. (1998) Altitudinal patterns in host suitability for forest insects. *Oecologia* **17**, 133-42.
- Facelli J. M. & Temby A. M. (2002) Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecol.* **27**, 422–32.
- Farmer Jr. R.E. (1997) *Seed ecophysiology of temperate and boreal zone forest trees*. St. Lucie Press, Delray Beach, FL, US.
- Franco A. C. & Nobel P. S. (1989) Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**, 870-886.
- Glassman S. F. (1979) Re-evaluation of the genus *Butia* with a description of a new species. *Principes* **23**, 65-79.
- Hartley S. E. & Jones C. G. (1997) Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. In: *Plant ecology* (ed. M.J. Crawley) pp. 284-324. Blackwell Science, Oxford.
- Hierro J. L. & Callaway R. M. (2003) Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* **256**, 29–39.
- Holmgren M., Scheffer, M. H & Huston M. A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78**, 1966–75.
- Kennedy P. G. & Sousa W. P. (2006) Forest encroachment into a Californian grassland: examining the simultaneous effects of facilitation and competition on tree seedling recruitment. *Oecologia* **148**, 464–74.
- López R. P., Valdivia S., Sanjines N. & De la Quintana D. (2007) The role of nurse plants in the establishment of shrub seedlings in the semi-arid subtropical Andes. *Oecologia* **152**, 779–90.

- Oliveira M. L. A. A., Senna R. M., Neves M. T. M. B, Blanck M., Boldrini I. L. (2007) 6. Flora e Vegetação. In: *Biodiversidade. Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul*. (orgs. F. G. BECKER, R. A. RAMOS, L. de A. MOURA) pp. 46-56. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Louda S. M. (1983) Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* **64**, 511-21.
- Louda S. M. & Rodman J. E. (1996) Insect herbivory as a major factor in the shade distribution of a native crucifer (*Cardamine cordifolia* A. Gray, bittercress). *Journal of Ecology* **84**, 229-37.
- Meiners S. J. & Handel S. N. (2000) Additive and nonadditive effects of herbivory and competition on tree seedling mortality, growth, and allocation. *American Journal of Botany* **87**, 1821-26.
- Moreno J.A. (1961) Clima do Rio Grande do Sul. pp. 42. Secretaria da Agricultura. Porto Alegre, RS.
- Nilsson U., Gemmel P., Johansson U., Karlsson M. & Welander T. (2002) Natural regeneration of Norway spruce, Scots pine and Birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* **161**, 133-45.
- Olf H., Leeuw J. D., Bakker J. P., Platerik R. J., Wijnen H. J. V. & Munk W. (1997) Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient *Journal of Ecology* **85**, 799-814.

- Pacheco M. A. W. (1999) *Spatial variation in abundance of tropical forest trees: the role of herbivores and abiotic factors*. PhD thesis, University of Illinois, Chicago.
- Pacheco M. A. W. (2001) Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. *Journal of Ecology* **89**, 358-66.
- Ramos R. A., Pasqualetto A. I., Balbuena R. A. & Pinheiro E. da S. (2007) 5. Paisagem, uso e cobertura da terra. In: *Biodiversidade. Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul* (orgs. F. G. BECKER, R. A. RAMOS, L. de A. MOURA) pp. 59-83. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Rees A.R. (1961) Effect of high-temperature pre-treatment on the germination of Oil Palm seed. *Nature* **189**, 74-75.
- Reitz R. (1974) Palmeiras. In: *Flora Ilustrada Catarinense* (ed. R. Reitz) pp. 189. Herbário Barbosa Rodrigues. Itajaí, Santa Catarina.
- Rivas M. & Barilani A. (2004) Diversidad, potencial productivo y reproductivo de los palmares de *Butia capitata* (MART.) Becc. de Uruguay. *Agrociencia* **8**, 11-20.
- Sch lindwein G., Azambuja A. C., Tonietto A. & Tonietto S. M. (2007) Influência de regimes de temperatura e da secagem sobre germinação de diásporos de *Butia capitata* (Becc.) In: *11º Congresso Nacional de Hortifrutucultura e 3º Congresso de promoción del consumo de frutas y verduras*. Montevideo, Uruguai.
- Tiessen H., Chacon P. & Cuevas E. (1994) Phosphorus and nitrogen status in soils and vegetation along a toposequence of dystrophic rainforests on the upper Rio Negro. *Oecologia* **99**, 145-50.

- Tilman D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**, 2-16.
- Villwock J. A. & Tomazelli L. J. (1995) Geologia costeira do Rio Grande do Sul. In: *Notas técnicas* (CECO/UFRGS) **8**, 1-45.
- Waechter J. L. (1985) Aspectos ecológicos da vegetação de restinga do Rio Grande do Sul. *Com. Mus. Ciênc. - PUCRS* **33**, 49-68.
- Woodward F. I. (1987) *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zaluar H. L. T. & Scarano F. R. (2000) Facilitação em restingas de moitas: um século de busca por espécies focais. In: *Ecologia de restingas e lagoas costeiras* (eds. Esteves F. A. & Lacerda L. D.) pp. 3-23. Nupem-UFRJ, Rio de Janeiro.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudos com *Butia odorata* mostraram que o alívio da dormência pode ser obtido através da temperatura de 40°C por um período de três semanas com calor úmido (pré-aquecimento ou estratificação quente). Após este período, as sementes estão aptas a germinar, porém em condições mais amenas de 30°C (Carpenter 1988; Schlindwein *et al.* 2007). Os dados do presente estudo mostraram que a redução pontual na umidade das sementes desta espécie interage com este processo, potencializando o efeito do tratamento térmico. Outras espécies de palmeiras presentes em ambientes abertos e sujeitas à variação sazonal também apresentam mecanismos de dormência capazes de responder a estes tratamentos (Hussey 1958; Rees *et al.* 1961).

Segundo Pérez (2009), a dormência física não ocorre em palmeiras, já que os tecidos que recobrem o embrião não são totalmente impermeáveis, sendo que a incapacidade do embrião em crescer e romper seus envoltórios esta atribuída a um fator mecânico relacionado a um processo fisiológico de dormência. Estudos com a palmeira *E. guineensis*, mostraram que os níveis de ácido abscísico (ABA) no endosperma da semente são reduzidos durante o processo de superação de dormência pelo método de pré-aquecimento (Jiménez *et al.* 2008). Considerando as observações já feitas, as características da espécie e os resultados obtidos neste estudo, torna-se possível estabelecer uma nova frente de estudos que avaliem com exatidão os processos fisiológicos envolvidos com a dormência exibida pela espécie.

Dentro de ambientes secos, as palmeiras tendem a ocupar nichos permanentemente ou sazonalmente úmidos (Dowe 2010). Esta premissa é válida para o presente estudo, à medida que os dados obtidos revelam que ciclos de dormência contribuem para que a emergência de plântulas de *B. odorata* ocorra em épocas do ano e micro-habitats em que às condições térmicas e de umidade são mais favoráveis. Os dados constatados nos ensaios em laboratório e a campo foram coerentes, estando as temperaturas de 40°C relacionadas com o alívio da

dormência, seja durante períodos restritos em ambiente controlado, ou de forma intermitente durante o verão nas condições de campo. Os dados deste trabalho também mostram que a superação da dormência por regimes de pré-aquecimento é modulada pelas variações sazonais, caracterizando ciclos de dormência. Embora se possa especular sobre a interação de variações térmicas e de umidade no campo com os regimes de alta temperatura sobre o controle destes ciclos, ainda são necessários estudos que determinem e quantifiquem melhor a influência de cada um destes fatores.

A interação de regimes de pré-aquecimento com ciclos de secagem e hidratação das sementes tem sido proposta como reguladora da dormência em alguns estudos que buscam reproduzir as condições naturais de campo (Meyer & Kitchen 1992; McIvor & Howden 2000; Hoyle *et al.* 2008). Estes ciclos de dormência impedem a germinação mesmo em condições que de outra forma seriam favoráveis (Baskin & Baskin 1998), restringindo as oportunidades de germinação para pequenas janelas de tempo (ex: época do ano) ou espaço (ex: micro-habitats), quando o estabelecimento das plântulas é mais provável de ocorrer (Benech-Arnold *et al.* 2000). Além disto, este mecanismo pode ampliar as chances de estabelecimento de plântulas em ambientes menos estáveis, fracionando a germinação ao longo do tempo e distribuindo assim o risco de falha no recrutamento entre os anos (Facelli *et al.* 2005). Os dados deste estudo reforçam estas postulações, revelando que os mecanismos de dormência apresentados por *B. odorata* têm uma grande influência, tanto no controle quanto no sucesso de recrutamento de suas plântulas. Estas constatações são feitas a partir de dados que indicam os ciclos de dormência como condicionante da germinação para momentos e locais com menor grau de estresse ambiental, e isto pode ser constatado através dos efeitos positivos sobre os parâmetros de emergência, sobrevivência, herbivoria e crescimento de plântulas.

O manejo pecuário nos butiazais pode, através de efeitos indiretos, limitar a regeneração de *B. odorata* nestas áreas. Estes efeitos tendem a reduzir as chances de

recrutamento desta espécie pela exclusão de micro-habitats através da introdução de pastagens. Além disso, efeito mais drástico sobre os processos de regeneração nos butiazais pode ocorrer com a introdução de pastagens de inverno, que consiste de práticas onde a preparação do solo é feita com o arado, em épocas que coincidem com a emergência de plântulas desta palmeira. Por outro lado, a pecuária pode ser uma alternativa viável em conciliar obtenção de renda com a conservação destas áreas, desde que se utilizem práticas que respeitem o tempo e as condições necessárias para renovação dos palmares.

Além das constatações feitas neste trabalho também surgem algumas questões sobre os aspectos que envolvem a ecofisiologia da regeneração desta espécie e o papel da dormência neste processo. Assim, ainda são necessários estudos mais minuciosos que enfatizem nesta espécie a influência dos processos de hidratação e secagem nas sementes sobre a sua dormência e sua interação com a temperatura. Além disso, futuros estudos devem ser ampliados com uma abordagem comparativa entre populações desta espécie e com outras deste gênero, visando entender o quanto estes fatores estão relacionados aos seus padrões de distribuição e com as condições climáticas existentes. Uma outra abordagem sobre a regeneração desta espécie também poderá destacar outros fatores presentes nestas áreas relacionados com distúrbios causados pelo fogo e com mudanças nas condições de saturação de água no solo. Assim, a partir dos dados existentes e do acúmulo de novas informações sobre esta espécie e de suas formações será possível constituir uma base mais ampla de conhecimentos que envolvem os processos dinâmicos deste ecossistema. Dentro de um contexto mais aplicado, ainda é preciso adaptar estes conhecimentos a métodos práticos de produção de mudas através do manejo dos seus diásporos. Com relação aos butiazais, é necessária a incorporação destas informações a sistemas de manejo que permitam os processos de regeneração da espécie.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade R. N. B. de (2002) Germinação de sementes de plantas ornamentais ocorrentes no Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado em Botânica - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. pp. 110. Porto Alegre, RS.
- Azambuja P. (2001) Tahim a última divisa, geografia e história de uma região. In: *Complementação do livro Histórias das terras e mares do Chuí*, v. 2 - 1978 (ed. Polygraph & Stillus Artes gráficas) Chuí. pp. 236-239.
- Azambuja A. C. (2009) Demografia e fenologia reprodutiva de *Butia capitata* (Mart.) Becc. (Arecaceae) em Arambaré, Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado em Botânica - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. pp. 47. Porto Alegre, RS.
- Báez F. & Jaurena M. (2000) Regeneración del palmar de butiá (*Butia capitata*) en condiciones de pastoreo – Relavamiento de establecimientos rurales de Rocha. PROBIDES. pp. 35. Rocha.
- Barot S. & Gignoux J. (2003) Neighbourhood analysis in the savanna palm *Borassus aethiopum*: interplay of intraspecific competition and soil patchiness. *Journal Vegetation Science* **14**, 79-88.
- Barot S., Gignoux J., Menaut J. (2005) Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* **80**, 1987-2005.
- Baskin C. C. & Baskin J. M. (1998) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, CA: AcademicPress.

- Becker F. G., Ramos R. A. & Moura L. de A. (2007) 1. Introdução. In: *Biodiversidade. Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul*. (orgs. F. G. Becker, R. A. Ramos, L. de A. Moura) pp. 10-19. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Benech-Arnold R. L., Sanchez R. A., Forcella F., Kruk B.C. & Ghera C. M. (2000) Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* **67**, 105-122.
- Bewley J. D. (1997) Seed germination and dormancy. *Plant Cell* **9**, 1055–1066.
- Brasil (1992) Regras para Análise de Sementes. pp. 365. Brasília: Ministério da Agricultura e Reforma Agrária.
- Bondar G. (1964) Palmeiras do Brasil. Boletim nº 2. pp. 159. Instituto de Botânica, Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo.
- Broschart T. K. (1998) Pindo palm (*Butia capitata*) seed germination revisited. In: *TropicLine: Horticulture Newsletter of the University of Florida Fort Lauderdale Research & Education Center*. (ed. A. W. MEEROW) v.10, pp.3-4. Florida.
- Broschat T. K. & DONSELMAN H. (1986) Factors affecting storage and germination of *Chrysalidocarpus lutescens* seeds. *Journal of American Society of Horticultural Science* **111**, 872-877.
- Cardoso M. C. L. (1999) El Palmar, la palma y el butiá. Ficha didácticas **4**, pp. 23. PROBIDES. Rocha.
- Carpenter W. J. (1988a) Seed after-ripening and temperature influence *Butia capitata* germination. *HortScience* **23**, 702-703.

- Carpenter W. J. (1988b) Temperature affects seed germination of four Florida palm species. *HortScience* **23**, 336-337.
- Carpenter W. J. & OSTMARK E. R. (1993) Embryo cap removal and high-temperature exposure stimulate rapid germination of needle palm seeds. *HortScience* **28**, 904-907.
- Condit R., Hubbell S. P. & Foster R. B. (1994) Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology* **75**, 671-680.
- da Silva E. A. A., de Melo D. L. B., Davide A. C., de Bode N., Abreu G. B., Faria J. M. R. & Hilhorst H. W. M. (2007) Germination ecophysiology of *Annona crassiflora* seeds. *Ann. Bot.* **99**, 823-830.
- Dantas C. A. (1997) *Butia* sp. Tese de mestrado da Universidade Federal de Pelotas. Pelotas, RS. pp. 37.
- Dowe J. L. (2010) Australian Palms: Biogeographic Ecology and Systematics. John Leslie (ed.). Csiro Publishing. pp. 290.
- Ellis R. H., Hong T. D. & Roberts E. H. (1987) The development of desiccation-tolerance and maximum seed quality during seed maturation in six grain legumes. In: *Annals of Botany*, **59**, 23-29. New York.
- Espigares T., López-pintor A., Benayas J. M. R. (2004) Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition-Facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologia* **26**, 121-128.
- Facelli J. M, Chesson P. & Barnes N. (2005) Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology* **86**, 2998-3006.

- Finch-savage W. E. & Leubner-metzger G. (2006) Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* **171**, 501-523.
- Fior C. S. (2011) Propagação de *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi. Tese de Doutorado em Fitotecnia - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. pp. 184. Porto Alegre, RS.
- Gallagher R. S., Steadman K. J. & Crawford A. D. (2004) Alleviation of dormancy in annual ryegrass (*Lolium rigidum*) seeds by hydration and after-ripening. *Weed Science* **52**, 968-975.
- Grime J. P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. New York: John Wiley and Sons. pp. 222.
- Hay F. R., Mead A., Manger K. & Wilson F. J. (2003) One-step analysis of seed storage data and the longevity of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Journal of Experimental Botany* **54**, 993–1011.
- Henderson A., Galeano G., Bernal R. (1995) Field guide to the palms of the Americas. Princeton. pp. 352.
- Henderson F. M. (2006) Morphology and Anatomy of Palm Seedlings. *The Botanical Review* **72**, 273–329.
- Hoyle G.L., Daws M.I., Steadman K.J. & Adkins S.W. (2008) Mimicking a semi-arid tropical environment achieves dormancy alleviation for seeds of Australian native Goodeniaceae and Asteraceae. *Ann. Bot.* **101**,701-708.
- Hussey G. (1958) An Analysis of the Factors Controlling the Germination of the Seed of the Oil Palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). *Annals of Botany* **22**, 259-284.

- Jimenez V. M., Guevara E., Herrera J., Alizaga R. & Bangerth F. (2008). Changes in hormone concentrations during dormancy release of oil palm (*Elaeis guineensis*) seeds. *Seed Science and Technology* **36**, 575-587.
- Labourial L. G. (1983) A germinação das sementes. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. pp. 171. Caracas, Venezuela.
- Leishman M. R. & Westoby M. (1994) The role of size in seedling establishment in dry soil conditions – experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology* **82**, 249-258.
- Lemos R. C., Azolim M. A. D., Abrão P. U. R. & Santos M. C. L. (1973) Levantamento de reconhecimento dos solos do estado do Rio Grande do Sul. Boletim Técnico nº30, pp. 431. Recife: Ministério da Agricultura.
- Lourdes M, Oliveira A. A., Senna R. M., Neves M. T. M. B, Blanck M., Boldrini I. L. (2007) 6. Flora e Vegetação. In: *Biodiversidade. Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul*. (orgs. F. G. BECKER, R. A. RAMOS, L. de A. MOURA) pp. 46-56. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Maguire J. D. (1962) Speed of germination – and in selection for seedling emergence and vigor. *Crop Science* **2**, 176-177.
- Marcato A. C. (2004) *Revisão Taxonômica do gênero Butia (Becc.) Becc. e filogenia da subtribo Butiinae Saakov (Palmae)*. pp. 147. Tese de Doutorado em Ciências - Universidade de São Paulo. São Paulo, SP.
- Mattos J. R. (1977) Palmeiras do Rio Grande do Sul. *Roessleria* **1**, 5-95.

- Mcivor J. G. & Howden M. S. (2000) Dormancy and germination characteristics of herbaceous species in the seasonally dry tropics of northern Australia. *Austral Ecol.* **25**, 213–222.
- Meyer S. E. & Kitchen S. G. (1992) Cyclic seed dormancy in the short-lived perennial *Penstemon palmeri*. *J. Ecol.* **80**, 115-122.
- Moreno J.A. (1961) Clima do Rio Grande do Sul. pp. 42. Secretaria da Agricultura. Porto Alegre, RS.
- Myint T., Chanprasert W. & Srikul S. (2010) Germination of seed of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) as affected by different mechanical scarification methods. *Seed Science and Technology* **38**, 635-645.
- Pérez H. E. (2009) Promoting germination in ornamental palm seeds through dormancy alleviation. *Hort Technology* **19**, 682-685.
- Probert R. J. (2000) The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. In: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. (ed. M. Fenner) pp. 261-292. Wallingford, UK: CAB International.
- Rambo B. (1956) A fisionomia do Rio Grande do Sul. 2ed., pp.471. Porto Alegre, RS.
- Ramos R. A., Pasqualetto A. I., Balbuena R. A. & Pinheiro E. da S. (2007) 5. Paisagem, uso e cobertura da terra. In: *Biodiversidade. Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul* (orgs. F. G. BECKER, R. A. RAMOS, L. de A. MOURA) pp. 59-83. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

- Rees A.R. (1961) Effect of high-temperature pre-treatment on the germination of Oil Palm seed. *Nature* **189**, 74-75.
- Rees A. R. (1962) High-temperature pre-treatment and the germination of seed of the oil palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). *Annals of Botany* **26**, 569-581.
- Reitz R. (1974) Palmeiras. In: *Flora Ilustrada Catarinense* (ed. R. Reitz) pp. 189. Herbário Barbosa Rodrigues. Itajaí, Santa Catarina.
- Ribeiro L. M., Souza P. P., Rodrigues Jr A. G., Oliveira T. G. S. & Garcia Q. S. (2011) Overcoming dormancy in macaw palm diaspores, a tropical species with potential for use as bio-fuel. *Seed Science and Technology* **39**, 303-317.
- Rivas M. & Barilani A. (2004) Diversidad, potencial productivo y reproductivo de los palmares de *Butia capitata* (MART.) Becc. de Uruguay. *Agrociencia* **8**, 11-20.
- Rosa L., Castellani T. T. & Reis A. (1998) Biología Reprodutiva de *Butia capitata* (Martius) Beccari var, odorata (Palmae) na restinga do município de Laguna SC. *Revista Brasileira de Botânica* **21**, 16p.
- Rossato M. (2007) Recursos genéticos de butiás do Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado em Ciências. pp. 134. Universidade Federal de Pelotas. Pelotas, RS.
- Rossato M., Barbieri R. L. (2007) Estudo etnobotânico de Palmeiras do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Agroecologia* **2**, 997 - 1000.
- Sch lindwein G., Azambuja A. C., Tonietto A. & Tonietto S. M. (2007) Influência de regimes de temperatura e da secagem sobre germinação de diásporos de *Butia capitata* (Becc.) In: *11º Congreso Nacional de Hortifrutucultura e 3º Congreso de promoción del consumo de frutas y verduras*. Montevideo, Uruguai.

- Sch lindwein G., Tonietto S. M., Azambuja A. C., Tonietto A., Favreto R. & Belotto C. (2006) Caracterização física e química dos frutos de butiazeiro em Arambaré, RS In: *III simpósio nacional do morango e II encontro de pequenas frutas e frutas nativas do mercosul*. Anais... EMBRAPA, Pelotas.
- Sento T. (1976) *Studies on the germination of palm seeds*. *Ehime* **21**, 78p.
- Silander J. A. J., Stephen W. P. (1985) Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* **66**, 256 -263. .
- Shütz W., Milberg P. & Lamont B. B. (2002) Seed dormancy, after-ripening and light requirements of four annual asteraceae in south-western Australia. *Annals of Botany* **90**, 707-714.
- Souza M. B., Sch lindwein G. & Azambuja A. C. (2007) Influência de regimes térmicos e da remoção do endocarpo sobre a germinação de *Butia capitata* In: *XI Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal*. Gramado, RS.
- Taab A. & Andersson L. (2009) Seasonal changes in seed dormancy of *Solanum nigrum* and *Solanum physalifolium*. *Weed Res.* **49**, 90–97.
- Tilman D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structures of plant communities*. pp.361. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- Tilman D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**, 2-16.
- Thomas S. C. & Weiner J. (1989) Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia* **80**, 349-355.
- Tomazelli L. J. & Villwock J. A. (2000) O cenozóico no Rio Grande do Sul: geologia da

- Planície Costeira. In: *Geologia do Rio Grande do Sul* (Eds. M. Holz & L. F. De Ros) pp.375-406. CECO/UFRGS. Porto Alegre, RS.
- Uhl N. & Dransfield J. (1987) *Genera palmarum: A classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr.* Liberty Hyde Bailey Hortorium and International Palm Soc, Ithaca, NY.
- Vandelook F., Van de Moer D. & Van Assche J. A. (2008) Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate Caryophyllaceae. *Func. Ecol.* **22**, 470–478.
- Villwock J. A. & Tomazelli L. J. (1995) Geologia costeira do Rio Grande do Sul. In: *Notas técnicas* (CECO/UFRGS) **8**, 1-45.
- Waechter J. L. (1985) Aspectos ecológicos da vegetação de restinga do Rio Grande do Sul. *Com. Mus. Ciênc. - PUCRS* **33**, 49-68.
- Westoby M., Falster D. S., Moles A. T., Vesk P. A. & Wright I. J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 125-159.