



**Universidade Federal do Rio de Janeiro
Museu Nacional do Rio de Janeiro
Programa de pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica)**

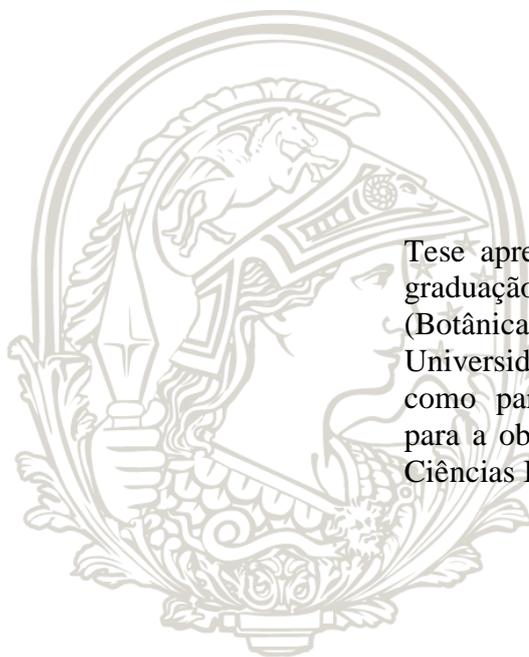
Anderson dos Santos Portugal

**Ecofisiologia e fenologia de duas espécies de samambaias tropicais em
diferentes fitofisionomias de restinga**

Rio de Janeiro
2019

Anderson dos Santos Portugal

**Ecofisiologia e fenologia de duas espécies de samambaias tropicais em
diferentes fitofisionomias de restinga**



Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau em Doutor em Ciências Biológicas (Botânica).

Orientador (a): Dr.(a) Lana da Silva Sylvestre
Co-orientador: Dr. Marcelo Guerra Santos

Rio de Janeiro
Julho / 2019

CIP - Catalogação na Publicação

d838e dos Santos Portugal, Anderson
Ecofisiologia e fenologia de duas espécies de
samambaias tropicais em diferentes fitofisionomias
de restinga / Anderson dos Santos Portugal. -- Rio
de Janeiro, 2019.
183 f.

Orientadora: Lana da Silva Sylvestre.
Coorientador: Marcelo Guerra Santos.
Tese (doutorado) - Universidade Federal do Rio
de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação
em Botânica, 2019.

1. Ecofisiologia. 2. Fenologia. 3. Samambaias.
4. Gradientes ambientais. I. da Silva Sylvestre,
Lana, orient. II. Guerra Santos, Marcelo, coorient.
III. Título.

Elaborado pelo Sistema de Geração Automática da UFRJ com os dados fornecidos pelo(a) autor(a), sob a responsabilidade de Miguel Romeu Amorim Neto - CRB-7/6283.

Anderson dos Santos Portugal

Ecofisiologia de duas espécies de samambaias em diferentes fitofisionomias do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau em Doutor em Ciências Biológicas (Botânica).

Data da Defesa 30 de julho de 2019.

Banca examinadora:

Presidente, Prof.a Dr.a Lana da Silva Sylvestre
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Dr.a Angela Pierre Vitória
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

Dr.a Bárbara de Sá Haiad
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Dr.a Ana Rodarte
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Suplente externo e revisor: Dr.a Dulce G. Mantuano
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Suplente interno: Dr.a Lygia Dolores R.S. Fernandes
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro
Julho / 2019

Faltavam poucos minutos para defesa do mestrado. Muitas expectativas... Mas como você conseguiu chegar até aqui? Fiz tal experimento, usei tal análise, fui ao campo... Abruptamente fui interrompido: Não te pergunto da metodologia, te pergunto como um rapaz negro, pobre, que fez licenciatura na Faculdade de Formação de Professores da UERJ, vindo de São Gonçalo, conseguiu chegar até o final. Para mim você seria o primeiro a desistir. Sem entender o que estava acontecendo, simplesmente disse: Estas coisas nunca foram empecilhos, nunca pensei nisso.

Dedico a minha luta, da minha família e amigos a todo jovem negro do subúrbio, para que não desistam...

AGRADECIMENTOS

A Deus razão suprema e infinita de amor. A toda força criadora d'Ele que move em mim e que permitiu que este processo de doutoramento fosse além de elevação intelectual, uma elevação moral. Obrigado, pois sua energia me envolveu em todos os momentos.

A todos os santos e santas de Deus, aqui no céu e na Terra que intercederam fortemente para que eu pudesse terminar este trabalho.

Lana Sylvestre por ter me acolhido como seu aluno, ter paciência e atenção. Por inúmeras vezes com toda sua expertise, carinho e orientação fez a diferença na minha vida acadêmica.

Marcelo Guerra por toda amizade, companheirismo, paciência e orientação desde a época de graduação. Obrigado por ser parte de minha família.

Dulce Mantuano colaboradora, revisora, orientadora, amiga e parceira de trabalho. Obrigado por acreditar em mim e mostrar que o caminho para meu desenvolvimento não passava só por questões intelectuais mais por um sorriso ecofisiológico. Você foi fundamental!

Angela Pierre Vitória, pelo apoio inicial ao meu doutoramento, assim como permitir o acesso a metodologias e aparelhos. Obrigado pelo crédito de sempre.

Ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional (UFRJ). Não teve um momento em que eu não me sentisse acolhido e em casa. Tenho muito orgulho em dizer que cursei o doutorado no Museu Nacional.

A todos os professores deste programa que contribuíram com minha formação.

Ao CNPq pela bolsa de doutorado concedida durante os quatro anos deste processo de doutoramento, sem a qual não haveria possibilidade de concretizar este trabalho.

A professora Bárbara Haiad, eu não lembro de uma vez em que você não me atendesse com sorriso e dedicação. Desde antes de chegar ao Museu Nacional você vibrava por mim. Obrigado por ter feito a diferença na minha vida acadêmica e pessoal.

A professora Heloísa Lima de Carvalho, que desde os seminários de Tese, contribuiu com sugestões, incentivos de forma doce. Muito obrigado.

Ao professor Pablo Pena que me ensinou que os recomeços acadêmicos podem acontecer com alegria e bom humor. Obrigado por gentilmente ter participado como revisor em seminários de Tese 1.

Ao Marcílio... Não tivemos a oportunidade de sermos amigos, sua ida foi prematura demais. Porém o pouco da sua presença no doutorado foi a certeza que não estava sozinho nesta luta. Jovem, negro, nordestino... De onde estiver, que seja dividido contigo este momento de término.

Ao professor Leandro Rocha, por ser um entusiasta da restinga de Jurubatiba e por ter o sorriso mais contagiante e incentivador que um doutorando precisa.

Ao INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), pelos dados meteorológicos fornecidos.

Ao ICMbio pela licença de coleta.

Aos Gestores e Guardas ambientais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, pelo auxílio logístico e operacional das coletas.

Aos amigos que moram e trabalham no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, que valorizaram, incentivaram e financiaram de diversas formas meu trabalho, em especial o Luiz Antônio, Sr. José, Sr. Afonso e Dona Carmem.

Ao Edson, meu psicólogo, que ao longo deste processo de doutoramento me ajudou a manter a minha mente saudável e, nas horas de maior desespero, mostrou que o melhor caminho está no equilíbrio e a resposta, dentro de mim. Obrigado. Esta Tese também é sua.

Aos meus alunos, de ontem e hoje, do ensino fundamental ao superior. Em vários momentos eu recebi muito mais do que mereci deles. Eles acreditaram em mim com uma confiança de quem estava sendo representado e por vezes vendo um potencial que nem eu mesmo acreditava. A todos muito obrigado.

Aos estagiários, Arthur Flores, Gemagno Marinho, Renan Leite. Vocês foram incasáveis companheiros no campo e no laboratório. Muito obrigado pela amizade. A Flavinha pelo incentivo e por ter se aventurado pelas histórias de Carapebus.

A Proatec Isabella Lancellotti, agradecer a ti daria outra tese, as histórias, risos, patrocínios, aprendizagem e loucuras. Você não poderia ser melhor companhia e parceira de trabalho.

Aos amigos de Laboratório de Pteridologia da UFRJ, Elaine, Vanessa, Fernanda e Atilés, por dividirem sonhos.

A amiga Kelly obrigado por vezes me abrir os olhos, abraçar com seu sorriso e ensinar a importância de se criar um quilombo interno.

Ao amigo Luiz José Soares Pinto, por todos estes anos de orientação acadêmica e amizade. Seu apoio e leveza são importantes sempre. Obrigado.

Ao amigo Janilson Castelo, a cada recomeço você estava com sua firmeza e alegria pronto para ajudar com suas preciosas considerações. É um presente ter você.

Aos amigos alunos, tutores e funcionários do CEDERJ polo Nova Friburgo e polo Magé. Vocês mudaram positivamente toda minha trajetória acadêmica. Em especial Aline Muzzi, Bruno, Leandro Mello, Leandro Barros, Márcio Mendes, Natasha, Bruno, Paulo Silva, Vínicius e Bruno de Aquino.

Aos amigos Joyce, Paulo e Rafael. Se estou de pé hoje foi porque teve momentos em que vocês me levantaram. Obrigado por me ajudar a vencer uma luta que parecia impossível.

Aos amigos que trazem leveza a minha vida e me tiram desta correria da vida acadêmica, Bruno, Kênia, Delso, Fabiola, Mônica Dias, Duda ...a amizade de vocês é um alívio.

A minha família, meus Pais Sylvio e Daltiva e meus irmãos Sylvio e Fillipe. Tantas lutas, e abdições para que sempre tivéssemos o melhor possível. Amor, carinho e apoio, obrigado pelo exemplo de idoneidade e inteligência. Este trabalho também é de vocês.

A minha mulher, amiga e companheira Franciyellen, agradeço por ter colocado toda doçura e sensibilidade em momentos de angústia. Obrigado, pois você é meu porto seguro e alguém que dá sentido aos meus sonhos. Te amo!

ANOTAÇÕES SOBRE A SAMAMBAIA

Ninguém foi condenado por matar uma samambaia. Nenhum solteiro, nenhum casado em crise. Sempre ela é vista como suicida. É ela que desistiu, nunca é culpa da falta de cuidados.

A família sai de férias, não é carregada junto, não inspira instruções para quem fica. Ela é abandonada, como um zelador dos objetos.

Não se compra uma samambaia, recebe-se de presente. Como veio de graça, assim ela é ainda mais esquecida.

Sua aparência de mato engana, confundida com um arranjo de buquê sem as rosas. A samambaia termina com alma de flor de plástico.

Como não oferece sementes, como não floresce, tem o preconceito dos românticos.

A samambaia poderia andar nua pela casa e não chamaria atenção. Nasceu camuflada, camuflada de si mesma. É apenas percebida com a chegada das borboletas. As borboletas são as suas roupas.

A samambaia não mete medo como uma lagartixa. Ela existe, mas não existe. Tem uma desvantagem em relação à lagartixa: não tem paredes para correr.

O fato de ocupar o alto faz com que não seja valorizada. Parece que não é dali, parece que está voando, de passagem.

A samambaia é uma pipa que foi montada e jamais ganhou o céu de uma criança. Não se conhece o desejo de uma samambaia, a sua felicidade, o seu esporângio.

Escora-se nos lamentos do vento, uma planta triste de unhas compridas. Talvez uma manicure resolvesse o seu dilema.

A samambaia sofre de complexo de inferioridade, mas não consegue encolher. Ela cresce, inclusive, quando falece.

A samambaia é confundida com o cacto. Só que o cacto sobrevive, a samambaia não. O cacto bebe mais pedra do que água.

Lembra um cachorro, pula em cima dos móveis, abana o rabo, lambe o rosto e se esfrega em quem se aproxima. Pena que o dono não compreende as suas folhas como uma língua para fora.

Morre de sede porque todo mundo pensa que alguém já deu água para ela.

Fabrizio Capinejera – Anotações sobre a samambaia – (28/12/2016)

Fonte: //carpinejar.blogspot.com- Acesso 16/03/2019

RESUMO

PORTUGAL, Anderson dos Santos. Ecofisiologia e fenologia de duas espécies de samambaias tropicais em diferentes fitofisionomias de restinga. 2019. 183 f. Tese (Doutorado em Botânica). Museu Nacional - Universidade Federal do Rio de Janeiro

Serpocaulon triseriale e *Telmatoblechnum serrulatum* são duas samambaias tropicais que possuem grande amplitude ecológica, e são encontradas em diversos biomas e micro-habitat, dentre eles a restinga. Caracterizada como um mosaico de vegetação que ocorrem sobre o substrato arenoso, as restingas possuem ambientes heterogêneos, devido a diferenças topográficas, solos com alta porosidade e/ou hidromórficos, exposição a altas temperaturas do ar e do solo, pouco nutrientes no solo, além de alta radiação luminosa ou sombreamento. *S. triseriale* e *T. serrulatum* ocupam quase todas as fitofisionomias das restingas, o que as tornam bons modelos para responder os seguintes objetivos (i) entender a relação entre ecofisiologia e microclima com o tamanho do indivíduo na fase esporofítica. (ii) analisar a amplitude ecológica e o desempenho ecofisiológico destas espécies frente a disponibilidade de luz e água. (iii) analisar a fenologia destas espécies em diferentes micro-habitats e a influencia destes na ecofisiologia destas espécies. Os índices morfométricos respondem as variações ecofisiológicas frente aos gradientes ambientais. A síndrome de alongamento ocorreu nos espécimes em ambientes sombreados e com alta umidade do solo, tendo estes elevados valores de clorofila *b* e dissipação fotoquímica. A síndrome de encurtamento ocorreu em espécimes de ambientes com alta intensidade luminosa e secos com elevados valores de carotenóides totais, massa por unidade de folha, suculência e densidade foliar e maior dissipação não fotoquímica. Para ambas as espécies foram encontrados o perfil fisiológico de folhas invernadas e não invernadas. Para *T. serrulatum* uma nova classificação foi proposta: invernadas de curto prazo. Houve diferenças intraespecíficas para variações de massa por unidade de folha, concentração de carbono, nitrogênio e razão C/N em relação às samambaias de clima temperado. O uso do recurso luz e água, e a fitossociologia para *S. triseriale* mostrou restrição à locais sombreados e com menor umidade do solo enquanto para *T. serrulatum* ocorre em áreas abertas e sombreadas, bordas das formações, em locais com pouca umidade do solo ou alagado. Os ajustes que permitem ampla variedade de nicho destas espécies passam por controle da abertura estomática e da transpiração. Os fatores climáticos pluviosidade e temperatura são determinantes para a expressão da sazonalidade destas samambaias. A liberação de esporos, a longevidade e a produção de folhas estéreis diferem em sincronia, intensidade e os ângulos médios entre os gradientes de luz e água, mostrando entre as duas espécies estratégias fenológicas diferenciadas aliadas a estratégias ecofisiológicas. Nossos resultados apresentam novos modelos de comportamentos ecofisiológicos para as espécies de samambaias tropicais.

Palavras chaves: Gradientes ambientais; Pteridófitas; Extensão do nicho; Fotossíntese.

ABSTRACT

Serpocaulon triseriale and *Telmatoblechnum serrulatum* are two tropical ferns that have great ecological amplitude, which are found in several vegetation types, such as restinga. Characterized as a mosaic of vegetation that occur over the sandy substrate, the restingas have heterogeneous environments, because of topographic differences, soils with high porosity and/or hydromorphic, exposure to high air and soil temperatures, scarce nutrients in soil, besides high light radiation or shading. *S. triseriale* and *T. serrulatum* occurs in almost all microhabitats of the restingas, being suitable species to answer the following objectives (i) to understand the relationship between ecophysiology and microclimate with the size of the individual in the sporophytic phase. (ii) to analyze the ecological amplitude and ecophysiological performance of these species in relation to the availability of light and water. (iii) analyze the phenological features of these species in different micro-habitats and their influence on the ecophysiology of these species. Morphometric indices respond to ecophysiological variations in relation to environmental gradients. The elongation syndrome occurred in the specimens in shaded environments and with high soil humidity, with these high values of chlorophyll b and photochemical dissipation. The shortening syndrome occurred in specimens from high light intensity and dry environments with high values of total carotenoids, mass per leaf unit, leaf succulence and leaf density and higher non photochemical dissipation. For the two species, the physiological profile of wintered and non-wintered leaves was found. For *T. serrulatum* a new classification was proposed for short-term wintering. There were intra-specific differences for mass variations per unit of leaf, carbon, nitrogen and C/N in relation to temperate climate ferns. The use of light and water resources, and phytosociology for *S. triseriale* showed restriction to shaded sites with lower soil moisture while for *T. serrulatum* it occurs in open and shaded areas, edges of formations, in sites with low soil moisture or flooded, with high use of abiotic resources. The physiological adjustments allow the occurrence in a variety of the niche of these species go through stomatal opening control and differential transpiration. The climatic factors of rainfall and temperature are determining factors for the expression of the seasonality of these ferns. Spore liberation, longevity and production of sterile leaves differ in synchrony, intensity and mean angles between the light and water gradients, showing differentiated phenological strategies allied to ecophysiological strategies. Our results present new models of ecophysiological behavior for tropical ferns.

Keywords: Environmental gradients; Pteridophytes; Niche extension; Photosynthesis.

LISTA DE ANEXOS

CAPÍTULO 1

- ANEXO 1 - Análise da regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos e fisiológicos em razão da altura, largura e ETR das populações de *Telmatoblechnum serrulatum*.....96
- ANEXO 2 - Análise da regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos e fisiológicos em razão da altura, largura e ETR das populações de *Telmatoblechnum serrulatum*.....97

CAPÍTULO 2

- ANEXO 1 - Caracterização das distribuições no espaço de *Telmatoblechnum serrulatum* e *Serpocaulon triseriale*134

CAPÍTULO 3

- ANEXO 1 - Gráficos de estatística circular de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*171
- ANEXO 2 - Produção e fertilidade das folhas nas populações de *Telmatoblechnum serrulatum*.....175
- ANEXO 3 - Resultados dos testes de estatística circular para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil.....177

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

- Figura 1 - Comparação morfofisiológica de samambaias com outros grupos de plantas atuais.....35
- Figura 2 - Ilustração esquemática de um modelo proposto de uso de componentes fisiológicos e morfológicos na determinação de controle em resposta à concentração de CO₂ atmosférica em todas as espécies vegetais.....38
- Figura 3 - Filogenia usada para análise comparativa da variação de características entre 30 espécies de samambaias, juntamente com características valores (média ± 1 SD) para taxa fotossintética máxima (A_{max}).....41
- Figura 4 - Samambaias analisadas no presente estudo.....45
- Figura 5 - Mapa de localização do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil.....48
- Figura 6 - Diagrama ombrotérmico das médias de dados de 1961 a 1990 (Fonte) da estação meteorológica automática de Macaé49

CAPÍTULO 1

- Figura 1 - *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....70
- Figura 2 - *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....70
- Figura 3 - Formações vegetais com ocorrência de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil.....72
- Figura 4 - ACP com dados morfofisiológicos das populações *Serpocaulon triseriale* (St). Legendas no gráfico em cinza são os parâmetros morfométricos e em preto as formações vegetais. AC= Arbustiva aberta de Clusia; BT= Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta*; CB= Canal artificial, brejo; CM= Canal artificial, mata; AE = Arbustiva aberta de Ericácea; MR= Mata de restinga. AT= comprimento total da folha; CPA= Comprimento da pina apical; CPB= Comprimento da pina da basal; CPM= Comprimento da

	pina mediana; DEN= densidade foliar; ESP= espessura; LM= Maior largura; MFA= massa por unidade de folha; NTP= número total de pinas; SUC= suculência.....	77
Figura 5 -	Análise da regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos em razão da altura das populações de <i>Serpocaulon triseriale</i>	78
Figura 6 -	Análise da regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos e fisiológicos em razão da altura das populações de <i>Serpocaulon triseriale</i>	80
Figura 7 -	ACP com dados morfofisiológicos das populações de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	82
Figura 8 -	Análise da regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos em razão da altura e largura das populações de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	83
Figura 9 -	Análise da regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos e fisiológicos em razão da altura, largura e ETR das populações de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	85

CAPÍTULO 2

Figura 1 -	<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	105
Figura 2 -	<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R. Sm. registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	106
Figura 3 -	Formações vegetais com ocorrência de <i>Serpocaulon triseriale</i> e <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil	107
Figura 4 -	Desenho amostral dos transectos e alocação dos plots (1 m ²) alternadamente.....	108
Figura 5 -	Valores assimilação fotossintética máxima (A_{max}), razão ente assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), razão ente assimilação fotossintética máxima e fósforo foliar (A/F), razão da concentração interna de carbono (c_i) pela concentração de carbono atmosférico (c_i/c_a), déficit de vapor de pressão máximo (VPD), transpiração (E) e condutância estomática máxima (gs) de <i>Serpocaulon triseriale</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.	115

Figura 6 -	Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 $\mu\text{mol PPF}$) e seus correspondentes para, condutância estomática (gs), transpiração (E) e déficit de vapor de pressão (VPD) em <i>Serpocaulon triseriale</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	116
Figura 7 -	Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 $\mu\text{mol PPF}$) e seus correspondentes para assimilação fotossintética (A), concentração interna de carbono (ci) razão da concentração interna de carbono (ci) pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) em <i>Serpocaulon triseriale</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba).....	117
Figura 8 -	Análise da correlação do teor de nitrogênio em contraste com a massa por unidade de folha (MFA) e assimilação fotossintética máxima (A max) para <i>Serpocaulon triseriale</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	127
Figura 9 -	Valores assimilação fotossintética máxima (A max), razão ente assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), razão ente assimilação fotossintética máxima e fósforo foliar (A/F), razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca), condutância estomática máxima (gs), déficit de vapor de pressão máximo (VPD) e transpiração (E) de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	120
Figura 10 -	Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 μmol) e seus correspondentes para transpiração (E), condutância estomática (gs) e déficit de vapor de pressão (VPD) de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	121
Figura 11 -	Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 $\mu\text{mol PPF}$) e seus correspondentes para assimilação fotossintética (A), concentração interna de carbono (ci) razão da concentração interna de carbono (ci) pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) em de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	122
Figura 12 -	Análise da correlação do teor de nitrogênio em contraste com a massa por unidade de folha (MFA) e assimilação fotossintética máxima (A max) de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....	123

CAPÍTULO 3

Figura 1-	Caracterização meteorológica da área de estudo: umidade média, precipitação mensal, temperaturas médias mensais, pressão atmosférica e radiação global para o período de novembro de 2016 à abril de 2018.....	143
-----------	--	-----

Figura 2 -	Sincronia das fenofases determinado pelo índice de atividade em <i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	154
Figura 3 -	Sincronia das fenofases determinado pelo índice de atividade em <i>Serpocaulon triseriale</i>	154
Figura 4 -	Médias dos valores de taxa de expansão foliar (cm.mês ⁻¹) em <i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	156
Figura 5-	Médias dos valores de taxa de expansão foliar (cm.mês ⁻¹) em <i>Serpocaulon triseriale</i>	158

LISTA DE QUADROS

INTRODUÇÃO GERAL

- Quadro 1 - Formações de ocorrência das espécies *Telmatoblechnum serrulatum* e *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....45

CAPÍTULO 1

- Quadro 1 - Categorização das formações vegetais com ocorrência de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* a partir da avaliação da cobertura do dossel (%), radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (PAR), umidade relativa do ar (%), umidade relativa do solo (%) e temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$).....76

CAPÍTULO 2

- Quadro 1 - Formações vegetais com ocorrência de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil que foram selecionadas para o presente estudo.....107

CAPÍTULO 3

- Quadro 1 - Categorização das formações vegetais, tempo de análise e amostragem das análises fenológicas *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba que foram selecionadas para o presente estudo145
- Quadro 2 - Caracterização geral dos eventos vegetativos e reprodutivos quanto ao ciclo para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*, avaliados por meio do Índice de Atividade.....148
- Quadro 3 - Caracterização geral dos eventos vegetativos e reprodutivos quanto a duração para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*...148
- Quadro 4 - Distribuição da ocorrência das fenofases de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* nas diferentes categorias ambientais no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ do período de novembro de 2016 a abril de 2018.....149
- Quadro 5- Resultados dos testes de estatística circular para a data média para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil.....153

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1 - Valores médios de altura, largura, número total de pinas, espessura, suculência, massa por unidade de folha e densidade foliar das populações de *Serpocaulon triseriale*.....77
- Tabela 2 - Valores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides totais, rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), taxa variável pela fluorescência mínima (F_v/F_o), dissipação fotoquímica (qP), dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ), transporte aparente de elétrons (ETR) para as populações de *Serpocaulon triseriale*.....79
- Tabela 3 - Valores de altura, largura, número total de pinas, espessura, suculência, massa por unidade de folha e densidade foliar das populações *Telmatoblechnum serrulatum*.....83
- Tabela 4 - Valores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides totais, rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), taxa variável pela fluorescência mínima (F_v/F_o), dissipação fotoquímica (qP), dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ), transporte aparente de elétrons (ETR) para as populações de *Telmatoblechnum serrulatum*.....84

CAPÍTULO 2

- Tabela 1 - Valores de densidade do dossel (%), umidade do solo (%), frequência relativa (%), cobertura relativa (%), cobertura total (%) e valores das médias da amplitude de nicho ou índice de Levin padronizado (BA) para utilização do recurso de luz e utilização do recurso umidade do solo e altura (cm) em alguns sítios de ocorrência de *Serpocaulon triseriale* (St) e *Telmatoblechnum serrulatum* (Ts) no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....112
- Tabela 2 - Valores de conteúdo de carbono, conteúdo de nitrogênio, razão carbono/nitrogênio, conteúdo de fósforo, espessura, suculência, massa por unidade de folha (MFA), densidade, assimilação fotossintética máxima (*A* max), razão entre assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (*A/N*), razão entre assimilação fotossintética máxima e fósforo foliar (*A/P*), déficit de vapor de pressão máximo (VPD), transpiração máxima (*E*) e condutância estomática máxima (*g_s*), concentração interna de carbono (*c_i*), razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (*c_i/c_a*) em folhas *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.....114

Tabela 3 -	Valores de conteúdo de carbono, conteúdo de nitrogênio, razão carbono/nitrogênio, conteúdo de fósforo, espessura, succulência, massa por unidade de folha (MFA), densidade, assimilação fotossintética máxima (A max), razão ente assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), razão ente assimilação fotossintética máxima e fósforo foliar (A/P), déficit de vapor de pressão máximo (VPD), transpiração (E) e condutância estomática máxima (gs), concentração interna de carbono (ci), razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) em folhas de <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.	119
------------	--	-----

CAPÍTULO 3

Tabela 1-	Valores de <i>r</i> nas correlações de Spearman entre as variáveis climáticas e as fenofases para <i>Serpocaulon triseriale</i> e <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil.	151
Tabela 2-	Resultados dos testes de estatística circular para as médias das observações de sazonalidade para <i>Serpocaulon triseriale</i> e <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil.....	152
Tabela 3 -	Produção (Folhas.ano ⁻¹), expansão total da folha (meses) (estéril e fértil), longevidade (meses) (estéril e fértil) para <i>Serpocaulon triseriale</i> e <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil.....	155

LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS

$\mu\text{g}/\text{cm}^2$	Micrograma por centímetro quadrado
$\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$	Micromol por metros por segundo
$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	Micromol por metros quadrado por segundo
A	Assimilação fotossintética
Amax	Assimilação fotossintética máxima
ABA	Hormônio ácido abscísico
AC	Arbustiva aberta de <i>Clusia</i>
ACP	Análise de componentes principais
AE	Arbustiva aberta de <i>Ericaceae</i>
AI	Ambientes intermediários
AH	Ambiente crítico por questões hídricas
AL	Ambiente de alta luminosidade
AM	Ambiente de alto sombreamento e umidade do solo
A/N	Razão ente assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar
ANOVA	Análise de variância
AT	Comprimento total da folha
B	Padronização do índice de Levins
BA	Faixa de distribuição de Levins
BE	Brejo seco da mata de ericácea
BT	Herbácea brejosa com predomínio de <i>Bonectia stricta</i>
C a	Conteúdo de clorofila a
C a/b	Razão entre os conteúdos clorofila a e b
C b	Conteúdos de clorofila b
Ca	Carbono atmosférico
ci	Carbono interno
ci/ca	Razão carbono interno por carbono atmosférico
C/N	Razão carbono/ nitrogênio
CM	Canal artificial Mata
CB	Canal artificial Brejo
CPA	Comprimento da pina apical
CPB	Comprimento da pina da basal
CPM	Comprimento da pina mediana
CRA	Conteúdo Relativo de água
DEN	Densidade foliar
DMF	N, N-dimetilformamida
E	Transpiração
ESP	Espessura foliar
ETR	Transporte aparente de elétrons
F _v /F _o	Taxa variável pela fluorescência mínima
F _v /F _m	Rendimento quântico máximo do fotossistema dois
gs	Condutância estomática
IA	Índice de atividade
INMET	Instituto Nacional de Meteorologia
LG	Lagoa de Carapebus
LM	Maior largura
MFA	Massa da folha por unidade de área

MS	Massa seca
MR	Mata de Restinga
MT	Massa saturada
NTP	Número total de pinas
NPQ	Dissipação não fotoquímica
Pa	Pressão atmosférica
PAR	Radiação fotossinteticamente ativa
PLU	Pluviosidade
PI	Mata permanentemente inundada
<i>PPFD</i>	Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
Qnp	Dissipação não fotoquímica (quenching não-fotoquímico)
Qp	Dissipação fotoquímica (quenching fotoquímico)
RAD	Radiação
SD	Densidade dos estômatos
SI	Proporção de estômato
SUC	Suculência
Tmax	Temperatura máxima
Tmed	Temperatura média
Tmin	Temperatura mínima
Umi	Umidade
VPD	Déficit de vapor de pressão

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO GERAL	26
1	INTRODUÇÃO	27
1.2	OBJETIVOS	33
1.2.1	Geral	33
1.3.1	Específicos	33
2	REVISÃO DE LITERATURA	34
2.1	O transporte de água nas samambaias	34
2.2	Samambaias possuem a atividade de seus estômatos passiva frente ao aumento de CO₂?	36
2.3	Fotossíntese em samambaias	39
2.4	Ecofisiologia de samambaias no Brasil	42
3	ESPÉCIES DE ESTUDADAS	44
3.1	<i>Telmatoblechnum serrulatum</i> (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey	46
3.2	<i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R. Sm.	46
4	ÁREA DE ESTUDO	47
4.1	A restinga no Parque Nacional da restinga de Jurubatiba	47
4.2	Formações vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba	49
4.3	Áreas de intensa ação antrópica	50
4.3.1	<u>Canal artificial mata (CM) e Canal artificial brejo (CB)</u>	50
4.3.2	<u>Brejo seco da Mata de ericacea (BE)</u>	50
4.4	Áreas com baixa interferência antrópica	51
4.4.1	<u>Arbustiva aberta de Clusia (AC)</u>	51
4.4.2	<u>Arbustiva aberta de Ericáceas (AE)</u>	51
4.4.3	<u>Mata de restinga (MR)</u>	52
4.4.4	<u>Mata permanentemente inundada (PI)</u>	52
4.4.5	<u>Herbácea brejosa com <i>Bonnetia stricta</i> (Nees) Nees & Mart. (Bonnetiaceae) (BT)</u>	52
4.4.5	<u>Lagoa de Carapebus (LG)</u>	53
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

CAPÍTULO 1.....	66
TAMANHO DO ESPORÓFITO DE SAMAMBAIAS NA RESTINGA COMO MODELO DE ESTUDO NA CORRELAÇÃO ENTRE VARIÁVEL MICRO CLIMÁTICA E ECOFISIOLOGIA	67
1 INTRODUÇÃO.....	67
2 METODOLOGIA.....	69
2.1 Espécies estudadas.....	69
2.2 Área de estudo	71
2.3 Caracterização abióticas do habitats.....	72
2.4 Morfometria.....	73
2.5 Concentração de pigmentos foliares e fluorescência da clorofila.....	73
2.6 Análise estatística.....	74
3 RESULTADOS.....	75
3.1 Categorização das formações vegetais a partir dos dados abióticos.....	75
3.2 <i>Serpocaulon triseriale</i> e as suas interações entre tamanho, ecofisiologia e ambiente.....	76
3.3 <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> e as interações entre tamanho, ecofisiologia e ambiente.....	80
4 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	85
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	91
CAPÍTULO 2.....	100
GRADIENTES DE DISPONIBILIDADE HÍDRICA E LUMINOSA NO NICHOS DE OCORRÊNCIA E ECOFISIOLOGIA DE DUAS SAMAMBAIAS TROPICAIS.....	101
1 INTRODUÇÃO.....	101
2 METODOLOGIA.....	104
2.1 Espécies estudadas.....	104
2.2 Área de estudo	106
2.3 Caracterização das populações e dos fatores abióticos.....	108
2.4 Distribuição dos indivíduos nas faixas de variação ambiental.....	109
2.5 Atributos foliares.....	105
2.6 Trocas gasosas e parâmetros da assimilação fotossintética.....	110

2.7	Análise estatística.....	111
3	RESULTADOS	111
3.1	Distribuição de <i>Serpocaulon triseriale</i> e <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> no gradiente ambiental.....	111
3.2	Variação dos atributos foliares em <i>Serpocaulon triseriale</i> nos gradientes de disponibilidade hídrica e luminosa.....	113
3.3	Variação dos atributos foliares em <i>Telmatoblechnum serrulatum</i> nos gradientes de disponibilidade hídrica e luminosa.....	118
3.4	Comparações interpecíficas na amplitude de distribuição de <i>Serpocaulon triseriale</i> e <i>Telmatoblechnum serrulatum</i>.....	124
4	DISCUSSÃO E CONCLUSÕES.....	125
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	132

CAPÍTULO 3.....	138
------------------------	-----

	VARIAÇÃO HÍDRICA E LUMINOSA DOS MICROCLIMAS DE RESTINGA E SEUS EFEITOS SOBRE A FENOLOGIA DE DUAS SAMAMBAIAS.....	139
1	INTRODUÇÃO.....	139
2	METODOLOGIA.....	141
2.1	Seleção de Espécies.....	141
2.2	Área de estudo	141
2.3	Observações fenológicas.....	143
2.4	Produção, fertilidade, expansão e longevidade foliar.....	146
2.5	Análise estatística	147
3	RESULTADOS	147
3.1	Fenologia das folhas reprodutivas e vegetativas de <i>Serpocaulon triseriale</i> e <i>Telmatoblechnum serrulatum</i>.....	147
4	DISCUSSÃO.....	159
4.1	Dinâmica de esporulação de samambaias nos micro-habitats da restinga de Jurubatiba.....	160
4.2	Fenologia das folhas vegetativas.....	162
5	CONCLUSÕES.....	164
	REFERÊNCIAS BIOBLOGRÁFICAS.....	165

CONSIDERAÇÕES FINAIS	178
PERSPECTIVAS FUTURAS.....	182

Introdução Geral

INTRODUÇÃO

As samambaias e licófitas são plantas vasculares sem flores nem sementes, que se reproduzem por esporos, com marcada alternância de duas gerações em seu ciclo de vida. Se destacam na história do reino vegetal pela conquista do ambiente terrestre devido à especialização celular no sistema vascular para a condução de água e nutrientes (Tryon & Tryon, 1982). Atualmente, existem descritas no mundo aproximadamente 11916 espécies, divididas em 337 gêneros, 51 famílias, 14 ordens e duas classes (PPG-1, 2016).

Ainda hoje existe um mito de que as samambaias, por não ocorrerem em ambientes secos (áridos), não seriam bem sucedidas como as angiospermas ou gimnospermas (Rothwell, 1996). As samambaias ocorrem em todo o mundo, desde as florestas quentes e úmidas das regiões tropicais até as tundras do círculo Ártico e podem ocupar diversos ambientes, desde o nível do mar até quase o limite da vegetação alto montana (Page, 2002). Para ocupar essa diversidade de ambientes, as samambaias e licófitas apresentam diferentes formas biológicas, incluindo quase todas as formas de crescimento e de adaptações das angiospermas (Page, 2002; McElwain & Punyasena, 2007; McElwain, 2011).

Fatores abióticos como pluviosidade, nebulosidade, umidade relativa do ar e temperatura do ar influenciam diretamente na biogeografia das samambaias (Tryon & Tryon 1982), na riqueza e distribuição de espécies (Santos, 2007; Prado & Sylvestre, 2010), na extensão do nicho (Saldaña *et al.*, 2005; Riano & Briones, 2013) e na fenologia (Mehltreter, 2008) e, por conseguinte, nas respostas morfológicas (Martin *et al.*, 2004; Testo & Watkins Jr., 2012) e ecofisiológicas (Pitterman *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2014; Tosens *et al.*, 2015).

Apesar das samambaias ocorrerem por todo o globo, existem dentro dos gradientes latitudinais, ambientes que expressam diferenças na biodiversidade. O menor número de espécies por unidade de área, ocorre próximo aos polos, e este número aumenta em direção a linha do equador, com exceções à este padrão em poucos grupos taxonômicos (Moran, 2008). A riqueza de distribuição geográfica nas áreas tropicais é significativamente relacionada a quantidade de água no ambiente e aos mosaicos ambientais (Tryon & Tryon 1982; Moran, 2008). As razões, em parte, para a preferência de ambientes úmidos pelas samambaias seria a necessidade de natação dos anterozoides

no processo reprodutivo (Page, 2002), o mau controle do potencial hídrico (Zhang *et al.*, 2014), a baixa eficiência no uso da água e a limitação hidráulica do xilema (Pitterman *et al.*, 2013). Desta forma, elas possuiriam menores taxas de crescimento potenciais e de rendimento fotossintético frente às angiospermas (Tosens *et al.*, 2015).

A diversidade de samambaias nos trópicos não é baseada somente em número de espécies ou alto grau de endemismo (Moran, 2008). A diversidade também se expressa pelas diferentes formas de vida, pela diversidade em aspectos ecológicos (Tuomisto & Ruokolainen, 1993; Tuomisto *et al.* 2002) e pela diversidade fisiológica (Page, 2002). No Brasil é estimada a ocorrência de 1.053 espécies de samambaias distribuídas através dos biomas (Prado & Sylvestre, 2010). Os padrões de distribuição geográfica no Brasil mostram que as espécies ocorrem em maior diversidade nas montanhas do que as regiões com baixa elevação. Nas regiões sul e sudeste do país são encontrados cerca de 600 espécies. Estas regiões são consideradas centros de diversidade e endemismo samambaias e licófitas da região neotropical, em razão da presença das cadeias montanhosas da Serra do Mar e da Mantiqueira (Prado & Sylvestre, 2010). Já a Amazônia brasileira, apesar da grande extensão territorial, possui apenas 300 espécies (Prado & Sylvestre, 2010), as quais são amplamente distribuídas. Alguns estudos mostram que as samambaias apresentam adaptações ecofisiológicas nestas regiões que subsidiam a ocorrência mesmo em face as variações microclimáticas locais (Tuomisto *et al.* 2002; Fontora, 2007).

Para as samambaias de ampla distribuição em vários micro-habitats, a compreensão da dinâmica dos fatores abióticos, junto com os atributos foliares e, por conseguinte, de suas relações fotossintéticas, perpassam na longevidade da folha (Karst & Lechowicz, 2006). As samambaias de clima temperado que possuem folhas de longa duração (invernadas – aquelas que passam por mais de uma estação), têm menor massa por unidade de folha (MFA), razão carbono/nitrogênio (C/N) e assimilação fotossintética (A), enquanto as folhas de curta duração (não invernadas – aquelas que não passam por mais de uma estação), a relação MFA, razão C/N e assimilação fotossintética são significativamente maiores (Karst & Lechowicz, 2006). A massa por unidade de folha é descrita como um dos principais traços funcionais para o grupo das samambaias (Saldana *et al.*, 2005). Em samambaias de ampla distribuição em micro-habitats, a alta plasticidade da massa por unidade de folha influencia significativamente em características fotossintéticas, incluindo taxa máxima de transporte de elétrons e ponto de saturação de luz (Riano & Briones, 2013).

A floresta tropical atlântica encontrada no Brasil é um dos principais *hotspots* do mundo por sua alta diversidade de espécies por área, alto grau de endemismo e velocidade de destruição dos habitats (WCMC 1992; Myers *et al.* 2000; Scarano *et al.*, 2005). A Mata Atlântica no do Brasil, apresenta as feições de restingas, próximas a costa Atlântica que são acumulações arenosas litorâneas. As restingas são associações vegetais de características mistas, que abrigam comunidades vegetais (Araujo, 2000; Scarano *et al.*, 2005).

As comunidades vegetais que formam as restingas derivam de variações no micro relevo, determinando diversas fitofisionomias, estruturas e diferentes ambientes ecológicos, dentre os quais se distinguem as comunidades herbáceas, arbustivas e arbóreas, podendo ser terrestres ou aquáticas (Araujo, 2000). O estabelecimento destas comunidades possui uma gama de variáveis ambientais que limitam seu estabelecimento, tais como diferenças topográficas, a presença de areias quartzosas de alta porosidade e/ou de solos hidromórficos, exposição a altas temperaturas do ar e da superfície do solo e, eventualmente, a alta salinidade do solo, além da alta radiação luminosa (Garcia, 1999; Hay & Lacerda, 1980; de Mattos *et al.*, 2004; Scarano, 2002a, b; Scarano *et al.* 2001).

Para as restingas fluminenses, podemos citar os trabalhos de ecofisiologia: Meirelles, 1997; de Mattos *et al.*, 1998, 2004; Menezes & Araujo, 2000; Mantovani & Iglesias, 2001, 2008, 2010; Scarano, 2002a, 2002b ; Scarano *et al.*, 2001, 2009, 2015; Dias *et al.*, 2006; Zamith *et al.*, 2006; Pimentel *et al.*, 2007; Rosado & Mattos, 2007, 2010, 2013; Gessler *et al.*, 2008; Mantuano, 2008; Villela *et al.*, 2012; Lüttge *et al.*, 2015). Em todos os trabalhos de ecofisiologia vegetal realizado em restingas do qual temos conhecimento, somente há enfoque no grupo das angiospermas. Não encontramos nenhum trabalho específico com o grupo das samambaias.

No ambiente de restinga, as diferenças entre a quantidade de água nas estações (seca e chuvosa) é fator predominante na delimitação de fenofases para as angiospermas (Rodarte, 2008; Machado, 2013). As variações ambientais influenciam fortemente as fenofases dos vegetais nas regiões tropicais e inferem um maior período de produção de órgãos vegetativos e reprodutivos. Alguns estudos fenológicos para a vegetação de restinga no Brasil foram realizados por Talora & Morellato (2000), Marques & Oliveira (2004), Cesário & Gaglianone (2008), Gomes *et al.* (2008), Rodarte (2008), Pereira (2009) e Machado (2013). Novamente, até a extensão do nosso conhecimento, não encontramos estudo com as samambaias. Em relação à fenologia das samambaias, duas

questões devem ser consideradas: tendo as samambaias especificidades morfofisiológicas e reprodutivas, teriam estas fenologias semelhantes às plantas com sementes da restinga? Outro questionamento seria se uma mesma espécie de samambaia que possui ampla distribuição na restinga teria variações fenológicas em paisagens naturalmente heterogêneas e diferenças nos padrões de síndromes de órgãos vegetativos e reprodutivos.

As restingas de Jurubatiba e da Marambaia são as mais ricas em samambaias e licófitas no estado do Rio de Janeiro, ambas com 39 espécies (Santos, 2007). A flora de samambaias nas restingas pode ser dividida em dois grupos, de acordo com a similaridade florística: um em áreas permanentemente alagadas e outro em formações periodicamente alagadas ou secas (Santos, 2007). Isto sugere que o regime hídrico nas formações pode ser um dos fatores que determina a distribuição dessas plantas nas restingas. A dinâmica do estabelecimento destas plantas frente ao mosaico vegetacional e aos regimes hídricos dos solos da restinga não é clara, pois há formações com distintos regimes hídricos do solo, tais como as formações arbustivas abertas de *Clusia* e arbustiva aberta de ericáceas, que apresentam alta similaridade da flora pteridofítica (Santos, 2007). Algumas destas espécies se encontram em quase todas as fitofisionomias das restingas, como *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. e *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey. A ampla ocorrência destas espécies as tornam interessantes para a compreensão da seguinte questão: espécies de ampla distribuição nos micro-habitats das restingas possuem respostas ecofisiológicas que as permite ocorrer em diferentes ambientes?

A magnitude das respostas da captura de luz, em espécies de ampla ocorrência se deve à capacidade de manter o desempenho fotossintético e exibir respostas ecofisiológicas, que são importantes mecanismos de aclimação, sendo a chave para o estabelecimento das samambaias (Saldaña, 2005). A variação da disponibilidade de luz e hídrica determina a extensão da ocorrência para as samambaias. As espécies que não possuem a capacidade de ajustar seu aparato fotossintético para manter o desempenho fisiológico são restritas à ambientes e/ou micro-habitats mais estáveis climaticamente (Zhu *et al.* , 2015). Com isso, há algumas questões a serem entendidas na ecofisiologia das samambaias das restingas fluminenses. Tendo a composição diferencial de espécies de samambaias e os padrões de filtragem ambiental que permitem sua coocorrência como premissa, estas samambaias estariam associadas a diferenças na magnitude das respostas da captura de luz e disponibilidade hídrica ou a outro fator abiótico? Quais

seriam as variações ecofisiológicas que permitem este ajuste? Qual seria a amplitude das variáveis ambientais ocupado por espécies de ampla ocorrência na restinga?

Para os organismos vegetais, uma distribuição extensa confere uma maior exposição a diferentes variáveis ambientais, o que pode conferir eventualmente a seleção de aclimatações ou adaptações que ajustem estes organismos a intervalos de condições ambientais (Rickefls, 2003). A diversidade de forma, tamanho e número de estruturas vegetativas podem ser reflexos de variação fenotípica. Esta variabilidade morfológica associada a carência de observações em campo contribuem para descrições taxonômicas e ecofisiológicas incompletas para samambaias (Temponi *et al.*, 2005). A relação do tamanho dos espécimes de samambaias junto a sua ecofisiologia não é algo bem compreendido (Martin *et al.*, 2004; Testo & Watkins, 2012) e algumas samambaias possuem síndrome de encurtamento ou alongamento da parte vegetativa do esporófito em diferentes habitats e assim conseguem manter íntegros os parâmetros ecofisiológicos, particularmente aqueles relacionados à fotossíntese. Contudo, outras samambaias mantêm seu desempenho ecofisiológico sem alterações no padrão de crescimento, mesmo em diferentes habitats (Testo & Watkins, 2012). Neste caso, *T. serrulatum* e *S. triseriale* possuem características que tornam estas espécies modelos para uma melhor compreensão da relação tamanho da planta e comportamento ecofisiológico em samambaias, bem como potenciais consequências ecológicas de tal relação.

Como ferramenta para avaliações em ecofisiologia, muitos trabalhos têm utilizado a fluorescência da clorofila *a*, mais especificamente a razão F_v/F_m (rendimento quântico máximo do fotossistema II) (Sarijeva *et al.*, 2007; Paiva *et al.*, 2009). Esta razão foi descrita como bom indicativo de condições estressantes para o grupo das angiospermas e gimnospermas (Sarijeva *et al.*, 2007; Paiva *et al.*, 2009), assim como para o grupo das samambaias (Arinawati *et al.*, 1996; Zhang *et al.* 2009; Kao & Lin, 2010). Esta ferramenta nos ajudará a responder a seguinte questão: Dentro das diferentes fitofisionomias das restingas, em quais e porque as espécies de samambaias com ampla distribuição sofrem (ou não) estresse fisiológico e quais são os ajustes fotossintéticos para o estabelecimento das mesmas?

Desta forma as hipóteses a serem testadas neste trabalho são:

- (1) A fitofisionomia das formações vegetais das restingas e as características edáficas interferem nas respostas ecofisiológicas e morfométricas das samambaias *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*.
- (2) Em ambientes sombreados e com disponibilidade hídrica há uma síndrome de alongamento do esporófito; elevados valores de clorofila *b*; e dissipação fotoquímica. Em contraste, em ambientes com alta intensidade luminosa e secos há uma síndrome de encurtamento do esporófito; elevados valores de carotenóides totais; elevada massa por unidade de folha, suculência e densidade foliar; e maior dissipação não fotoquímica.
- (3) As estratégias morfológicas e fisiológicas destas samambaias em ambientes distintos garantem a manutenção dos fotossistemas, tendo valores estáveis de clorofila *a*, não ocorrendo fotoinibição.
- (4) Diferenças interespecíficas no desempenho ecofisiológico frente a disponibilidade de luz e água refletem na extensão e distribuição das espécies *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*, bem como a amplitude do nicho.
- (5) Há diferenças com relação às proporções das diferentes síndromes de produção de folhas (estas menos intensas em ambientes não restritivos), em relação a síndrome de produção de esporos (mais intensa em ambientes restritivos), sendo a fenologia influenciada mais por variações micro climáticas do que uma variação endógena.

Esta tese foi dividida em uma introdução geral, revisão de literatura, três capítulos e considerações finais. As hipóteses supracitadas serão tratadas ao longo dos capítulos.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 GERAL

Avaliar a influência de fatores abióticos e fitofisionômicos na ecofisiologia e fenologia de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*, em diferentes formações vegetais do Parque Nacional da Restinga Jurubatiba.

1.2.2 ESPECÍFICOS

- Entender como os padrões ecofisiológicos influenciam na diferenciação morfométrica de *S. triseriale* e *T. Serrulatum*, estabelecendo correlações destas variações com as diferentes formações vegetacionais da Restinga de Jurubatiba;
- Indicar como os atributos foliares funcionais se relacionam nas variações morfométricas de *S. triseriale* e *T. serrulatum*;
- Demonstrar como a variação microclimática das formações de restinga influencia fitossociologicamente e fenologicamente as populações de *T. serrulatum* e *S. triseriale*;
- Elucidar se há fotoinibição nos gradientes ambientais de luz e água nos micro-habitat de restinga.
- Estabelecer relações variações ambientais com os pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b* e carotenóides) em *S. triseriale* e *T. serrulatum* e;
- Relacionar a magnitude de variação fenotípica à amplitude de distribuição populacional, a fim de saber se *S. triseriale* e *T. serrulatum* possuem características ecofisiológicas específicas que sobrepujam fatores edáficos nas formações.

- Entender se as diferenças entre as estações climáticas e as categorias ambientais presentes na restinga influenciam no(s) período(s) de ocorrência dos eventos fenológicos.
- Verificar se as estratégias fisiológicas e fenológicas de *S. triseriale* e *T. serrulatum* com folhas invernadas e não invernadas a partir da quantificação de C, N, razão C/N foliar, atributos morfofuncionais e fotossintéticos.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 O transporte de água nas samambaias

As consequências ecofisiológicas das propriedades hidráulicas são o resultado das relações fisiológicas, anatômicas e morfológicas. O conhecimento de que as samambaias possuem um sistema de transporte de água diferencialmente otimizado para minimizar a cavitação (Pittermann *et al.*, 2011) é importante para a compreensão de outros processos fisiológicos para o grupo.

As samambaias possuem uma arquitetura hidráulica que combina um sistema vascular baseado em traqueídes (algumas possuem elementos de vaso), com alta transpiração e folhas de área relativamente grandes. Além disso, estas folhas grandes são irrigadas por venações cujas densidades são menores em relação às angiospermas e gimnospermas (Pitterman *et al.*, 2013) (Figura 1 - a,b,c), sendo a transpiração conduzida por relativamente poucos estômatos (Franks & Beerling, 2009). Mesmo assim, as samambaias coexistem e competem com todos os grupos de plantas, algumas tendo valores na condutividade do xilema (k) tão altos quanto as angiospermas (Figura 1- I,II, III).

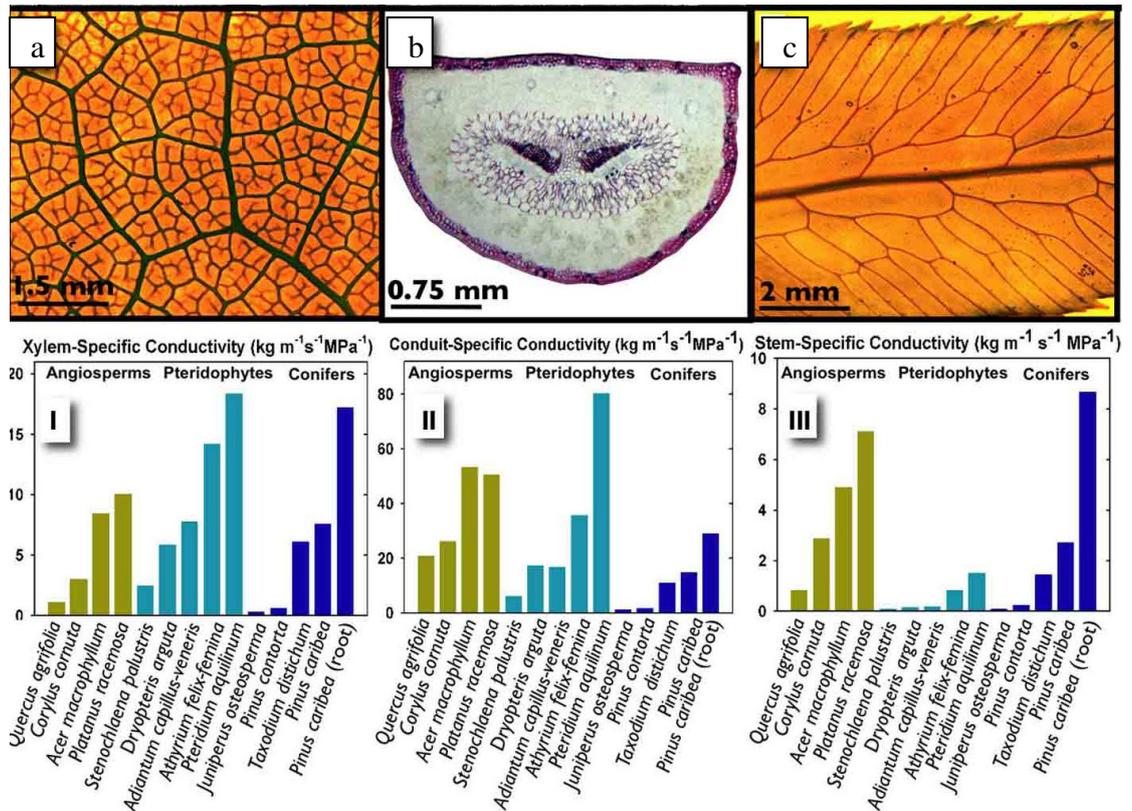


Figura 1. Comparação morfofisiológica de samambaias com outros grupos de plantas atuais. 1a - Venação foliar de *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt. (Berberidaceae, angiosperma). 1b - *Pinus attenuata* Lemon (Pinaceae, gimnosperma) - os dois pontos centrais localiza o xilema e suas venações. 1c - pina de *Woodwardia fimbriata* Sm. (Blechnaceae, samambaia). (I) Os gráficos ilustram condutância de Coníferas, angiospermas e samambaias onde as regiões de condutividade foram padronizadas sendo xilema (funcional) marcado após a perfusão de corante. (II) condutividade somente da área do lúmen. (III) condutividade do tronco/estipe após secção transversal. Imagem adaptada de Pitterman *et al.* (2013).

O que explica o alto potencial de transporte de água no xilema em algumas samambaias? Os feixes vasculares dentro do pecíolo são morfológicamente variados. É possível encontrar organizações vasculares que vão desde feixe vascular central solitário em haplostele à feixes múltiplos que formam frequentemente um anel dictiostélio. Em contraste com os traqueídeos de coníferas, tipicamente curtos e estreitos, que foram selecionados para transportar água e apoiar a copa, o xilema das samambaias foi selecionado unicamente para o movimento de água, sem necessariamente possuir uma função mecânica, tendo no anel externo de fibras de esclerênquima a função de suporte (McElwain, 2011). Os traqueídes de samambaia podem atingir diâmetros superiores a 100µm, valores comparáveis a vasos de angiospermas (McElwain, 2011; Pitterman *et al.*, 2013).

A eficiência do transporte de água em samambaias pode se sobrepor a plantas lenhosas, embora a maioria das samambaias não alcancem os máximos hidráulicos exibidos por lianas e angiospermas anelares (Watkins *et al.*, 2010; Pittermann *et al.*, 2011). Em algumas samambaias tropicais, cujo habito é epífitico o desempenho hidráulico dos pecíolos é superior do que de samambaias terrestres, apresentando maiores taxas de condutividade específica do xilema por área (ks). Outra peculiaridade de algumas samambaias epífitas é a não relação entre o diâmetro traqueídico e a condutividade xilemática, sugerindo que o transporte do xilema pode ser desacoplado das relações hídricas. Em vez disso, as epífitas podem depender da água armazenada ou de absorção foliar, com o transporte do xilema desempenhando um papel secundário (Watkins *et al.* 2010). Em algumas espécies terrestres como *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Dennstaedtiaceae) e *Lygodium* sp. (Lygodiaceae), o xilema pode exibir ks com mais de $20 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ sugerindo que o papel de sustentação foi delegado às fibras do esclerênquima (Pittermann *et al.*, 2011).

Para as coníferas, o aumento no diâmetro do tronco está relacionado à diminuição da condutância do traqueíde e geralmente resulta em diminuição da resistência à cavitação (Pittermann *et al.*, 2006, 2011; McElwain, 2011). Todas as gimnospermas existentes, sem exceção, possuem crescimento secundário, implicando que a evolução do xilema nestas plantas deve ser examinada no contexto de três funções concorrentes ou um "triângulo de *trade-off*" (Baas *et al.*, 2004), incluindo as funções de transporte de água, suporte mecânico e resistência à embolia. Nas samambaias, que não têm crescimento secundário, as soluções adaptativas para manter apenas o transporte de água e resistência à cavitação, foi ter como suporte mecânico o anel de fibras espessadas do esclerênquima (Rowe *et al.*, 2004). As samambaias não possuem este *trade-off* em relação a questão hidráulica como as plantas com sementes e, por isso, se justifica a alta condutância xilemática, mesmo em ambientes méxicos.

2.2 Samambaias possuem a atividade de seus estômatos passiva frente ao aumento de CO_2 ?

Os mecanismos de controle estomático estão aliados à capacidade de sustentar a condutância estomática (gs) e otimizar taxas fotossintéticas e assim determinam níveis

de transpiração (Haworth *et al.*, 2015). Compreender a estrutura morfológica e comportamentos fisiológicos que determinam o controle estomático é fundamental para elucidação das respostas ecofisiológicas das espécies vegetais aos ecossistemas, assim como gerar dados de modelagem de futuros aumentos na atmosfera na concentração de CO₂ e mudanças temporais e espaciais na disponibilidade de água (Franks & Beerling, 2009).

A hipótese da origem passiva do controle estomático sugere que grupos mais antigos de plantas (samambaias, licófitas e gimnospermas) tendem a exibir predominantemente estômatos de mecanismo passivos para a abertura, enquanto as angiospermas utilizariam o controle estomático ativo (Brodribb *et al.*, 2009; Brodribb & McAdam, 2011). Esta divergência no comportamento estomático dos grupos, na ordem da fisiologia dos processos evolutivos, foi proposta para explicar a sensibilidade estomática diferencial para concentração de CO₂: gimnospermas mostrando nenhum declínio em *g_s* quando a concentração de CO₂ foi acrescida acima nos níveis ambientais atuais, enquanto que nas angiospermas a alta de CO₂ respondeu através de uma redução em *g_s* (Brodribb *et al.*, 2009).

Estas observações levaram à hipótese de uma transição evolutiva, através da qual o comportamento ativo estomático foi observado em angiospermas (Brodribb & McAdam, 2011), possivelmente devido ao desenvolvimento da sinalização estomática do íon cálcio neste grupo, que poderiam estar ausentes em linhagens mais antigas de plantas (Brodribb *et al.*, 2009). No entanto, este paradigma da origem passiva do comportamento fisiológico dos estômatos não foi sustentado devido a observações feitas em alguns musgos e licófitas, que possuem os genes necessários para ativar o comportamento estomático ativo e demonstraram abertura dos estômatos como resposta ao aumento de CO₂ e ao hormônio ácido abscísico (ABA), sob condições experimentais (Chater *et al.*, 2011, 2013; Ruzala *et al.*, 2011).

Os comportamentos estomáticos passivo e ativo podem ter indicações em membros de alguns gêneros de angiospermas (Tomimatsu & Tang, 2012). Medições de trocas gasosas demonstraram sensibilidade para as concentrações de CO₂ acima dos níveis para algumas coníferas e cicadáceas (Ruzala *et al.*, 2011; Haworth *et al.*, 2015), o que sugere que algumas espécies de plantas com origens evolutivas mais antigas podem alternar entre comportamentos estomáticos ativos e passivos dependendo da estado da planta. Possivelmente estas plantas possuem sensibilidade à indicadores de estresse mediada por ABA (Brodribb & McAdam, 2011).

Respostas estomáticas fisiológicas ativas e passivas de samambaias e angiospermas para mudanças instantâneas de CO₂ e a transição da luz, podem ser melhor entendidas no modelo que utiliza de componentes fisiológicos e morfológicos na determinação de controle em resposta estomática à concentração de CO₂ atmosférico em todas as espécies vegetais (Haworth *et al.*, 2015) (figura 2), sem distinção de grupos taxonômicos.

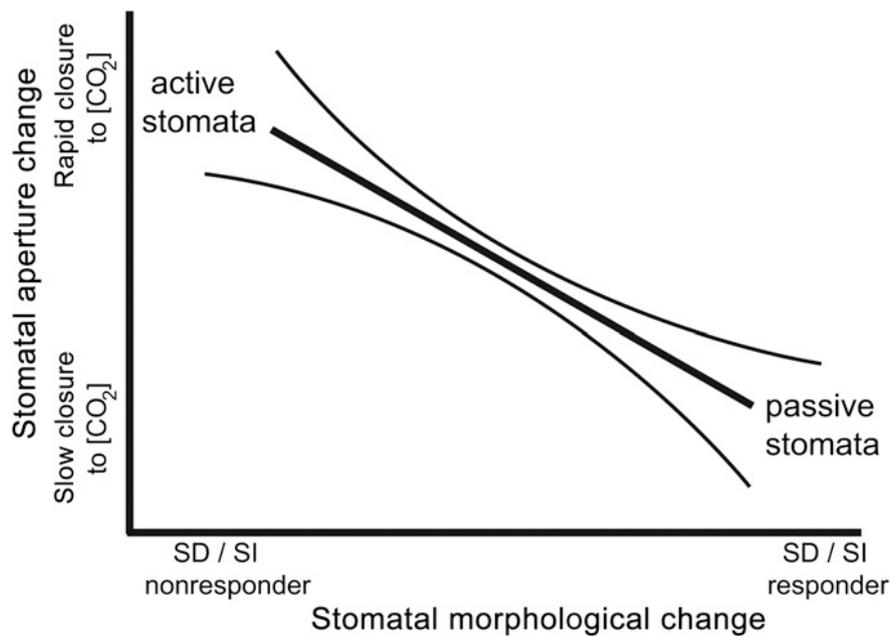


Figura 2. Ilustração esquemática de um modelo proposto de uso de componentes fisiológicos e morfológicos na determinação de controle em resposta à concentração de CO₂ atmosférica em todas as espécies vegetais. SD: Densidade dos estômatos; SI: proporção de estômato por célula epidérmica. Figura extraída de Haworth *et al.* 2015.

As respostas estomáticas dependem do local, da prevalência de condições de crescimento, bem como das questões morfo filogenéticas e de ajuste das características fisiológicas e morfológicas apresentadas pelo vegetal. Apesar disso, as plantas regulam as trocas gasosas através da modificação diferencial dos componentes do controle estomático, assim como alternam entre a via ativa e passiva do comportamento fisiológico em modulação da SD e das respostas ao CO₂ em sinais de tensão, tais como ABA (Haworth *et al.*, 2015).

A diversidade de estratégias de controle estomático nas linhagens de plantas vasculares mais antigas é diversa (Franks & Farquhar, 2007; Brodribb *et al.*, 2009; Ruszala *et al.*, 2011). As plantas em geral são sujeitas a pressões seletivas evolutivas

exercidas por um *trade-off* entre os custos e benefícios do respectivo controle estomático, sendo necessário entender a ecofisiologia das mesmas para a melhor compressão de seu estabelecimento local (Haworth *et al.*, 2015).

2.3 Fotossíntese em samambaias

Dentro da epistemologia da fisiologia da fotossíntese, Page (1979) lançou uma hipótese para a questão fotossintética das samambaias: muitas delas sobrevivem bem em níveis de qualidade de luz que são baixas para a maioria das angiospermas, bem como muitas coníferas. Contudo, com a ausência de medições fisiológicas rigorosas que quantificasse a fotossíntese e o rendimento destas plantas em baixos níveis de luz incidente, não havia meios de testar esta hipótese. Atualmente, é descrita a tolerância das samambaias não somente à sombra como em relação à ampla diversidade de habitats, incluindo transições de áreas sombreadas para maior luz (Saldaña *et al.* 2005, 2007; Atala *et al.*, 2012).

Para as samambaias é documentado altos níveis de clorofila total em baixa saturação de luz para a manutenção das taxas fotossintéticas, indicando que o fluxo de fótons e a qualidade espectral da luz podem influenciar nos potenciais de tolerância à sombra (Arinawati *et al.*, 1996). Algumas samambaias poderiam ter sido selecionadas, ao longo da sua história evolutiva, como uma relação de adaptações positivas para ambientes muito nublados e enevoados, muito antes da diversificação das angiospermas (Page, 2002).

O conhecimento da ecofisiologia foliar relacionada na fotossíntese estão mais avançadas para o grupo das gimnospermas e angiospermas e demonstraram correlações funcionalmente significativas entre traços foliares como massa foliar por área (MFA), taxa fotossintética máxima, nitrogênio foliar, clorofila foliar e longevidade foliar (Westoby *et al.*, 2002). No intuito de elucidar estas relações para samambaias, Karst & Lechowicz (2006) testaram a seguinte hipótese: As correlações entre os atributos foliares nas samambaias são similares àqueles das plantas com sementes. Estes autores encontraram que a área foliar e o nitrogênio aumentam com MFA e que estes são positivamente correlacionados um com o outro, assim como os valores de clorofila. As

samambaias, em geral, têm MFA baixo em comparação com a maioria das plantas com sementes. A área foliar, nitrogênio e clorofila total estão abaixo dos valores médios para as plantas com sementes, mas não são valores extremadamente discrepantes. Os valores de alguns atributos, mesmo estando abaixo das plantas com sementes, possuem correlação entre as características foliares associadas à troca de gases nas samambaias e estão de acordo com padrões relatados para plantas com sementes (Karst & Lechowicz, 2006).

Apesar da plasticidade fenotípica encontrada para parâmetros fotossintéticos, o grupo das samambaias possui baixas taxas de assimilação fotossintética (figura 3) e de transporte aparente de elétrons (ETR) frente o grupo das angiospermas (Wong *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2014). Para as samambaias, manter o status hídrico é de vital importância, a ponto das taxas fotossintéticas e de trocas gasosas com valores baixos significa *trade off* para equilíbrio hídrico (Bunce, 1998).

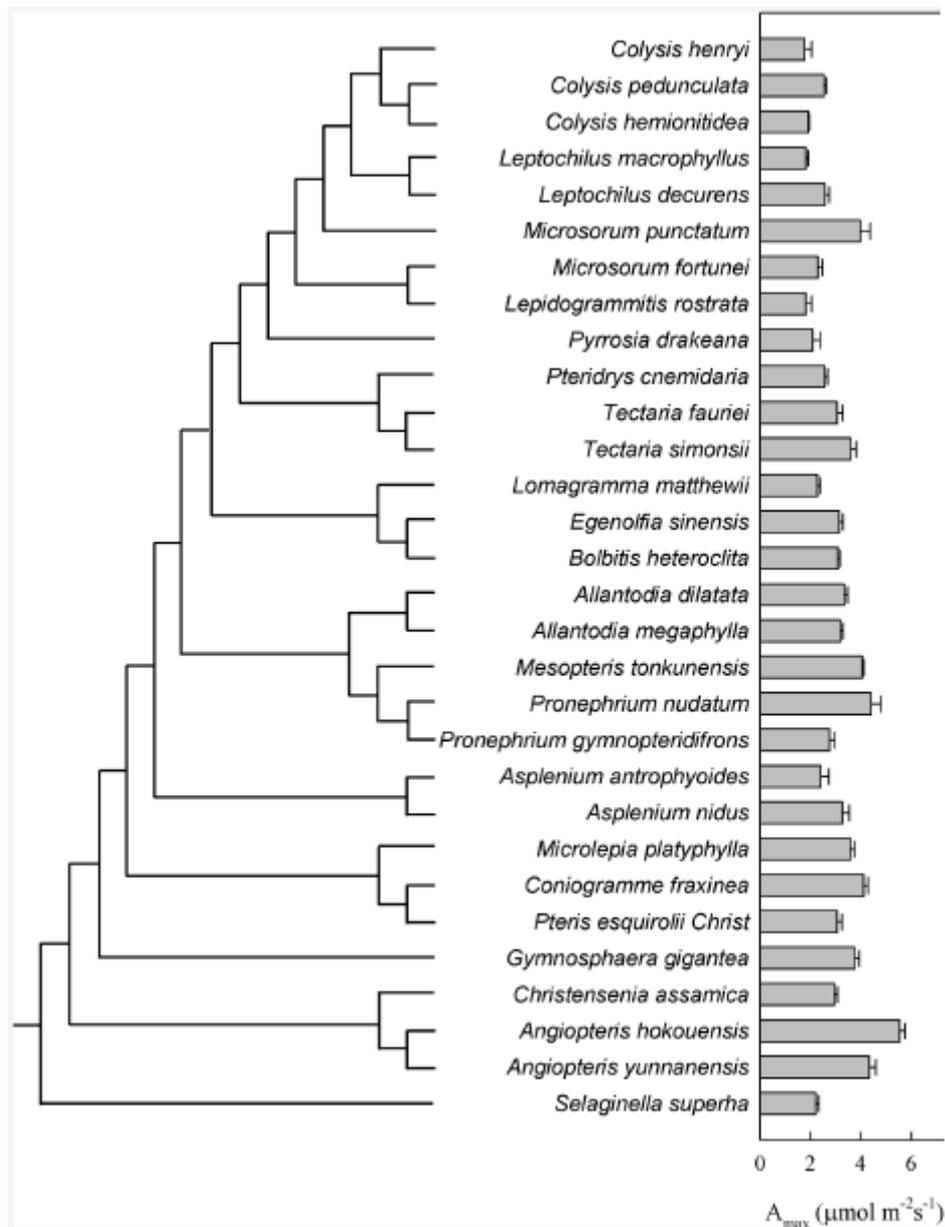


Figura 3. Valores de taxa fotossintética máxima (A_{max}) em espécies de diferentes linhagens de samambaias e licófitas. Imagem adaptada de Zhang *et al.* (2014).

Apesar das desvantagens ecofisiológicas relacionadas à arquitetura das samambaias, as que estão presentes nos trópicos exibem estratégias de tolerância à seca na modulação da abertura estomática e no conteúdo relativo de água. Para as epífitas *Neottopteris nidus* (L.) J. Sm. (Aspleniaceae) e *Microsorium punctatum* (L.) Cop. (Polypodiaceae), e duas espécies terrestres, *Asplenium finlaysonianum* Wall. *ex* Hook (Aspleniaceae) e *Paraleptochilus decurrens* (Polypodiaceae), após longos períodos de seca, os estômatos fecharam quase completamente. As quatro espécies de samambaias

tiveram redução da A_{max} em paralelo com a redução em g_s , mantendo uma relação de F_v/F_m razoavelmente estável até mesmo quando o conteúdo relativo de água caiu para cerca de 45%. Para samambaias tropicais até a presente data, é descrito que a retenção de água e os períodos de reidratação mostram que há correlação positiva entre A_{max} e g_s , e entre conteúdo relativo de água, A_{max} e g_s . Algumas espécies tropicais, em especial as epífitas, adotam estratégias de prevenção da seca. Seus estômatos respondem sensivelmente à perda de água e se fecham completamente antes que conteúdo de água foliar atinja níveis prejudiciais ao metabolismo celular, mantendo positivo o equilíbrio hídrico durante uma longa seca e uma rápida recuperação fotossintética após a rega (Zhang *et al.*, 2012).

Além disso, é atribuído para as samambaias que a densidade da venação e condutância hidráulica são fatores que levam a menores valores de A_{max} encontrados (Watkins *et al.*, 2010). A alta densidade veias foliares está associada à simplificação da perfuração das placas dos vasos primários do xilema (Feild & Brodribb, 2013). A menor densidade de venação não permite substituir a água transpirada, conseqüentemente resulta em alto gradiente de potencial hídrico das raízes e com isso evita as samambaias de manterem altos o potencial de água na folha, a condutância estomática e a taxa fotossintética durante a transpiração (Zhang *et al.*, 2012).

2.4 Estudos ecofisiológicos de samambaias no Brasil

As samambaias em sua alternância de gerações (gametofítica e esporofítica) apresentam diferentes estratégias morfológicas e fisiológicas. Apesar destas diferenças, os estudos fisiológicos em samambaias no Brasil estão concentrados na fase gametofítica (Esteves & Felipe, 1985; Esteves *et al.*, 1985; Randi & Felipe, 1988, a, b, c, d, e, f, g; Randi, 1989; Randi & Crozier, 1991; Simabukuro *et al.*, 1991; Randi, 1996; Simabukuro *et al.*, 1998 a, b; Filippini *et al.*, 1999; Rogge *et al.*, 2000; Randi & Brum, 2002; Randi & Renner, 2004; Colli & Perez, 2005; Leite *et al.*, 2005; Silva & Simabukuro, 2005; Randi & Brum, 2006; Randi *et al.*, 2006; Hiendlmeyer & Randi, 2007; Rechenmacher *et al.*, 2010; Azevedo *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2010; Rocha *et al.*, 2011; Silveira *et al.*, 2013; Fonini, 2015; Marcon *et al.*, 2015).

As abordagens fisiológicas da fase esporofítica estão limitadas a apenas alguns trabalhos no Brasil (Ranal, 1995; Paula, 1996; Moraes & Silva, 1998; Santos Junior,

2005; Randi & Brum, 2006; Boeger *et al.*, 2007; Fontoura, 2007; Viviani & Randi, 2008; Azevedo, 2011; Portugal, 2011; Barbosa, 2012; Minardi, 2012; Voytena, 2012; Nóbrega, 2013; Minardi *et al.*, 2014; Jatobá *et al.*, 2016).

Os trabalhos de ecofisiologia do esperófito estão mais concentrados na Mata Atlântica e nas suas diferentes fitoregiões. Foi descrito a variabilidade fenotípica de *Rumohra adiantiformis* com hábitos e ambientes de ocorrência distintos (Boeger *et al.*, 2007). Para as samambaias *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch. (Pteridaceae), *Telmatoblechnum serrulatum* Rich. (Blechnaceae) e *Thelypteris interrupta* (Willd.) K.Iwats. (Thelypteridaceae) foram descritas respostas ecofisiológicas em resposta à inundação, na restinga de Maricá, Rio de Janeiro. Foi descrita a tolerância à dessecação e a morfofisiologia de *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston (Polypodiaceae) espécie epífita da Mata Atlântica (Voytena, 2012). Sete espécies de pteridófitas, ocorrentes nos campos rupestres da Serra da Piedade, Caeté, MG, tiveram suas relações adaptativas a este ambiente descritas (Paula, 1996). A compreensão do estabelecimento de samambaias e licófitas e suas variáveis ecofisiológicas, foram realizados em mata mesófila semidecídua do Estado de São Paulo (Ranal, 1995).

A necessidade de entender a ecofisiologia de samambaias epífitas na Mata Atlântica nos remete aos trabalhos de Barbosa (2012), Minardi (2012) e Minardi *et al.* (2014). O processo de dessecação em *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae) e *Pleopeltis hirsutissima* (Polypodiaceae), e suas estratégias ecofisiológicas para coexistência das espécies epífitas em uma área urbana em São Paulo, expressam mecanismos contrastantes de tolerância à seca. *M. squamulosa* mantendo estável altas concentrações de conteúdo relativo de água e F_v/F_m (refletindo em uma assimilação fotossintética estável durante as estações úmida e seca), tendo somente para a espécie os danos causado pela anabiose e queda foliar, enquanto *P. hirsutissima* teve alterações drásticas de conteúdo relativo de água (CRA) e F_v/F_m , chegando na estação seca a ter taxas de assimilação fotossintética igual ou próxima a $0 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$. Para *P. hirsutissima* a habilidade de tolerar ou evitar a dessecação e os mecanismos contra fotoinibição são mais importantes que o desempenho (assimilação fotossintética, ponto de compensação luminosa e intensidade de luz necessária para a planta atingir 90% da sua fotossíntese máxima) (Barbosa, 2012). As samambaias epífitas, *Elaphoglossum luridum* (Fée) Christ (Dryopteridaceae) e *Vittaria lineata* (L.) Smith (Pteridaceae) evidenciam que as espécies possuem aspectos xéricos, pois em ambas, o tratamento com indução de seca em casa de vegetação, e aplicação de ABA

não ocasionaram alterações no CRA das folhas, quando comparados ao tratamento controle. Apesar de não haver alterações significativas no CRA nas plantas submetidas aos estresses induzidos, notaram-se alterações na concentração das clorofilas *a* e *b* e, conseqüentemente, na redução nos parâmetros fotossintéticos ETR_{max} e A_{max}. Estes resultados demonstram a prioridade destas plantas em manter o equilíbrio hídrico mesmo em condições adversas. Já a espécie *V. lineata* apresentou acidificação noturna somente nos tratamentos de estresse induzido, indicando evidências do metabolismo CAM facultativo, sendo a primeira espécie descrita de Polypodiaceae a apresentar este comportamento. A aplicação exógena de ABA substitui o tratamento de estresse hídrico durante a tentativa de indução da expressão do metabolismo CAM e pode ser induzido mesmo que não ocorra redução no CRA nas folhas de *V. lineata* (Minardi, 2012; Minardi *et al.*, 2014).

Frente a grande diversidade de samambaias encontrada no Brasil e aos enigmas ecofisiológicos apresentados pelo grupo, os trabalhos se mostram escassos até mesmo com as samambaias de elevada importância econômica (Mehltreter & Palacios-Rios, 2003). Hoje no país há pequenos grupos de pesquisadores com estudos voltados para a ecofisiologia de samambaias. Seus trabalhos mostram pioneirismo e uma diversidade adaptativa destes vegetais frente aos outros grupos de plantas, necessitando maior investigação e atenção para os mesmos.

3 ESPÉCIES DE ESTUDADAS

Serpocaulon triseriale (Sw.) A.R. Sm. e *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey (Figura 4) são samambaias amplamente distribuídas na região do Neotrópico, ocorrendo desde o sul dos EUA até a Argentina, desde o nível do mar até 1200 m de altitude para *T. serrulatum* e 1400 m de altitude para *S. triseriale*. No Brasil podem ambas se estabelecerem em vários domínios fitogeográficos como Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampas, Pantanal. Nas restingas fluminenses estas espécies estão em uma ampla variedade de ambientes (alagados, secos, com muita luz ou sombreados, de intensa ação antrópica ou de excelente estado de conservação) (Santos *et al.*, 2004; Santos, 2007). *S. triseriale* e *T. serrulatum* não possuem ameaças de extinção ou exploração antrópica e podem variar o tamanho das

populações de acordo com as formações, de centenas de indivíduos a diminutas populações agrupadas (Gasper *et. al*, 2016; Labiak & Prado, 2008).



Figura 4. Samambaias analisadas no presente estudo. 4a. *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey. 4b: *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm.

Em síntese, podemos encontrar as samambaias deste estudo (*Telmatoblechnum serrulatum* e *Serpocaulon triseriale*) ocorrendo nas seguintes formações do Parque Nacional da restinga de Jurubatiba (Quadro 1):

Quadro 1. Formações de ocorrência das espécies *Telmatoblechnum serrulatum* e *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba.

Formação	<i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	<i>Serpocaulon triseriale</i>
Canal Artificial Mata (CM)	X	X
Canal Artificial Brejo (CB)	X	X
Brejo seco da Mata de <i>Ericacea</i> (BE)	X	
Arbustiva aberta de <i>Clusia</i> (AC)		X
Arbustiva aberta de <i>Ericacea</i> (AE)	X	X
Mata de Restinga (MR)	X	X
Mata permanentemente inundada (PI)	X	
Herbácea brejosa com <i>Bonnetia stricta</i> (BT)	X	X
Lagoa de Carapebus (LG)	X	

3.1 *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey (Blechnaceae)

Telmatoblechnum serrulatum é geófito rizomatoso, com folhas 1-pinadas sendo estas pinas articuladas à raque e soros com indúcio presente de cada lado da costa. Esta espécie ocorre em todo o Neotrópico, sendo uma planta terrestre, porém raramente pode ser encontrada como hábito epífita (Gasper *et. al*, 2016). *T. serrulatum* pode ser encontrado em ambientes secos ou encharcados, como brejos, margens de canais e lagoas e, na maioria das vezes, comportam-se como espécie invasora. Sua ocorrência pode estar associada tanto em clareiras naturais, quanto em áreas impactadas tais como margens das estradas, em áreas degradadas e por locais dominados por *Typha dominguensis* Pers. (Typhaceae), como nas matas que foram submetidas ao corte seletivo ou que sofreram degradação. O rizoma frequentemente pode crescer a mais de 20 cm de profundidade e é um dos fatores da permanência desta espécie, mesmo em condições adversas, tais como queimadas, corte raso da vegetação e deficiência hídrica (Santos, 2007).

3.2 *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. (Polypodiaceae)

Serpocaulon triseriale é hemicriptófita reptante, geófito rizomatoso ou epífita accidental e se destaca de outras espécies de *Serpocaulon* por apresentar raques glabras, hidatódios sem secreção. O rizoma (caule) é marrom escuro, recoberto por escamas bicolores, com margens subinteiras e hialinas (Schwartzburd & Smith, 2013). Esta é uma das espécies mais com mais ampla distribuição geográfica de *Serpocaulon*, ocorrendo em quase todos os países neotropicais. No Brasil, ocorre em muitos tipos de vegetação, é epifítica, epipétrica ou terrestre (Labiak & Prado, 2008). Nas restingas é encontrada em formações de mata seca, mata periodicamente inundada, mata permanentemente inundada, arbustiva aberta de clusia, arbustiva aberta de ericáceas, arbustiva fechada de pós-praia, arbustiva fechada de mirtáceas, campo de dunas e nas áreas alteradas. Os indivíduos encontrados no interior da mata periodicamente inundada são bem maiores e possuem as folhas cartáceas, enquanto nas formações abertas eles são menores e com as

folhas coriáceas (Santos *et al.*, 2004). Esta samambaia humícola, pode ser encontrada crescendo em matéria orgânica acumulada nos caules das árvores, sendo esta característica importante para o seu estabelecimento na mata permanentemente inundada, onde o substrato é constantemente encharcado, sendo frequente a ocupação de *S. triseriale* entre os caules cespitosos de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC (Bignoniaceae) (Santos, 2007).

4 **ÁREA DE ESTUDO**

4.1 **A restinga no Parque Nacional da restinga de Jurubatiba**

No Brasil, o estado do Rio de Janeiro, devido à sua posição geomorfológica, apresenta o litoral com diversos tipos de restingas: com amplas planícies arenosas no litoral norte, dunas na região de Cabo Frio, os sistemas de cordões duplos no litoral orientado no sentido leste-oeste (Arraial do Cabo até Marambaia) e as planícies estreitas do litoral sul (Araujo, 2000).

Entre as restingas do litoral do estado do Rio de Janeiro, uma de grande extensão está contida no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, que ocupa uma extensão de cerca de 30 km ao longo da costa (Araujo *et al.*, 1998). Esta restinga mesmo com grande ação antrópica, apresenta um excelente estado de conservação, assim como alta diversidade fitofisionômicas e de espécies vegetais (Montezuma, 1997; Araujo *et al.*, 1998; Santos *et al.*, 2004; Montezuma & Araujo, 2007; Santos, 2007).

O Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba foi criado em 1998 para preservar uma região de grande diversidade ecológica e riqueza florística e situa-se na porção nordeste do estado do Rio de Janeiro (22°–22°23'S; 41°15'– 41°45'W), distando aproximadamente 200 km da capital (Figura 4). O parque abrange uma área total de 148,6 km² numa planície arenosa quaternária que se estende desde a cidade de Macaé até a praia da Barra do Furado, no município de Quissamã (Araujo *et al.*, 1998).

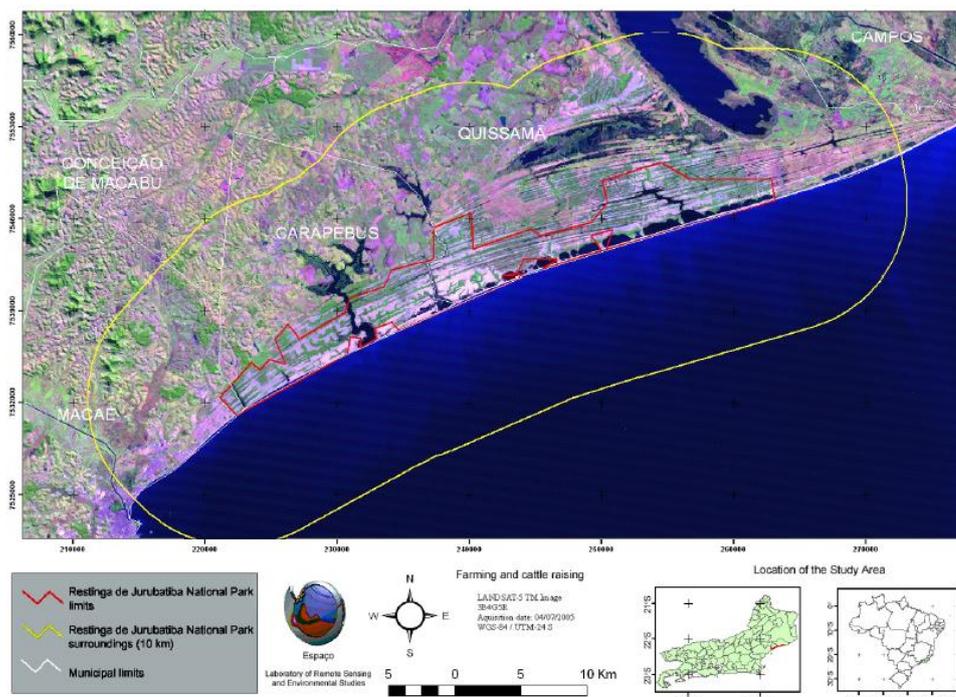


Figura 5. Mapa de localização do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. Mapa extraído de Caris *et al.* (2013).

A área de estudo é caracterizada por uma acentuada sazonalidade no regime de chuvas, com precipitação mensal mínima de aproximadamente 40 mm ocorrendo no inverno, e máxima de aproximadamente 190 mm no verão, com uma deficiência de água no solo na maioria das formações vegetacionais entre os meses de junho e setembro. A temperatura média anual é de 22,6 °C, com a máxima atingindo 29,7 °C em janeiro e, a mínima, 20,0 °C em julho (Henriques *et al.*, 1986; Araujo *et al.*, 1998).

No Município de Carapebus, a temperatura média anual é de 22,6° C, variando durante o ano, com a máxima de 29,7° em janeiro e a mínima de 20,0° em julho (Henriques *et al.*, 1986). As variáveis climáticas do intervalo entre 1961-1990 obtidos do Plano de Manejo do PNRJ (ICMBIO, 2008), mostram que os meses de outubro a fevereiro, correspondem a um verão chuvoso (Pluviosidade > 100 mm), denominado período chuvoso (Figura 6). Os meses de abril a setembro são subsecos, atingindo o pico negativo em Agosto e corresponde a um inverno com seca bem definida, denominado como período de estiagem, já que não há grande amplitude térmica ao longo do ano.

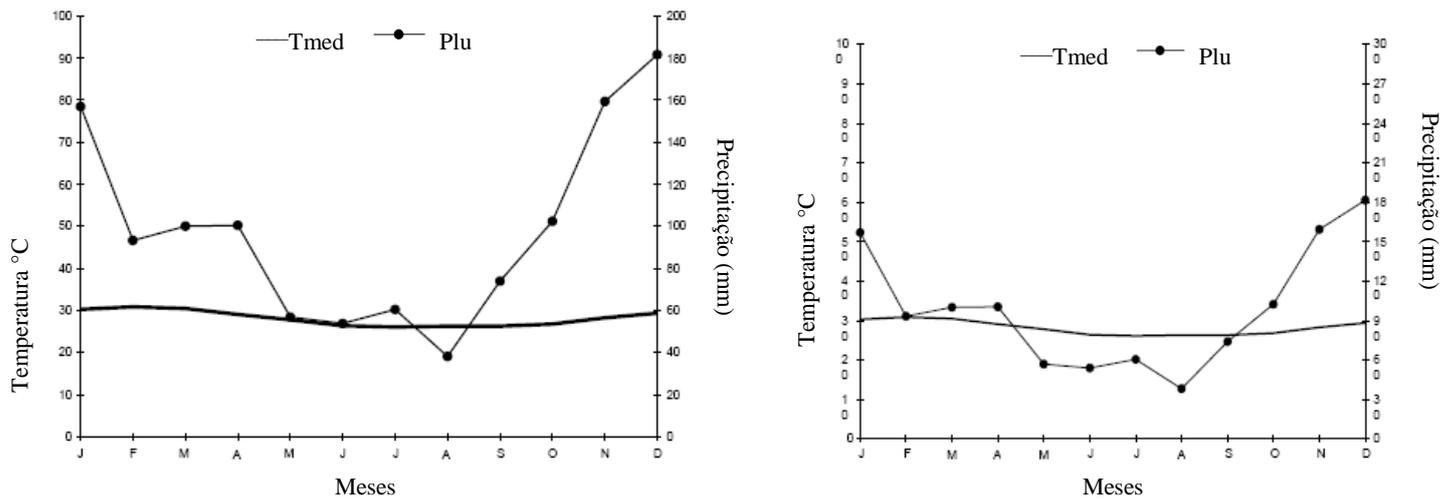


Figura 6. Diagrama ombrotérmico das médias de dados de 1961 a 1990 da estação meteorológica automática de Macaé (22°23'S / 41°49'W) adaptado de ICMBIO (2008). À esquerda, anos com períodos secos à direita anos com períodos subsecos. Tmed: temperaturas médias; Plu: precipitação pluviométrica.

4.2 Formações vegetais do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba

No Parque Nacional da restinga de Jurubatiba, a vegetação compreende pelo menos doze comunidades vegetais distintas, ocorrendo de comunidades aquáticas nas lagoas até matas de restinga (Araujo & Henriques, 1984; Araujo *et al.*, 1998; Araujo, 2000). Araujo (2000) ao descrever as formações vegetais encontradas nas restingas fluminenses afirma que os tipos fitofisionômicos florestais e herbáceos nas restingas podem ser caracterizados com base na sua composição florística, e pelos picos de inundação.

A restinga de Jurubatiba sofreu grandes ações antrópicas e a história de devastação do local pode ser encontrada em Soffiati (1998, 2000). Um destes trabalhos versa sobre a história do nome do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, no qual o autor apresenta os impactos históricos na paisagem da restinga. Aliar estudos das formações vegetacionais junto à história ambiental é importante para entender a dinâmica de estabelecimento das samambaias aqui estudadas, visto que elas ocorrem em áreas com perturbações antrópicas pretéritas.

Os dados abióticos e o material biológico para este trabalho foram coletados nas seguintes formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba: Arbustiva

aberta de Clusia, Arbustiva aberta de Ericáceas, Canal artificial (Macaé-Campos), Herbácea brejosa, Lagoa, Mata de restinga e Mata permanentemente inundada.

4.3 **Áreas de intensa ação antrópica**

4.3.1 Canal Artificial Mata (CM) e Canal Artificial Brejo (CB)

No auge do ciclo de cana de açúcar fluminense com o objetivo de facilitar o escoamento da produção açucareira foi construído o canal Macaé-Campos que atualmente atravessa as cidades de Campos dos Goytacazes, Quissamã, Carapebus e Macaé. O canal passa pelo Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (Araújo, 2007).

Tanto *S. trisserale* quanto *T. serrulatum* ocorrem às margens do Canal Artificial Campos-Macaé. É importante ressaltar que para este canal dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba é observado em duas áreas distintas. A primeira delas que se estende desde o espelho d'água e acompanha toda área inclinada da margem. Esta área possui inundações periódicas de acordo com a cheia e o esvaziamento do canal, sendo neste trabalho denominado como canal brejo (CB). Existem as margens do canal uma mata de transição que faz divisa com as formações de aberta de clusia e aberta de ericáceas que foi nomeada neste trabalho como mata do canal (CM).

4.3.2 Brejo seco da mata de ericáceas (BE)

Com a construção do Canal Macaé-Campos, uma das principais lagoas do PARNA Jurubatiba, a lagoa de Carapebus (com área aproximada de 10 km²), foi ligada ao canal alterando seu fluxo hidrológico. Com isso, algumas áreas de vegetação foram muito alteradas. Uma delas foi a formação aberta de ericacea, que margeia tanto a lagoa quanto o canal. No meio desta formação é possível encontrar uma grande área que foi um brejo, que foi drenado após a alteração da dinâmica da lagoa pela construção do canal. Este brejo seco, que fica entre formações de Mata de ericacea, possui pouca

retenção de água, com vegetação herbácea e poucos arbustos. Nele encontramos uma grande população de *T. serrulatum*, que cresce a pleno sol.

4.4 **Áreas de com baixa interferência antrópica**

4.4.1 Arbustiva aberta de Clusia (AC)

A formação aberta de clusia ocorre em cerca de 40% do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e se apresenta por ilhas de vegetação (moitas) intercaladas por areia branca, onde são encontradas espécies herbáceo-subarbustivas (Araujo, 2000). A colonização das espécies é restringida por conta de elevadas temperaturas, salinidade e solo pobre em nutrientes (Araujo *et al.*, 1998). No interior de algumas moitas, é possível encontrar a *S. triseriale*.

4.4.2 Arbustiva aberta de Ericáceas (AE)

A formação aberta de ericáceas compreende a vegetação desenvolvida em depressões dentro de planícies arenosas ou como transição entre a herbácea brejosa e outras comunidades, que se configura como um mosaico de moitas de aspecto arbustivo baixo, normalmente com dossel aproximado de quatro metros, intercaladas por cobertura herbácea ou arbustiva baixa em que a espécie *Humiria balsamifera* (Aubl.) A.St.-Hil. (Humiriaceae) aparece como indicadora (Araujo *et al.*, 1998; Montezuma & Araujo 2007). Nesta formação podemos encontrar tanto *S. triseriale* quanto *T. serrulatum*.

4.4.3 Mata de restinga (MR)

A mata de restinga é uma formação que ocorre na depressão entre os cordões arenosos, estando sujeitos ao afloramento do lençol freático na estação chuvosa. Segundo Araujo *et al.* (1998), a mata apresenta dossel com cerca de 20 m de altura, sendo que algumas árvores podem atingir mais de 23 m. Santos *et al.* (2004) aponta esta formação como sendo a mais diversa em espécies de samambaias para o PARNA Jurubatiba. Nesta formação podemos encontrar *S. triseriale* sobre raízes escoras, em serrapilheira acumulada ou em partes mais elevadas do terreno, enquanto *T. serrulatum* se apresenta amplamente distribuído nesta formação.

4.4.4 Mata permanentemente inundada (PI)

A mata permanentemente inundada possui o alagamento do solo com pouca variação de profundidade ao longo do ano devido a afloramentos do lençol freático. Esta mata possui manchas de vegetação arbórea que podem atingir de 10-15 m, sendo a base destas árvores extremamente importantes para o estabelecimento de diversas espécies vegetais, pois acumulam serrapilheira e funcionam como pequenas ilhas não inundadas (Araujo *et al.*, 1998). Nestas pequenas ilhas e nas fronteiras desta formação encontramos muitos indivíduos de *T. serrulatum*. Contudo, é possível encontrar este espécie de samambaia até mesmo nas áreas permanentemente alagadas.

4.4.5 Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta* (Nees) Nees & Mart. (Bonnetiaceae) (BT)

Esta formação ocorre com frequência no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba possui depressões intercaladas às cristas de praia e nas extremidades dos braços das lagoas, onde o terreno é um pouco mais elevado. Nas áreas mais elevadas e próximas as áreas de transição é encontrada grande diversidade de espécies arbustivas e

arbóreas (Araujo *et al.*, 1998). Na herbácea brejosa escolhida para este estudo predomina *Bonnetia stricta* (Nees) Nees & Mart. (Bonnetiaceae) e as espécies de *S. triseriale* e *T. serrulatum* coexistem. A herbácea brejosa com predomínio de *Bonnetia stricta* é o segundo local com maior número de espécies de samambaias devido a características do solo com alta umidade (Santos *et al.*, 2004).

4.4.6 Lagoa de Carapebus (LG)

A lagoa de Carapebus possui uma área de aproximadamente 6,5 km² de água doce e escura, podendo atingir uma profundidade de 2,37m. No entorno da lagoa é possível encontrar uma vasta população de plantas herbáceas de hábito anfíbio (Paz & Bove, 2007) dentre elas *T. serrulatum*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araujo, D.S.D. 2000. Análise florística e fitogeográfica das restingas do estado do Rio de Janeiro. Tese de Doutorado. PPG-Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Araujo, D.S.D. & Henriques, R.P.B. 1984. Análise florística das restingas do Estado do Rio de Janeiro. In: Lacerda, L. D. de *et al.* (coord). Restingas: origem, estrutura e processos. Niterói, CEUFF, p.159-194.
- Araujo D.S.D.; Scarano F.R.; Kurtz B.C.; Zaluar H.L.T.; Montezuma R.C.M. & Oliveira R.C. 1998. Comunidades vegetais do Parque Nacional de Restinga de Jurubatiba. In Esteves FA. (ed.). Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do município de Macaé. Rio de Janeiro: NUPEM-UFRJ, p.37-62.
- Araujo, D.S.D; Pereira M.C.A & Pimentel M.C.P. 2004. Flora e estrutura de comunidades na Restinga de Jurubatiba – síntese dos conhecimentos com enfoque especial para a formação aberta de *Clusia*. p. 59-76. In: Rocha C.F.D, Esteves F.A. e Scarano F.R. Pesquisas de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação. São Carlos, RiMa.

- Araújo, F.A. 2007. Do apogeu ao descaso do Canal Campos-Macaé. *In press*: IV Circuito de iniciação científica. CEFET – Campos. Disponível em: www.essentiaeditora.iff.edu.br/index.php/CircuitoIC/article/download/1874/1049. Acessado: Abril de 2017.
- Arinawati, A.; Nasrulhaq-Boyce, A.; Barakbah, S.S. & Mohamed, H. 1996. Some photosynthetic characteristics of an extreme shade tropical fern *Teratophyllum rotundifoliatum* (Bonap.) Holttum. In: Camus, J.M., Gibby, M., Johns, R.J. (Eds.), *Pteridology in Perspective*. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 651.
- Atala, C.; Saldaña A. & Navarrete, E. 2012. Stomatal frequency and gas exchange differs in two *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) with contrasting ecological breadth. *Gayana Bot*, 69(1): 161-166.
- Azevedo, F.; Droste, A. & Windisch, P. 2008. Aspectos da germinação de esporos e desenvolvimento da fase gametofítica de *Alsophila setosa* Kaulf. e *Cyathea atrovirens* Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae). *Pesquisas - Botânica, São Leopoldo*, 59: 223-236.
- Azevedo, M.L.C. 2011. Efeito alelopático do extrato aquoso das folhas da samambaia *Anemia tomentosa* var. *anthriscifolia* no tempo de germinação e no crescimento do eixo hipocóptico-radicular de alface. Monografia apresentada ao departamento de Ciências da Faculdade de Formação de Professores (Graduação). Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
- Baas, P.; Ewers, F.W.; Davis, S.D. & Wheeler, E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I., eds. *The evolution of plantphysiology*. London, UK: Elsevier, 273–297.
- Barbosa, J.M. 2012. *Micrograma squamulosa* (kaulf) de la Sota e *Pleopeltis hirsutissima*: estratégia contrastante de uso de água em ambiente epifítico. Dissertação (mestrado) apresentada ao programa de pós-graduação em Ecologia. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.
- Boeger, M.R.T.; Leticia, E.C; Maria, W.P. & Labiak, P.H. 2007. Variabilidade fenotípica de *Rumohra adiantiformis* (G. Forst) Ching (Dryopteridaceae). *Hoehnea*, 34(4): 553-561.
- Brodribb, T.J.; McAdam, S.A.M.; Jordan, G.J. & Feild, T.S. 2009. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *The New Phytologist*, 183: 839 – 847.
- Brodribb, T.J & McAdam, S.A.M. 2011. Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*, 331 : 582 – 585.
- Bunce, A. J. 1998. Effects of humidity on short-term responses of stomatal conductance to an increase in carbon dioxide concentration. *Plant, Cell and Environment*, 21: 115–120.

- Caris, E.A.P.; Kurtz, B.C.; Cruz, C.B.M & Scarano, F.R. 2013. Vegetation cover and land use of a protected coastal area and its surroundings, southeast Brazil. *Rodriguésia*, 64(4): 747-755.
- Cesário, L. F. & Gaglianone, M. C. 2008. Biologia floral e fenologia reprodutiva de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em Restinga do Norte Fluminense. *Acta Botanica Brasilica*, 22(3): 828-833.
- Chater, C.; Kamisugi, Y.; Movahedi, M.; Fleming, A.; Cuming, A.C.; Gray, J.E. & Beerling, D.J. 2011. Regulatory mechanism controlling stomatal behaviour conserved across 400 million years of land plant evolution. *Current Biology*, 21 : 1025 – 1029.
- Chater, C.; Gray, J.E. & Beerling, D.E. 2013. Early evolutionary acquisition of stomatal control and development gene signalling networks. *Current Opinion in Plant Biology*, 16 : 638 – 646.
- Colli, A.M.T. & Perez, S.C.J.G.A. 2005. O efeito do stress térmico na germinação dos esporos de *Thelypteris longifolia*. *Revista Logos*, 12: 11-14.
- Dias, A.T.C.; de Mattos, E.A.; Vieira, A.S.; Azeredo, J.V. & Scarano, F.R. 2006. Aboveground biomass stock of native woodland on a Brazilian sandy coastal plain: Estimates based on the dominant tree species. *Forest Ecology and Management*, Inglaterra, 226: 364-367.
- Esteves, L.M. & Felipe G.M. 1985. Fotossensibilidade de esporos de pteridófitas dos cerrados. *Revista Brasileira de Botânica*, 8: 219-222.
- Esteves, L.M.; Felipe, G.M. & Melhem, T.S. 1985. Germination and morphology of spores of *Trichipteris concovadensis*. *American Fern Journal*, 75: 92-102.
- Field, T.S.; Brodribb, T.J.; Iglesias, A.; Chatelet, D.S. & Baresch, A. 2011. Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 108: 8363–8366.
- Filippini, E.C.P.; Duz, S.R. & Randi, A.M. 1999. Light and storage in the germination of spores of *Dicksonia selowiana* (Presl.) Hook., Dicksoniaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 21-26.
- Franks, P.J. & Beerling, D.J. 2009. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106:10343–10347.
- Franks, P.J. & Farquhar, G.D. 2007. The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiology*, 143 : 78 – 87.
- Fonini, A.M. 2015. Respostas de aclimação de *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch. (Polypodiopsida, Pteridaceae) à radiação ultravioleta B. Dissertação (mestrado). Universidade Federal de Santa Catarina – Centro de Ciências Biológicas. Programa de pós-graduação em biologia de fungos, algas e plantas.

- Fontoura, S.B. 2007. A influência de variáveis ambientais sobre crescimento foliar e um indicador de estresse fisiológico em quatro espécies herbáceas de sub-bosque na Amazônia central. Dissertação (mestrado) apresentada ao programa de pós-graduação integrada em Biologia Tropical e Recursos Naturais. Manaus. INPA/UFAM.
- Garcia, Q.S. 1999. Germination ecology of *Jacquinia brasiliensis*, na endemic species of the Brazilian “restinga”, in relation to salinity. *Tropical Ecology*, 40: 207-212.
- Gasper, A.L.; Dittrich, V.A.O.; Smith, A.L. & Salino, A. 2016. A classification for Blechnaceae (Polypodiales: Polypodiopsida): New genera, resurrected names, and combinations. *Phytotaxa*, 275 (3): 191–227.
- Gomes, V.S.M.; Loiselle, B.A. & Alves, M.A.S. 2008. Forrageamento de aves por frutos e insetos em restinga arbustiva, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 8(4).
- Hay, J.D. & Lacerda, L.D. 1980. Alterações nas características do solo após a fixação de *Neoregelia cruenta* (R. Grah.) Smith (Bromeliaceae), em um ecossistema de restinga. *Ciência e cultura*, 32(7): 863-867.
- Haworth, M.; Killi, D.; Materassi, A. & Raschi, A. 2015. Coordination of stomatal physiological behavior and morphology with carbon dioxide determines stomatal control. *American Journal of Botany*, 102 (5): 677 – 688.
- Henriques, R.P.B.; Araujo, D.S.D. & Hay, J.D. 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 9: 173-189.
- Hiendlmeyer, R. & Randi, A.M. 2007. Response of spores and young gametophytes of *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae) and *Blechnum brasiliense* Desv. (Blechnaceae) to different light levels. *Acta Botanica Brasílica*, 21: 909-915.
- ICMBIO. 2008. Plano de Manejo do Parque Nacional da Restinga da Jurubatiba. Brasília. 801p.
- Jatoba, L.J.; Varela, R.M.; Molinillo, J.M.G.; Din, Z.U.; Gualtieri, S.C.J; Rodrigues-Filho E. & Macías, F.A. 2016. Allelopathy of Bracken Fern (*Pteridium arachnoideum*): New Evidence from Green Fronds, Litter, and Soil. *PLoS ONE* 11(8): e0161670. doi:10.1371/journal.pone.0161670.
- Kao, W. & Lin, B. 2010. Phototropic leaf movements and photosynthetic performance in an amphibious fern, *Marsilea quadrifolia*. *Journal of Plant Research*, 123:645–653.
- Karst, A.L. & Lechowicz, M.J. 2006. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? *New Phytologist*, 173 (2):306-312.
- Labiak, P.H. & Prado, J. 2008. New Combinations in *Serpocaulon* and a Provisional Key for the Atlantic Rain Forest Species. *American Fern Journal*, 98(3):139–159.

- Leite, F.; Paulilo, M.T.S. & Randi, A.M. 2005 . Substrate and Irradiance Affect the Early Growth of the Endangered Tropical Tree Fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae). *American Fern Journal*, 95(3):115-125.
- Lüttge, U.; Scarano, F.R.; de Mattos, Eduardo A.; Franco, A.C.; Broetto, F.; Dias, A.T.C.; Duarte, H.M.; Uehlein, N. & Wendt, T. 2015. Does ecophysiological behaviour explain habitat occupation of sympatric *Clusia* species in a Brazilian Atlantic rainforest? *Trees* (Berlin. Print), 29: 1973-1988.
- Machado, N.C. 2013. Aspectos fenológicos de espécies arbóreas e arbustivas em formações vegetacionais abertas no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Carapebus, Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Mantovani, A. & Iglesias, R.R. 2001. Bromélias terrestres na restinga de Barra de Maricá, RJ: influência sobre o microclima, o solo, e a estocagem de nutrientes em ambientes de borda de moitas. *Leandra*, 16:17-37.
- Mantovani, A. & Iglesias, R.R. 2008. Factors limiting seed germination of terrestrial bromeliads in the sandy coastal plains (*restinga*) of Maricá, Rio de Janeiro, Brazil. *Rodriguésia*, 59:135-150.
- Mantovani, A. & Iglesias, R.R. 2010. The effect of water stress on seed germination of three terrestrial bromeliads from restinga. *Revista brasileira de Botânica*, São Paulo, 33(1).
- Mantuano, D.G. 2008. Crescimento clonal em *Neoregelia cruenta* na Restinga de Jurubatiba: estrutura populacional, plasticidade morfo-anatômica e integração fisiológica. – Tese (doutorado) – Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro/Escola Nacional de Botânica Tropical. Rio de Janeiro.
- Marcon, C.; Silveira, T.; Bender, D. & Droste, A. 2015. Germinação de esporos e desenvolvimento gametofítico de *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) em diferentes temperaturas e fotoperíodos. *Ambiência Guarapuava*, (PR) 11(2): 409 - 422 Jan./Abr. DOI:10.5935.
- Marques, M.C.M. & Oliveira, P.E.A.M. 2004. Fenologia de espécies do dossel e do sub-dossel de duas Florestas de Restinga na Ilha do Mel, Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(4): 713-723.
- Martin, C.E.; Lin, T.C.; Hsu, C.C.; Lin, S.H.; Lin, K.C.; Hsia, Y.J. & Chiou, W.L. 2004. Ecophysiology and plant size in a tropical epiphytic fern *Asplenium nidus* in Taiwan. *International Journal of Plant Sciences*, 165: 65– 72.
- Mattos, E.A. 1998. Perspectives on comparative ecophysiology of some Brazilian vegetation types: leaf CO₂ and H₂O gas exchange, chlorophyll a fluorescence and carbon isotope discrimination. In: Scarano, F R & Franco, A C (Orgs.) *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ. p. 1-13. (Series Oecologia Brasiliensis IV)

- Mattos, E.A.; Braz, M.I.G.; Cavalin, P.O.; Rosado, B.H.P.; Gomes, J.M.; Martins, S.T. & Arruda, R.C.O. 2004. Variação espacial e temporal em parâmetros fisiocológicos de plantas. In: Rocha CFD, Esteves FA & FR Scarano (orgs.). Pesquisa de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação. São Carlos, RIMA, p. 99-116.
- McElwain, J.C. 2011 Ferns: a xylem success story. *New Phytologist* 192: 307–310
- McElwain, J.C. & Punyasena, S. 2007. Mass extinction events and the plant fossil record. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 548–557.
- Mehltreter, K. 2008. Phenology and habitat specificity of tropical ferns. In: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (Eds.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. 1ª ed. Cambridge University Press, Ney York.
- Mehltreter, K. & Palacios-Rios, M. 2003. Phenological studies of *Acrostichum danaeifolium* (Pteridaceae, Pteridophyta) at a mangrove site on the Gulf of Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 19:155-162. 2003.
- Meirelles, S.T., Mattos, E.A. & Silva, A.C. 1997. Potential desiccation tolerant vascular plant from southeastern Brazil. *Polish Journal of Environmental Studies*, 6 (4): 17-21.
- Menezes, L.F.T. & Araujo, D.S.D. 2000. Variação da biomassa aérea de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O.Kuntze numa comunidade arbustiva de Palmae na Restinga da Marambaia, RJ. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(1): 47-157.
- Minardi, B.D. 2012. Estudos morfofisiológicos de duas samambaias epífitas da Mata Atlântica: *Elaphoglossum luridum* (Fée) Christ (DRYOPTERIDACEAE) e *Vittaria lineata* (L.) Smith (PTERIDACEAE). Dissertação (mestrado). Universidade Federal de Santa Catarina – Centro de Ciências Biológicas. Programa de pós-graduação em Biologia Vegetal.
- Minardi, B.D.; Voytena, A.P.L.; Santos, M. & Randi, A.M. 2014. The Epiphytic Fern *Elaphoglossum luridum* (Fée) Christ. (Dryopteridaceae) from Central and South America: Morphological and Physiological Responses to Water Stress. Article. ID 817892, 9 pages <http://dx.doi.org/10.1155/2014/817892>
- Montezuma R.C.M. 1997. Estrutura da vegetação de uma restinga de *Ericaceae* no município de Carapebus, RJ. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Montezuma, R.C.M & Araujo, D.S.D. 2007. Estrutura da vegetação de uma restinga arbustiva inundável no parque nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro. *Pesquisas Botânica*. São Leopoldo: Instituto Anchieta de Pesquisas, 58: 157-176.
- Moraes, J.A.P.V & Silva, R.T. 1998. Trocas gasosas e potencial hídrico em duas espécies de pteridófitas epífitas durante um dia nublado na estação chuvosa. *Vegetalia*, 33(1): 44-55.

- Moran, R.C. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. p. 397-394. *In*: Ranker, T.A.; Haufler, C.H. (EDS.). *Biology and evolution ferns and lycophytes*. New York: Cambridge University Press.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853–858
- Nóbrega, G.A. 2013. Licófitas e samambaias em um gradiente altitudinal da Mata Atlântica, SP: diversidade, distribuição e aspectos ecofisiológicos. Tese (doutorado) Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.
- Paiva, L.B.; Oliveira, J.G.; Azevedo, R.A.; Ribeiro, D.R.; Silva, M.G. & Vitória A.P. 2009. Ecophysiological responses of water hyacinth exposed to Cr³⁺ and Cr⁶⁺ *Journal Environmental and Experimental Botany*, 65: 403-409.
- Page, C.N. 1979. Experimental aspects of fern ecology. *In*: Dyer, A.F. (Ed.), *The Experimental Biology of Ferns*. Academic Press, London, 551-589.
- Page, C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119 (1-2): 1-33.
- Paula, L.M.O. 1996. As estratégias adaptativas de sete espécies de pteridófitas ocorrentes nos campos rupestres da Serra da Piedade, Caeté, MG. Dissertação de mestrado. Instituto de Ciências biológicas. Universidade Federal de Minas Gerais.
- Paz, J. & Bove, C. 2007. Hidrófitas Vasculares da Lagoa de Carapebus, Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, 5 (2): 495-497.
- Pereira, J.L. 2009. Estrutura demográfica e fenologia reprodutiva de *Cereus hildmannianus* K. Schum. (Cactaceae), em uma restinga arbustiva do município de Jaguaruna, Santa Catarina. Dissertação de mestrado. Florianópolis, SC.
- Pittermann, J.; Sperry, J.S.; Hacke, U.G.; Wheeler, J.K. & Sikkema, E.H. 2006. Mechanical reinforcement against tracheid implosion compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant Cell Environment*, 29: 1618–1628. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01539.x
- Pittermann, J.; Limm, E.; Rico, C. & Christman, M.A. 2011. Structure Function Constraints of tracheid-based xylem. *New Phytol.* 2011 Oct; 192 (2):449-61. Doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03817.x.
- Pittermann, J.; Brodersen, C. & Watkins Jr, J.E. 2013. The physiological resilience of ferns porophytes and gametophytes: advances in water relations of fern insights into an old lineage. *Frontier in plant science*, 4. Art. 285.
- Prado, J. & Sylvestre, L.S. 2010. Samambaias e Licófitas. p. 522-567. *In*: FORZZA, R.C. *et al.* (Eds.). *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. v. 1. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

- Pimentel, M.C.P.; Barros, M.J.; Cirne, P.; de Mattos, E.A.; Oliveira, R.C.; Pereira, M.C.A.; Scarano, F.R.; Zaluar, H.L.T. & Araujo, D.S.D. 2007. Spatial variation in the structural and floristic composition of “restinga” vegetation in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 30, 543–551.
- PPG - Pteridophyte Phylogeny Group I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54: 563-603.
- Portugal, A.S. 2011. Caracterização das estratégias ecofisiológicas das samambaias em resposta a inundação na restinga de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil. 94f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Ranal, M.A. 1995. Estabelecimento de pteridófitas em mata mesófila semidecídua do Estado de São Paulo. 2. Natureza dos Substratos. *Revista Brasileira de Biologia*, Rio de Janeiro, 55(4): 583-594.
- Randi, A.M. 1989. Lipids, proteins and sugars in spores of *Cyathea delgadii* Sternb., *Polypodium Latipes* Lang & Fisch and *Trichipteris corcovadensis*. *Insula*, 19: 3-12.
- Randi, A.M. 1996. Photosensitivity, viability and storage reserves in spores of *Acrostichum danaeifolium* Langsd. & Fisch. (Pteridaceae). *Revista Brasileira de Botânica*, 19(1): 105-108.
- Randi, A.M. & Brum, F.M.R. 2002. High irradiance and temperature inhibit the germination of the fern *Rumohra adiantiformis*. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(4): 391-396.
- Randi, A.M. & Brum, F.M.R. 2006. Germination of spores and growth of gametophytes and sporophytes of *Rumohra adiantiformis* (Forst.) Ching (Dryopteridaceae) after spore cryogenic storage. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(3): 489-495.
- Randi, A.M. & Crozier, A. 1991. Gibberellins, indole - 3 - acetic and the germination of spores of the tree fern *Cyathea delgadii* Sternb. *Revista Brasileira de Botânica*, 14: 67-72.
- Randi, A.M. & Felipe, G.M. 1988a. Efeito de pré-embebição em atmosfera úmida na fotossensibilidade de esporos de *Cyathea Delgadii*. *Hoehnea*, 15: 20-27.
- Randi, A.M. & Felipe, G.M. 1988b. Efeitos da temperatura durante a pré e a pós-indução e do período de armazenamento na germinação de *Cyathea Delgadi*. *Hoehnea*, 15: 10-19.
- Randi, A.M. & Felipe, G.M. 1988c. Efeito do armazenamento de esporos, da aplicação de dmcu e da pré-embebição em peg na germinação de *Cyathea delgadii*. *Ciência e Cultura*, 40(5): 484-489.
- Randi, A.M. & Felipe G.M. 1988d. Lipid content during germination of spores of the fern *Cyathea delgadii*. *Revista Brasileira de Botânica*, 11: 37-39.

- Randi, A.M. & Felipe, G.M. 1988e. Mobilization of Storage Reverses During *Cyathea delgadii* Spore Germination. *Botanical Magazine*, 101(1064): 529-533.
- Randi, A.M. & Felipe G.M. 1988f. Germinação de esporos de *Cyathea delgadii* Sternb. Sob luz azul e aplicações longas de vermelho. *Revista Brasileira de Biologia*, 48: 979-984.
- Randi, A.M & Felipe, G.M. 1988g. Effect of red light and far-red on the germination of spores of *Cyathea delgadii* Sternb. *Revista Brasileira de Botânica*, 11: 41-45.
- Randi, A.M.; Gomes, G.S.; Puchalski A.; Santos D.S. & Reis M.S. 2006. Variability in the germination of spores among and within natural populations of the endangered tree fern *Dicksonia sellowiana* (Presl.) Hooker (XAXIM). *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 49(1): 1-10.
- Randi, A.M. & Renner, G.D.R. 2004. Effects of sucrose and irradiance on the germination and early on germination and early gametophyte growth of the endangered of the tree fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae). *Acta Botanica Brasílica*, 18(2): 375-380.
- Rechenmacher, C.; Schmitt, J.L. & Droste, A. 2010. Spore germination and gametophyte development of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) under different pH conditions. *Brazilian Journal of Biology*, 70 (4): 1155-1160.
- Riano, K. & Briones, O. 2013. Leaf physiological response to light environment of three tree fern species in a Mexican cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29: 217-228.
- Ricklefs R.E. 2003. *A Economia da Natureza*. 5ª ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Rocha, M.A.L.; Soares e Silva, L.H.; Filho, J.G.S. & Torres, A.C. 2011. Efeito da sacarose na morfogênese dos gametófitos de *Pecluma ptilodon* (Kunze) Price (POLYPODIACEAE) *in vitro* sucrose effect on *in vitro* gametophytes morphogenesis of *Pecluma ptilodon* (Kunze) Price (POLYPODIACEAE). *Plant cell culture & micropropagation*. Lavras, 7(2): 71-76.
- Rodarte, A.T.A. 2008. Caracterização espacial, temporal e biologia floral das espécies de restinga, com ênfase nos recursos florais. Tese (Doutorado) UFRJ/Museu Nacional/Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica).
- Rogge, G.D.; Viana, A.M. & Randi, A.M. 2000. Cryopreservation of spores of *Dicksonia sellowiana*: An endangered tree fern indigenous to South and Central America. *Cryoletters*, 21: 223-30.
- Rosado, B.H.P. & de Mattos, E.A. 2007 Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 21: 741-752.

- Rosado, B.H.P. & de Mattos, E.A. 2010. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. *Journal of Vegetation Science*, 1-12.
- Rosado, B.H.P.; de Mattos, E.A. ; Sternberg, L. S. 2013. Are leaf physiological traits related to leaf water isotopic enrichment in restinga woody species?. *Anais da Academia Brasileira de Ciências (Impresso)*, 85: 1035-1045.
- Rothwell, G.W. 1996. Pteridophytic evolution: an often underappreciated phylogenetic success story. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 90: 209–222.
- Rowe, N.; Isnard, S. & Speck, T. 2004. Diversity of mechanical architectures in climbing plants: an evolutionary perspective. *Journal of Plant Growth Regulation*, 23: 108–128.
- Ruszala, E.M.; Beerling, D.J.; Franks, P.J.; Chater, C.; Casson, S.A.; Gray J.E. & Hetherington, A.M. 2011. Land plants acquired active stomatal control early in their evolutionary history. *Current Biology*, 21: 1030 – 1035.
- Saldaña, A.; Gianoli, E. & Lusk, C.H. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia*, 145: 252-257.
- Saldaña, A.; Lusk, C.H.; Gonzáles, W.L. & Gianoli, E. 2007. Natural selection on ecophysiological traits of a fern species in a temperate rainforest. *Evolutionary Ecology*, 21: 651-662.
- Santos, E.P.G.; Lehmann, D.R.M.; Santos, M. & Randi, A.M. 2010. Spore germination of *Gleichenella pectinata* (Willd.) Ching (Polypodiopsida-Gleicheniaceae) at different temperatures, levels of light and pH. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 53: 1309-1318.
- Santos, M.G. 2007. Riqueza, distribuição e conservação das pteridófitas nas restingas fluminenses, Brasil. Tese de Doutorado, Museu Nacional - UFRJ, Rio de Janeiro.
- Santos, M.G.; Sylvestre, L.S. & Araujo, D.S.D. 2004. Análise florística das pteridófitas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 18 (2). São Paulo Apr./June.
- Santos Junior, N.A. 2005. Dinâmica da colonização natural em encostas degradadas da serra do mar, ecofisiologia e produção de mudas das espécies, como subsídio à recuperação florestal. Tese (Doutorado) Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro.
- Sarijeva, G.; Knapp, M. & Lichtenthaler, H.K. 2007. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *J. Plant Physiol.* 164: 950-955.

- Scarano, F.R. 2002a. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, 90: 517- 524.
- Scarano, F.R. 2002b. O uso de recursos ambientais por plantas nas vegetações à margem da Mata Atlântica *sensu stricto* no Estado do Rio de Janeiro. Pp. 165-169. In: Araújo, E.L.; Moura, A.N.; Sampaio, E.V.S.B.; Gestinari, L.M.S. & Carneiro, J.M.T. (eds.). *Biodiversidade, Conservação e Uso Sustentável da Flora do Brasil*. Recife, UFRPE, Sociedade Botânica do Brasil.
- Scarano, F.R.; Barros, C.F.; Loh, R.K.T.; de Mattos, E.A. & Wendt, T. 2009. Plant morpho-physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. *Rodriguesia*, 60: 221-235.
- Scarano, F.R.; Duarte, H.M.; Ribeiro, K.T.; Rodrigues, P.J.F.P.; Barcellos, E.M.B.; Franco, A.C.; Brulfert, J.; Deléense, J. & Lüttge, U. 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographical distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136: 345-364.
- Scarano, F.R.; Duarte, H.M.; Franco, A.C.; Geßler, A.; de Mattos, E.A.; Rennenberg, H. & Lüttge, U. 2015. Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. *Trees*, 19: 493–496. DOI 10.1007/s00468-005-0420-9.
- Schmidt, G.; Stuntz, S. & Zotz, G. 2001. Plant size: An ignored parameter in epiphyte ecophysiology? *Plant Ecology*, 153 : 65 – 72 .
- Schwartsburd, P.B. & Smith, A.R. 2013. Novelties in Serpocaulon (Polypodiaceae). *Journal of Botanical Research*, 7(1): 85 – 93.
- Silva, F.C.L. & Simabukuro, E.A. 2005. Efeito dos substratos na germinação de esporos e desenvolvimento de gametófitos de *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. (Pteridophyta). *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17: 114-115.
- Silveira, T.; Marcon, C. & Droste, A. 2013. Germinação de esporos armazenados em frio e desenvolvimento gametofítico *in vitro* de *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) (Cyatheaceae) na presença de antibióticos. *Revista Jovens Pesquisadores*, Santa Cruz do Sul, 3(1): 23-33.
- Simabukuro, E.A.; Esteves, L.M. & Felipe G.M. 1991. Fotoblastismo de pteridófitas da mata ciliar. *Insula*, 22: 177-186.
- Simabukuro, E.A.; Dyer, A.F. & Felipe, G.M. 1998a. The effect of sterilization and storage conditions on the viability of the spores of *Cyathea delgadii* Sternb. *American Fern Journal*, 88 (2): 72-80.
- Simabukuro, E.A.; Esteves, L.M. & Felipe G.M. 1998b. Fern spore morphology and spore rain of a preserved cerrado region in Southeast Brazil (Reserva Biológica de Moji Guaçu, São Paulo). *American Fern Journal*, 88: 114-137.

- Soffiati, A. 1998 A história do nome do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. Disponível em: <http://essentiaeditora.iff.edu.br/index.php/boletim/article/view/270/252>. Acesso em 19 de janeiro de 2017.
- Soffiati, A. 2000. Os canais de navegação do século XIX no Norte Fluminense: canal Campos-Macaé, Representação ao Ministério Público, 2000. Disponível em: <http://www.geocities.com/http://geocities.com/RainFores/9468/canal.htm>. Acesso março de 2017.
- Talora, D.C. & Morellato, L.P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 23:13-26.
- Temponi, L.G.; Garcia, L.C.P.; Sakuragui, C.M. & Carvalho-Okano, R.M. 2005. Diversidade morfológica e formas de vida das Araceae no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais. *Rodriguésia*, 56 (88): 1 - 13.
- Testo, W.L. & Watkins, J.E. 2012. Influence of plant size on the ecophysiology of the epiphytic fern *Asplenium auritum* (Aspleniaceae) from Costa Rica. *American Journal of Botany*, 99(11): 1840–1846.
- Tomimatsu, H. & Tang, Y. 2012. Elevated CO₂ differentially affects photosynthetic induction response in two *Populus* species with different stomatal behavior. *Oecologia*, 169: 869 – 878.
- Tosens, T.; Nishida, K.; Gago, J.; Coopman, R.E.; Cabrera, H.M.; Carriquí, M.; Laanisto, L.; Morales, L.; Nadal, M.; Rojas, R.; Talts, E.; Tomas, M.; Hanba, Y.; Ülo, N. & Flexas, J. 2016. The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: mesophyll CO₂ diffusion as a key trait. *New Phytologist*, 209: 1576–1590. Doi: 10.1111/nph.13719.
- Tryon, R.M. & Tryon A.F. 1982. *Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 1993. Distribution of *Pteridophyta* and *Melastomataceae* along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 4: 25-34.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Poulsen, A.D.; Moran, R.C.; Quintana, C.; Cañas, G. & Celi, J. 2002. Distribution and diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*, 34, 516–533.
- Viviani, D. & Randi, A.M. 2009. Effects of pH, temperature and light intensity on spore germination and growth analysis of young sporophytes of *Polypodium lepidopteris* (Langsd. and Fisch.) Kunze (Pteridophyta, Polypodiaceae). *Rodriguésia*, 59: 435- 444.
- Villela, D.; de Mattos, E.A.; Pinto, A.S.; Vieira, S.A. & Martinelli, L.A. 2012. Carbon and nitrogen stock and fluxes in coastal Atlantic Forest of southeast Brazil: potential

- impacts of climate change on biogeochemical functioning. *Brazilian Journal of Biology (Impresso)*, 72: 633-642.
- Voytena, A.P.L. 2012. Estudos morfofisiológicos de uma samambaia epífita da mata atlântica tolerante à dessecação - *Pleopeltis pleopeltifolia* (Raddi) Alston (POLYPODIACEAE). Dissertação (mestrado). Universidade Federal de Santa Catarina – Centro de Ciências Biológicas. Programa de pós graduação em Biologia Vegetal.
- Watkins, J.E.; Holbrook, N.M. & Zwieniecki, M.A. 2010. Hydraulic properties of ferns porophytes: consequences for ecological and evolutionary diversification. *American Journal of Botany*. 97, 2007–2019. Doi: 10.3732/ajb.1000124.
- WCMC-World Conservation Monitoring Centre. 1992. Global biodiversity: status of the Earth's living resources. Chapman & Hall, London.
- 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.
- Wong, S.; Chen, C.; Huang, H. & Weng, H. 2012. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO₂ fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiology*, 32, 535–544. Doi:10.1093/treephys/tps037
- Zamith, L.R. & Scarano, F.R. 2006. Restoration of a restinga sandy coastal plain in Brazil: survival and growth of planted woody species. *Restoration Ecology*, 14: 87-94.
- Zhang, Q.; Chen, J.; Li, B. & Cao, K. 2012. Epiphytes and hemiepiphytes have slower photosynthetic response to light sunflecks than terrestrial plants: evidence from ferns and figs. *Journal of Tropical Ecology*, 25 (05): 65 – 472. DOI: 10.1017/S026646740900618X.
- Zhang, S-B.; Sun, M.; Cao, K-F.; Hu, H. & Zhang, J-L. 2014. Leaf Photosynthetic Rate of Tropical Ferns Is Evolutionarily Linked to Water Transport Capacity. *PLoS ONE* 9(1): e84682. doi:10.1371/journal.pone.0084682
- Zhu, S.D.; Li, R.H.; Song, J.; He, P.C.; Liu, H. & Berninger, F.Y.Q. 2015. Different leaf cost–benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests. *Annals of Botany*. DOI: 10.1093/aob/mcv179

Capítulo 1

TAMANHO DO ESPORÓFITO DE SAMAMBAIAS NA RESTINGA COMO MODELO DE ESTUDO NA CORRELAÇÃO ENTRE VARIÁVEL MICROCLIMÁTICA E ECOFISIOLOGIA

INTRODUÇÃO

Os parâmetros ecofisiológicos podem variar significativamente conforme as alterações microclimáticas. No entanto, o tamanho da planta raramente é considerado em estudos desta natureza (Zotz *et al.*, 2001; Martin *et al.*, 2004). Para alguns grupos vegetais há mais variação dos parâmetros ecofisiológicos em indivíduos com tamanhos diferentes dentro de uma mesma espécie do que entre espécies que possuem tamanhos similares (Zotz, 1997; Schmidt *et al.*, 2001; Zotz *et al.*, 2001a, 2001b). Compreender o papel da amplitude do tamanho e sua influência na fisiologia é crucial para elucidação de fatores que controlam a ecologia e distribuição de espécies em escalas locais e regionais, como explicitar padrões ecofisiológicos (Schmidt *et al.*, 2001, Testo & Watkins, 2012).

No grupo das samambaias ainda não há esclarecimento sobre a relação entre ecofisiologia e microclima com o tamanho do indivíduo na fase esporofítica. Em *Asplenium nidus* L. (Aspleniaceae), a influência das dimensões da folha nos parâmetros fisiológicos não apresenta relação entre tamanho e condutância de CO₂ ou a concentração CO₂ interno, nem mesmo com as concentrações minerais das folhas (Martin *et al.*, 2004). Em contrapartida, em *Asplenium auritum* Sw., o tamanho do conjunto das folhas influencia significativamente a taxa fotossintética, a densidade e condutância estomática, taxas de dessecação e recuperação da dessecação, sendo maior a tolerância à dessecação nos indivíduos de pequeno porte, enquanto indivíduos maiores evitam a dessecação (Testo & Watkins, 2012).

O tamanho da parte aérea é importante para as mediações das relações fotossintéticas, hídricas e reprodutivas nas samambaias (Karst & Lechowicz, 2006; Saldaña, 2009; Testo & Watkins Jr., 2012), assim como para angiospermas (Kull & Koppel, 1987; Lorenzo *et al.*, 2011; Zotz *et al.*, 2011). Entretanto, dada as características ecológico-evolutivas das samambaias em relação ao balanço hídrico, as consequências morfofisiológicas neste grupo são diferenciadas (McElwain, 2011; Pitterman *et al.*, 2013). Dentre estas características, destacam-se o xilema atuando

predominantemente no transporte de água, sendo a função de sustentação mecânica como em outros grupos de plantas um atributo secundário, minimizando a cavitação (McElwain, 2011), além da alta condutância xilemática e da morfologia foliar com poucas venações. Estas peculiaridades no transporte de água para as samambaias mostram que uma relação com tamanho do esporófito são reflexos de sua ecofisiologia distinta.

O domínio da Mata Atlântica possui elevada riqueza de espécies e endemismos em suas diferentes formações. Localizadas marginalmente à Mata Atlântica, as restingas, formam um complexo de tipos vegetacionais que ocupam os solos arenosos de origem marinha quaternária ao longo do litoral brasileiro (Araujo *et al.* 1998). A flora das restingas está intimamente associada à ação dos fatores ambientais, que apresentam uma ampla escala de variação temporal e espacial, chegando a extremos limitantes à ocorrência das espécies. As combinações destes fatores variam em frequência e em intensidade, e determinam a comunidade vegetal predominante, formando um mosaico de ambientes e de variações ecofisiológicas nas populações vegetais (Rosado & Mattos, 2007). Para as restingas do estado do Rio de Janeiro, Santos (2007) listou 79 espécies de samambaias e seis de licófitas e indica que algumas espécies variam no tamanho do esporófito nas diferentes formações da restinga, entre elas *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. (Polypodiaceae) e *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey (Blechnaceae). Os indivíduos encontrados no interior da mata periodicamente inundada (ambiente sombreado e com disponibilidade hídrica) eram bem maiores e possuem folhas cartáceas, enquanto nas formações abertas (ambientes com alta intensidade luminosa e mais secos) os indivíduos são menores e com folhas coriáceas. Estas samambaias, com capacidade de colonizar diferentes habitats, consistem em excelentes modelos para a compreensão da relação entre o tamanho do esporófito e sua ecofisiologia.

Apesar da riqueza de espécies de samambaias das restingas e apontamentos de variações ecofisiológicas para o grupo, nenhum trabalho de ecofisiologia foi realizado dentro das restingas brasileiras. Este estudo tem como objetivo correlacionar a variação do tamanho de samambaias ocorrentes em restinga com variáveis microclimáticas e seus ajustes morfofisiológicos. Partimos da premissa que a fitofisionomia das formações vegetais das restingas influenciam na fisiologia das espécies *Telmatoblechnum serrulatum* e *Serpocaulon trisseriale* e, por conseguinte, no tamanho de seus esporófitos. Desta forma, a hipótese levantada é que em ambientes sombreados e com

disponibilidade hídrica há uma síndrome de alongamento do esporófito; elevados valores de clorofila *b*; e dissipação fotoquímica. Em contraste, em ambientes com alta intensidade luminosa e secos há uma síndrome de encurtamento do esporófito; elevados valores de carotenóides totais; elevada massa por unidade de folha, suculência e densidade foliar; e maior dissipação não fotoquímica. Além disso, ainda há a hipótese que as estratégias morfológicas e fisiológicas destas samambaias em ambientes distintos garantem a manutenção dos fotossistemas, tendo valores estáveis de clorofila *a*, não ocorrendo fotoinibição.

2 METODOLOGIA

2.1 Espécies estudadas

Foram selecionadas para este estudo duas espécies: *Telmatoblechnum serrulatum* (Figura 1) e *Serpocaulon triseriale* (Figura 2). *S. triseriale* é uma das espécies mais amplamente distribuídas e mais variável do gênero *Serpocaulon*, ocorrendo em quase todos os países neotropicais, desde o sul dos EUA até a Argentina. Esta espécie ocorre em diferentes tipos de vegetação como epífitas, rupícolas ou terrestres desde o nível do mar até altitudes de 1400 m (Labiak & Prado, 2008). *Telmatoblechnum serrulatum* ocorre em toda a América tropical, inclusive o sul dos EUA. Esta espécie ocorre em áreas abertas como campos e beiras de estrada, inundados ou não, geralmente em solos pobres em nutrientes, preferencialmente arenosos e, frequentemente, em bordas de áreas florestadas. Sua ocorrência tem registros desde o nível do mar até 1200 m de altitude (Dittrich *et al.* 2017).

No Brasil, ambas as espécies ocorrem em quase todos os estados em uma ampla variedade de fitofisionomias (Labiak & Prado, 2008; Dittrich *et al.* 2017). Nas restingas do estado do Rio de Janeiro estas espécies possuem ampla distribuição em diferentes formações vegetacionais, como áreas alagadas, secas, com muita luz ou em ambientes sombreados, de intensa ação antrópica ou de excelente estado de conservação, com populações variando de centenas de indivíduos a diminutos agrupamentos (Santos, 2007). As duas espécies apresentam propagação vegetativa, formando populações clonais. *Serpocaulon triseriale* produz rizomas alongados e *Telmatoblechnum serrulatum* se propaga por rizomas delgados que se estabelecem formando

pseudocáudices. Por este motivo, cada folha foi considerada como uma unidade amostral. Foram utilizadas somente folhas estéreis e completamente expandidas para eliminar as diferenças fisiológicas ou morfológicas que poderiam ocorrer devido à presença de estruturas reprodutivas.



Figura 1. *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J. Ohlsen & Brownsey registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. **a.** *T. serrulatum* ocorrendo na Mata de Restinga. **b.** *T. serrulatum* ocorrendo as margens da formação arbustiva aberta de *Ericácea* (AE).



Figura 2. *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. **a.** *S. triseriale* ocorrendo na Mata de Restinga. **b.** *S. triseriale* ocorrendo na formação arbustiva aberta de *Clusia*.

2.2 Área de estudo

As restingas são biomas associado à Mata Atlântica, formada por depósitos arenosos de origem quaternária que se estendem por todo o litoral Brasileiro (Araujo *et al.*, 1998). As formações vegetais do presente estudo se localizam no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, na porção nordeste do estado do Rio de Janeiro. A área de estudo é caracterizada por uma acentuada sazonalidade no regime de chuvas, com precipitação média mensal mínima de aproximadamente 40 mm no inverno (com picos de seca entre julho e agosto), e máxima de aproximadamente 190 mm no verão (com picos de chuva entre fevereiro e março), e deficiência de água no solo entre os meses de junho e setembro. A temperatura média anual é de 22,6 °C, com a máxima de 29,7 °C em janeiro e mínima de 20,0 °C em julho (Henriques *et al.*, 1986; Araujo *et al.*, 1998).

Os dados e o material biológico foram coletados no pico da estação chuvosa do ano de 2015 nas seguintes formações vegetais: Arbustiva aberta de *Clusia* (AC), Arbustiva aberta de Ericácea (AE), Brejo seco da Arbustiva aberta de Ericácea (BE), Canal artificial (Macaé-Campos) mata ciliar (CM), Canal artificial brejo (CB), Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta* (BT), Lagoa (LG), Mata de restinga (MR) e Mata permanentemente inundada (PI), como descritas por Araujo *et al.* (1998) (Figura 3).

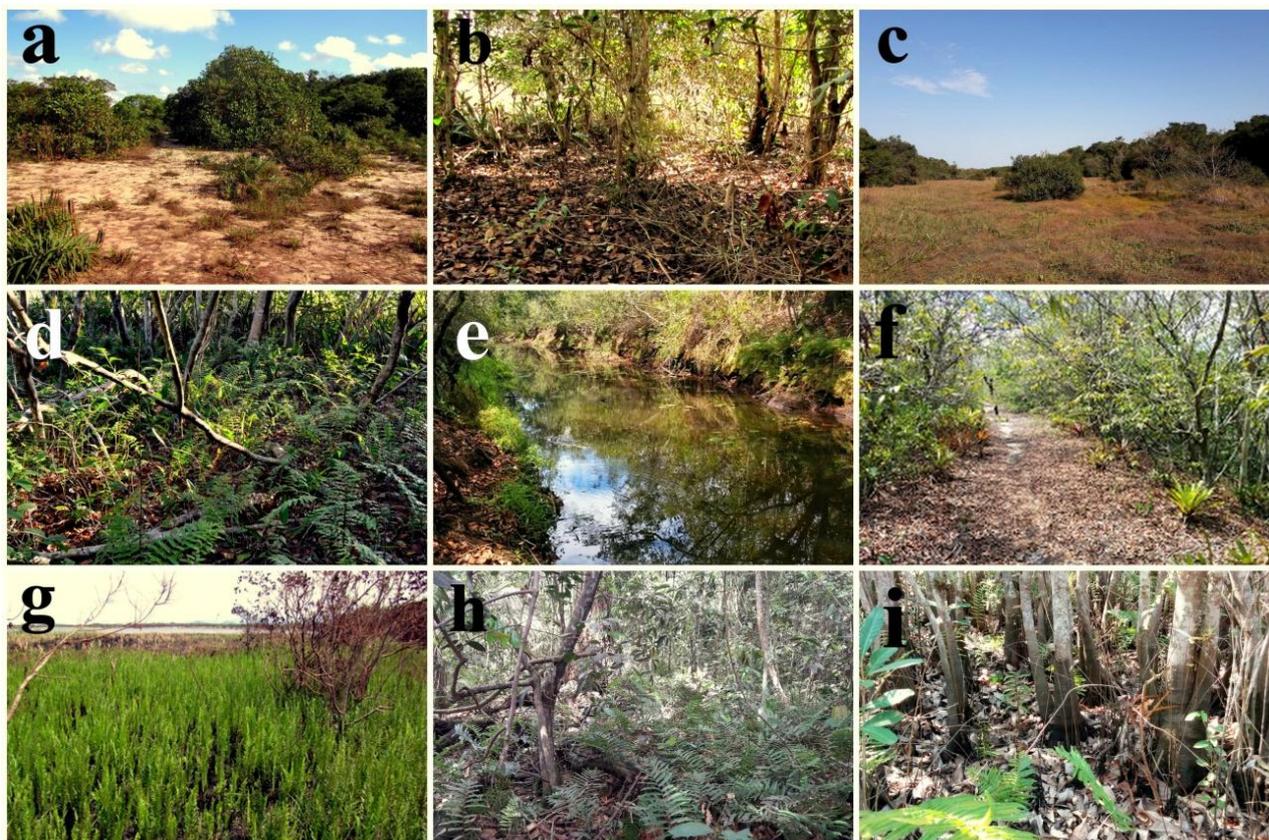


Figura 3. Formações vegetais com ocorrência de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. **a.** Arbustiva aberta de *Clusia* (AC). **b.** Arbustiva aberta de Ericácea (AE). **c.** Brejo seco da Arbustiva aberta de Ericácea (BE). **d.** Herbácea brejosa com predomínio de *Bonnetia stricta* (BT). **e.** Canal artificial (Macaé-Campos) brejo (CB). **f.** Canal artificial mata ciliar (CM). **g.** Lagoa (LG). **h.** Mata de restinga (MR). **i.** Mata permanentemente inundada (PI).

2.3 Caracterização abióticas do habitats

Os dados abióticos para caracterização dos habitats foram coletados ao longo de um transecto de 20 m, no local de estabelecimento das espécies, em intervalos de cinco metros, com três repetições em cada um dos pontos, totalizando cinco pontos e 15 repetições. Foram medidas as coberturas do dossel (%) com densiômetro de copa (AAKER – modelo A), radiação fotossinteticamente ativa (PAR) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) com radiômetro (Delta Ohm modelo VHD – 2302.0), umidade relativa do solo (%), temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa do ar (%) utilizando termo higrômetro digital Incoterm. Para determinar a temperatura, umidade relativa do ar e o PAR foi realizada curva diária no pico da estação chuvosa (março) em todas as formações, das 6 às 18 horas, em intervalos de 2 horas. A umidade relativa do solo (%) foi medida segundo método da Embrapa (1997), com amostras de solo deformadas com profundidade de 0-

30 cm. Na formação PI (Mata permanentemente inundada) não foi coletado o solo, devido à inundação permanente, consistindo em 100% de umidade relativa do solo.

2.4 **Morfometria foliar**

Foram selecionadas 15 folhas de cada espécie em cada uma das nove formações vegetais para a mensuração dos seguintes parâmetros morfométricos: 1- número total de pinas na folha; 2-comprimento total da lâmina foliar; 3-largura no terço médio da lâmina foliar; 4 - comprimento da pina apical; 5 - comprimento da pina mediana; 6 - comprimento da pina basal;

Para análise dos parâmetros morfométricos, no mesmo dia foram coletadas 15 folhas de cada espécie em cada formação vegetal. Das pinas do terço médio da lâmina foliar foi retirado 1 cm² de material vegetal para medições de atributos foliares. Foram medidos quatro parâmetros morfofuncionais: conteúdo máxima de água na pina (suculência - SUC), massa da folha por unidade de área (MFA), espessura (ESP) e densidade foliar (DEN). No laboratório, os fragmentos das pinas foram hidratados com água deionizada em câmara úmida por um período máximo de 24 horas. Após a hidratação, a espessura (em milímetros) foi medida com paquímetro digital ($\pm 0,01$ mm). A massa saturada (MT) foi aferida com uma balança eletrônica digital (0,001g) (marca Sartorius, modelo Sartorius Cubis). As pinas hidratadas foram colocadas em estufa a 60 °C por 72 horas para obtenção da massa seca (MS), sendo os valores estimados (DEN, MFA e SUC) por equações pré-determinadas Kluge & Ting (1978) e Witkowski & Lamont (1991).

2.5 **Concentração de pigmentos foliares e fluorescência da clorofila**

Para as análises de pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, *b*, total e carotenoides totais) por área foliar foram retirados, ainda em campo, com auxílio de um furador foram retirados oito discos da pina do terço médio de cada lâmina foliar, totalizando 15 folhas analisadas. Cada disco possuía quatro milímetros de diâmetro e a soma dos oitos

discos totalizou uma área de 1 cm². Estes discos foram imediatamente colocados em tubo de ensaio com película protetora contra luz, contendo 5 ml de N, N-dimetilformamida (DMF). Os discos foliares foram mantidos em temperatura ambiente ao abrigo da luz durante três dias. As concentrações dos pigmentos fotossintéticos foram medidas em espectrofotômetro, sendo os valores estimados por equações pré-determinadas (Moran, 1982).

A determinação da emissão de fluorescência da clorofila foi realizada em 15 pinas estéreis de cada espécie em cada uma das formações, com a utilização do fluorímetro modulado portátil (FMS-2 da *Hansatech*, UK), sempre entre 12h00 e 15h00 (Silva *et al.*, 2010). As medidas foram realizadas na região central da superfície adaxial de pinas completamente expandidas, com pré-adaptação ao escuro de acordo com Van Kooten & Snel (1990) e Silva *et al.* (2010). As variáveis analisadas foram: rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), taxa variável pela fluorescência mínima (F_v/F_0), dissipação fotoquímica (qP), dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ) e transporte aparente de elétrons (ETR).

2.6 Análise estatística

Os dados abióticos, morfométricos, atributos foliares, pigmentos e de fluorescência foram testados quanto a normalidade. Após a verificação da normalidade dos dados, os testes estatísticos utilizados, foram o Kruskal-Wallis com o pós-teste de Dunn para dados não paramétricos, e o teste de comparação múltipla Anova com pós-teste de Turkey ($p < 0,05$) para dados paramétricos. Todos os testes foram realizados no programa Graphpad Prisma v.5.

Foi realizada análise de regressão linear simples e o teste de correlação de Pearson ($p < 0,05$, r^2 e r) para testar a significância e a força da associação entre os dados morfológicos (altura e largura) e morfofisiológicos (atributos funcionais, concentrações de pigmentos e fluorescência da clorofila *a*). Os testes foram realizados utilizando o programa Graphpad Prisma v.5.

Foi realizada análise de componentes principais (ACP) com todos os parâmetros morfométricos e formações vegetais, sendo expostos graficamente somente os

parâmetros que obtiveram maior significância e excluindo aqueles que foram redundantes. A análise de ACP foi realizada no programa R (R CORE TEAM, 2014).

3 RESULTADOS

3.1 Categorização das formações vegetais a partir dos dados abióticos

A cobertura total do dossel (anexo I) em todas as formações estudadas, não apresentaram diferenças estatísticas ($p < 0,05$) excluindo LG (Lagoa) e BE (Brejo seco da mata de Ericácea) que não possuem dossel. Com isso, pode-se categorizar o dossel em dois tipos: sombreados e não sombreados.

A medição da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (anexo II), apresentou diferenças nas formações vegetais em relação a quantidade da luz. Foi encontrada diferença estatística ($p < 0,05$) separando as formações em três grupos: alto PAR, PAR intermediário e baixo PAR. Com isso, aliado ao dossel, encontramos os mesmos três grupos: alto PAR sem dossel, PAR intermediário e baixo PAR com dossel. Em relação à zona intermediária, uma alta porcentagem de *sunflecks* a faz se diferenciar das demais mesmo tendo uma alta porcentagem do dossel.

Com o conteúdo relativo de água do solo (anexo I) constatou duas condições, uma com alta umidade e outra com baixa umidade (anexo II). Contudo, ao verificar a temperatura e a umidade do ar, encontramos as seguintes condições: alta umidade relativa do ar e baixa temperatura, intermediária umidade relativa do ar e temperatura, baixa umidade relativa do ar e alta temperatura e alta umidade relativa do ar e temperatura.

Para a restinga amostrada, os fatores ambientais que apresentaram as maiores amplitudes de variações entre as formações vegetais, foram as condições luminosas e disponibilidade hídrica do solo. A partir dos dados abióticos coletados, categorizamos as formações vegetais conforme o quadro abaixo:

Quadro 1: Categorização das formações vegetais com ocorrência de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* a partir da avaliação da cobertura do dossel (%), radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (PAR), umidade relativa do ar (%), conteúdo relativo de água solo (%) e temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$).

Categoria	Descrição	Formação		Espécie de ocorrência
Ambiente crítico de alta intensidade luminosa (AL)	Alto PAR Sem dossel Baixa umidade do solo e do ar Elevadas temperaturas	Brejo seco da Arbustiva aberta de Ericácea e Lagoa		<i>Telmatoblechnum serrulatum</i>
Ambientes intermediários (AI)	Sombreamento, com muitos <i>sunflecks</i> Baixa umidade do solo, temperatura e umidade relativa do ar em condições intermediárias. Transições com outras formações vegetais.	Arbustiva aberta de Ericácea, Canal artificial brejo, e mata ciliar do Canal artificial (Macaé-Campos)		Ambas as espécies
Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo (AM)	Sombreamento, Baixo PAR, Alta umidade do solo Temperaturas amenas.	Mata de restinga e Herbácea brejosa com <i>Bonnetia stricta</i>		Ambas as espécies
Ambiente crítico por questões hídricas (AH)	Sombreamento, Baixo PAR. Pode haver alta umidade no solo (alagamento) ou restrição de água.	Arbustiva aberta de Clusia	Restrição de água, alta umidade e baixa temperatura	<i>Serpocaulon triseriale</i>
		Mata permanentemente inundada	Alta de umidade no solo, baixa umidade do ar e alta temperatura.	<i>Telmatoblechnum serrulatum</i>

3.2 *Serpocaulon triseriale* e as suas interações entre tamanho, ecofisiologia e ambiente

A análise de componentes principais (ACP) das populações de *Serpocaulon triseriale* delimitou dois grupos (figura 4), um em que a suculência, a densidade e a massa por unidade de folha agruparam as formações, que apresentam restrições hídricas no solo e com plantas pequenas, variando de 23 a 75 cm de altura (55 ± 3 cm) e 12 a 35 cm de largura (24 ± 1 cm) (Figura 5). No outro grupo, as formações foram agrupadas em função dos parâmetros espessura da pina, altura e largura da folha, que apresentam

alta disponibilidade hídrica do solo e plantas grandes e largas, variando de 50 a 170 cm (86 ± 7 cm) de altura e 23 a 49 cm (31 ± 2 cm) de largura (Figura 4).

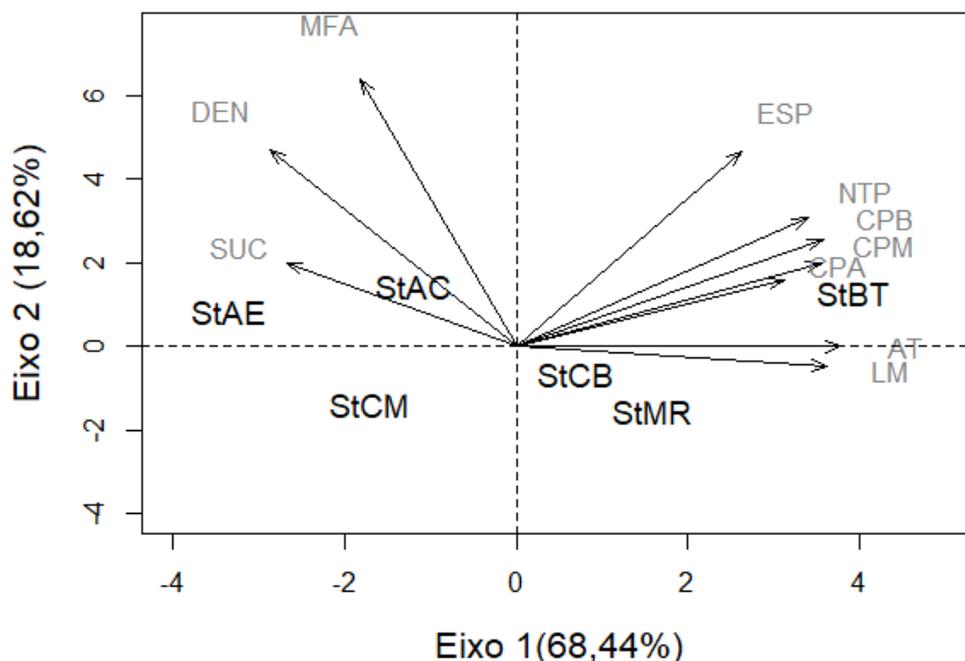


Figura 4. ACP com dados morfofisiológicos das populações *Serpocaulon triseriale* (St). Legendas no gráfico em cinza são os parâmetros morfofisiológicos e em preto as formações vegetais. AC= Arbustiva aberta de Clusia; BT= Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta*; CB= Canal artificial brejo; CM= Canal artificial mata; AE = Arbustiva aberta de Ericácea; MR= Mata de restinga. AT= comprimento total da folha; CPA= Comprimento da pina apical; CPB= Comprimento da pina da basal; CPM= Comprimento da pina mediana; DEN= densidade foliar; ESP= espessura; LM= Largura do terço médio da lâmina foliar; MFA= massa por unidade de folha; NTP= número total de pinas; SUC= suculência.

Ao comparar o resultado da ACP (Figura 4) com os resultados da tabela 1 é notório que o teor de água no ambiente é o fator limitante para o estabelecimento de populações de *S. trisseriale*, pois as mesmas não ocorrem em áreas de alta intensidade luminosa ou sem dossel (categoria AL). A análise das categorias da tabela 1 junto aos fatores morfofisiológicos mais significativos (Tabela 1) conferiu um padrão de resposta onde a altura, largura e o número de pinas na categoria AM (ambiente de menor luminosidade e temperatura e alta umidade do solo) foram significativamente maiores ($p < 0,05$) em relação a AI e AH (ambientes intermediários e ambiente crítico por restrição hídrica). Já a suculência, a densidade e massa por unidade de folha nas categorias AI e AH foram significativamente maiores ($p < 0,05$) que na categoria AM. A espessura não apresentou diferença estatística ($p < 0,05$) em nenhuma das categorias.

Tabela 1. Valores médios de altura, largura, número total de pinas, espessura, suculência, massa por unidade de folha e densidade foliar das populações *Serpocaulon triseriale*. AM= Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI= Ambiente intermediários. AH= Ambiente crítico por questões hídricas. Médias seguidas de desvio padrão. Letras diferentes nas linhas indicam diferença estatística pelo teste de Turkey ($p < 0,05$).

Parâmetro	AM	AI	AH
Altura (cm)	86 ± 7,5 a	59 ± 4 b	56 ± 2,5 b
Largura (cm)	31,61 ± 7,5 a	25,86 ± 6 b	24,50 ± 5 b
Nº de pinas	20,8 ± 7,6 a	13,6 ± 4,3 b	15,3 ± 4,3 b
Espessura (mm)	1,9. 10 ⁻² ± 2,0. 10 ⁻³ a	1,8. 10 ⁻² ± 2,0. 10 ⁻³ a	1,9. 10 ⁻² ± 2,0. 10 ⁻³ a
Suculência (g/cm ²)	1,5. 10 ⁻² ± 3,0. 10 ⁻³ a	2,1. 10 ⁻² ± 6,0. 10 ⁻³ b	2,7. 10 ⁻² ± 3,0. 10 ⁻³ c
MFA (g/cm ²)	3,2. 10 ⁻³ ± 7,0. 10 ⁻⁴ b	3,7. 10 ⁻³ ± 8,0. 10 ⁻⁴ b	4,7. 10 ⁻³ ± 8,0. 10 ⁻⁴ a
Densidade (g/cm ³)	1,6. 10 ⁻¹ ± 2,0. 10 ⁻² a	2,1. 10 ⁻¹ ± 5,0. 10 ⁻² b	2,6. 10 ⁻¹ ± 5,0. 10 ⁻² c

Houve correlação negativa ($p < 0,05$) da altura com suculência ($r^2 = 0,2$), altura com massa por unidade de folha ($r^2 = 0,2$) e altura com densidade ($r^2 = 0,2$), tendo as plantas de menor tamanho maior quantidade água, massa e densidade em suas folhas. Enquanto as plantas grandes apresentaram pouca água e massa, e menor densidade foliar (Figura 5).

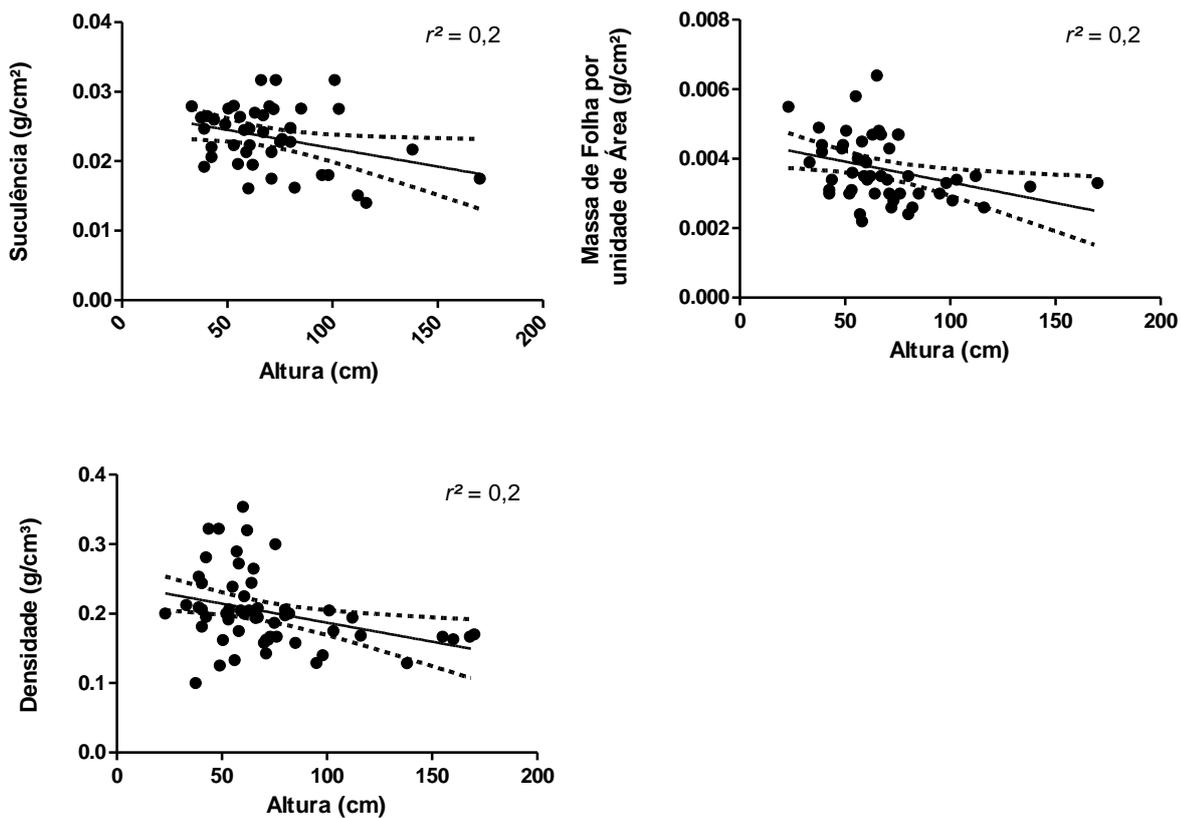


Figura 5. Regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) entre parâmetros morfológicos a altura das populações de *Serpocaulon triseriale*. A linha tracejada representa a reta da regressão linear e a linha pontilhada representa o erro padrão.

Para os pigmentos fotossintéticos, os valores para clorofila *a*, *b* e total não apresentaram diferenças estatísticas ($p < 0,05$) em nenhuma das categorias (AM, AI, AH) (Tabela 2). Em contrapartida, ao analisar os valores de carotenoides totais, é observado que na categoria AH há valores significativamente maiores que as outras categorias (Tabela 2). A altura teve correlação negativa ($p < 0,05$) com os carotenoides totais ($r^2 = 0,253$), sendo em *S. triseriale* as plantas com menores tamanhos com maior concentração de carotenoides (Figura 6).

Para a relação F_v/F_m para as categorias AM e AH foi encontrado valores acima de 0,832, havendo diferença estatística ($p < 0,05$) somente para as categorias de formação AI que apresentou valores abaixo de 0,832 (Tabela 2). Outros valores de fluorescência foram menores nestas categorias de formação, a taxa variável da fluorescência mínima (F_v/F_0) e dissipação fotoquímica (qP) ($p < 0,05$) em relação AM e AH (Tabela 2). Apesar de estatisticamente nenhuma das categorias de formação apresentar diferenças ($p < 0,05$) na avaliação da taxa estimada de transporte de elétrons (ETR), é observado em AI valores muito elevados e baixos nestas populações. Em contrapartida a dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ) apresentaram valores maiores ($p < 0,05$) nas formações AI.

Tabela 2. Valores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides totais, rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), taxa variável pela fluorescência mínima (F_v/F_0), dissipação fotoquímica (qP), dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ), transporte aparente de elétrons (ETR) para as populações de *S. triseriale*. AM= ambientes de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI= ambiente intermediário. AH= ambiente crítico por questões hídricas. Médias seguidas de desvio padrão. Letras diferentes nas linhas indicam diferença estatística pelo teste de Turkey ($p < 0,05$).

Parâmetro	AM	AI	AH
Clorofila <i>a</i> ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	7,1 \pm 1,7 a	6,1 \pm 2,1 a	5,9 \pm 1,8 a
Clorofila <i>b</i> ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	3,1 \pm 0,8 a	2,9 \pm 1,2 a	2,6 \pm 1,1 a
Clorofila Total	10,4 \pm 2,5 a	9,2 \pm 3,4 a	9,1 \pm 3,5 a
Carotenoides totais ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	1,15 \pm 0,21 a	1,12 \pm 0,31 a	1,20 \pm 0,33 a
F_v/F_m (mmol)	0,843 \pm 0,01a	0,813 \pm 0,04b	0,838 \pm 0,01ab
F_v/F_0 (mmol)	5,54 \pm 0,6 a	3,71 \pm 1,4 a	5,19 \pm 0,34a
qP (mmol)	0,96 \pm 0,01a	0,94 \pm 0,03ab	0,97 \pm 0,01a
NPQ (mmol)	0,22 \pm 0,3 a	0,28 \pm 0,1 a	0,13 \pm 0,07 a
ETR (mmol)	5,04 \pm 0,3 a	5,24 \pm 1,1 a	4,48 \pm 0,5 a
qNP (mmol)	0,19 \pm 0,11 a	0,23 \pm 0,18 a	0,14 \pm 0,06 a

Na análise de regressão linear de altura com a fluorescência para *S. triseriale* (Figura 6) observamos correlação negativa ($p < 0,05$) entre altura e F_v/F_0 ($r^2 = 0,25$),

altura e qP ($r^2 = 0,20$), com plantas maiores tendo menor eficiência na utilização da energia luminosa. Houve correlação positiva ($p < 0,05$) entre altura e dissipação não fotoquímica (NPQ) ($r^2 = 0,40$), tendo plantas grandes maior dissipação de calor (Figura 6).

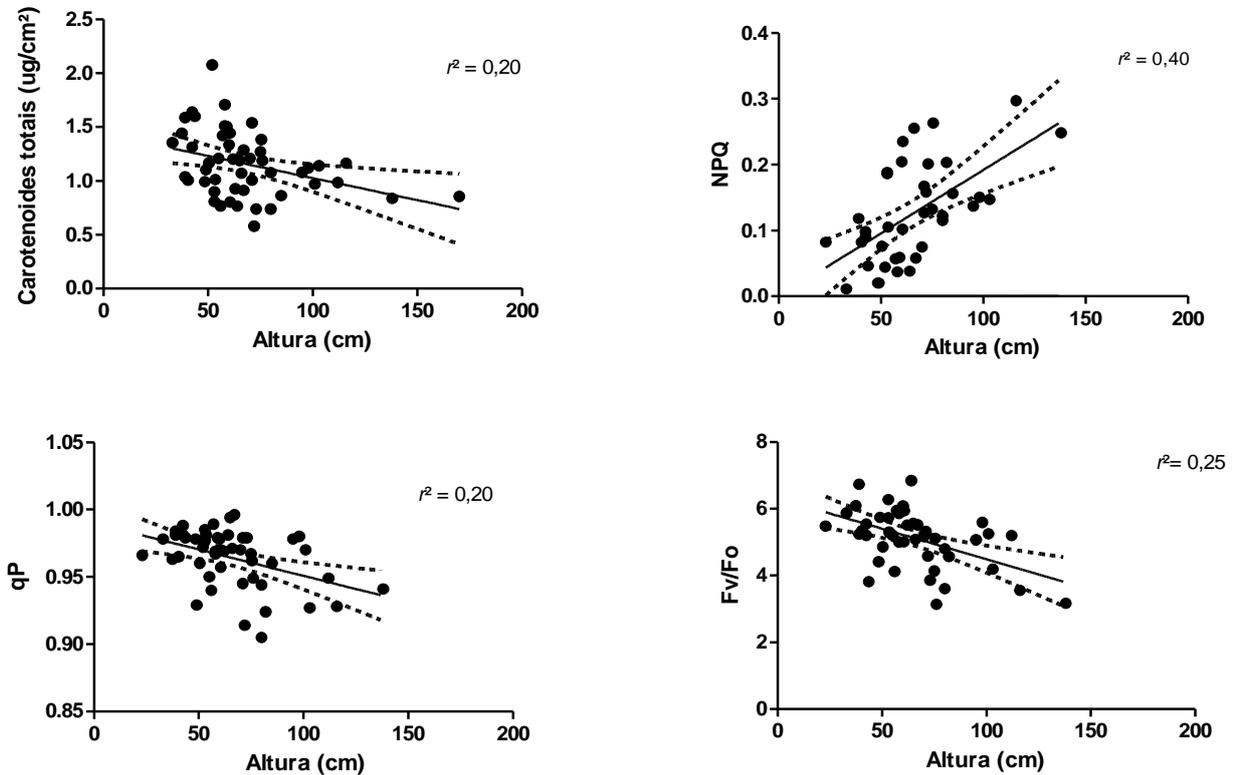


Figura 6. Regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) entre parâmetros morfológicos e fisiológicos em razão da altura das populações de *Serpocaulon triseriale*. A linha tracejada representa a reta da regressão linear e a linha pontilhada representa o erro padrão.

3.3 *Telmatoblechnum serrulatum* e as interações entre tamanho, ecofisiologia e ambiente

A análise de componentes principais (ACP) das populações de *T. serrulatum* delimitou três grupos (Figura 7). O primeiro grupo, em que a altura, comprimento total da pina do ápice, comprimento total da pina do meio, comprimento total da pina da base e maior largura (ambiente com alto sombreamento, baixo PAR e baixa temperatura), com plantas grandes variando entre 79 e 133 cm (86 ± 4 cm) e largura entre 18 a 38 cm (23 ± 4 cm). O segundo grupo (formações sem dossel e alto PAR), foi agrupado devido

a alta espessura, massa por unidade de folha e o número total de pinas, que apresentaram plantas pequenas com valores de altura variando entre 46 e 79 cm de altura (61 ± 2 cm) e largura entre 5 e 13 cm (9 ± 1 cm). O terceiro grupo, foi formado por intermediário formações, em função da suculência e densidade, com plantas de tamanhos pequenos a grande que variam a altura de 32 a 110 cm (66 ± 2 cm) e largura de 11,5 a 30 cm (18 ± 1 cm).

O terceiro grupo, formado pela análise ACP, é observado às formações Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta* (BT) e Permanentemente inundada (PI), que na categorização de áreas da tabela 1 estão em outras classificações que não a de áreas intermediárias (Figura 7). As populações de *T. serrulatum* ocorrem em toda extensão na formação BT, contudo as maiores densidades populacionais se encontram nas áreas de transição da formação. Já na formação PI, *T. serrulatum* ocorre em áreas de inundação permanente e na transição desta formação. Contudo, ao analisar o conjunto de dados morfológicos e fisiológicos das plantas em cada formação vegetal isoladamente, e considerando toda a gama de conjuntos abióticos analisadas, chegou-se a conclusão que os dados se aproximam das categorias citadas na tabela 1, sendo esta a balizadora na apresentação dos resultados.

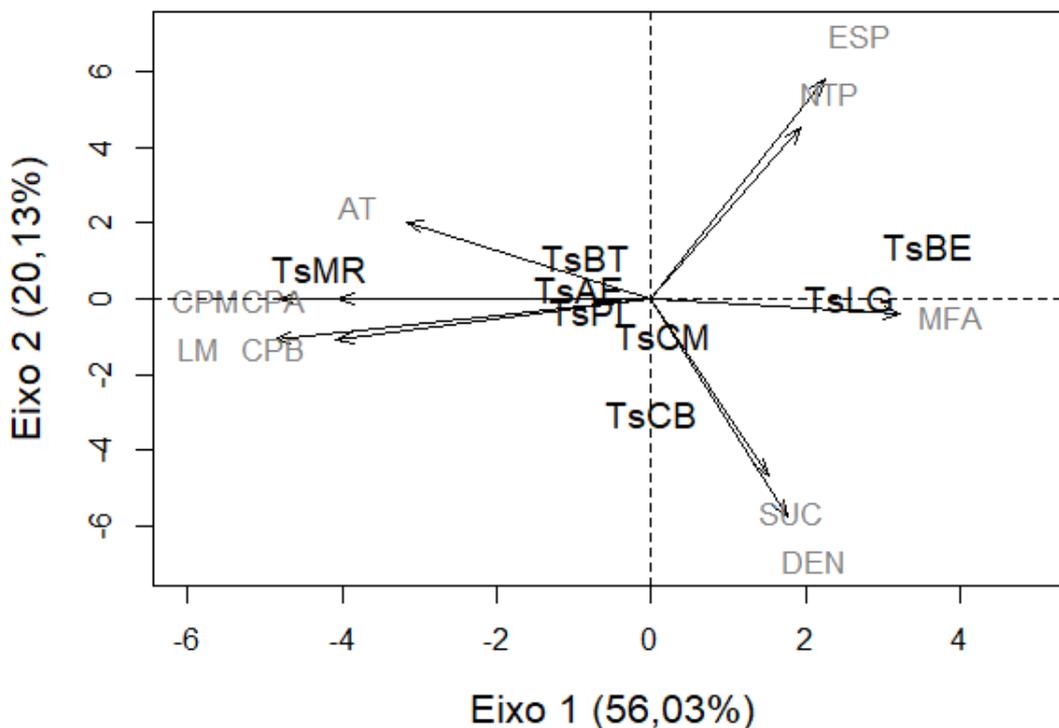


Figura 7: ACP com dados morfofisiológicos das populações de *Telmatoblechnum serrulatum* (Ts). Legendas no gráfico em cinza são os parâmetros morfofisiológicos e em preto as formações vegetais. BT= Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta*; CB= Canal artificial brejo; CM= Canal artificial mata; LG = lagoa; BE= Brejo seco da Mata de Ericácea; AE = Arbustiva aberta de Ericácea; MR= Mata de restinga; PI= Mata permanentemente inundada. AT= comprimento total da folha; CPA= Comprimento da pina apical; CPB= Comprimento da pina da basal; CPM= Comprimento da pina mediana; DEN= densidade foliar; ESP= espessura; LM= Largura do terço médio da lâmina foliar; MFA= massa por unidade de folha; NTP= número total de pinas; SUC= suculência.

Ao comparar os dados da tabela 3 com os da figura 7 é notório que a proporção de sombreamento e disponibilidade hídrica do solo foram os pontos mais relevantes para separação das formações vegetais. As categorias da tabela 1 junto aos fatores morfofisiológicos obtiveram o seguinte resultado (tabela 3): um padrão de resposta onde à altura, largura na categoria AM (ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) foram significativamente maiores ($p < 0,05$) em relação a AI e AL (ambiente intermediário e ambiente crítico por restrição hídrica, respectivamente). Plantas altas na categoria AH, pouco largas, com alta densidade foliar. Na categoria AI, plantas com muita variação de tamanho e largura, com alta densidade e baixa espessura foliar. Já na categoria AL, plantas pequenas com alta suculência, massa por unidade de folha e maior número de pinas.

Tabela 3. Valores de altura, largura, número total de pinas, espessura, suculência, massa por unidade de folha e densidade foliar das populações *Telmatoblechnum serrulatum*. AM= ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AH= ambiente crítico por questões hídricas. AI= ambiente intermediário. AL= Ambiente crítico de alta intensidade luminosidade. Médias seguidas de desvio padrão. Letras diferentes nas linhas indicam diferença estatística pelo teste de Turkey ($p < 0,05$).

Parâmetro	AM	AH	AI	AL
Altura (cm)	84,4 ± 15 a	86,1 ± 14 a	64,2 ± 14b	61,2 ± 9 b
Largura (cm)	24,1 ± 7 a	20,5 ± 4 ab	17,6 ± 5b	9,0 ± 2 c
Nº de pinas	37 ± 4 a	35 ± 5 a	33 ± 9 a	47 ± 4 b
Espessura (mm)	1,7. 10 ⁻² ± 4,0. 10 ⁻³ a	2,0. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ ab	1,5. 10 ⁻² ± 2,0. 10 ⁻³ a	2,3. 10 ⁻² ± 5,0. 10 ⁻³ b
Suculência (g/cm ²)	1,0. 10 ⁻² ± 2,0. 10 ⁻³ a	1,8. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ a	1,8. 10 ⁻² ± 4,0. 10 ⁻³ a	2,4. 10 ⁻² ± 3,0. 10 ⁻³ b
MFA (g/cm ²)	1,3. 10 ⁻² ± 2,0. 10 ⁻³ a	1,7. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ a	1,8. 10 ⁻² ± 4,0. 10 ⁻³ a	2,4. 10 ⁻² ± 3,0. 10 ⁻³ b
Densidade (g/cm ³)	3,2. 10 ⁻¹ ± 9,0. 10 ⁻² a	3,9. 10 ⁻¹ ± 5,0. 10 ⁻² ab	4,0. 10 ⁻¹ ± 8,0. 10 ⁻² b	3,9. 10 ⁻¹ ± 9,0. 10 ⁻² b

Houve correlação negativa ($p < 0,05$) entre altura e suculência ($r^2 = 0,10$) (Figura 8), tendo plantas menores maior teor de água que plantas maiores. Para a largura da folha foi encontrado correlação negativa entre os parâmetros de espessura ($r^2 = 0,15$) e massa por unidade de folha ($r^2 = 0,50$) (Figura 8), tendo plantas maiores com menos massa foliar e menor espessura em relação às plantas maiores.

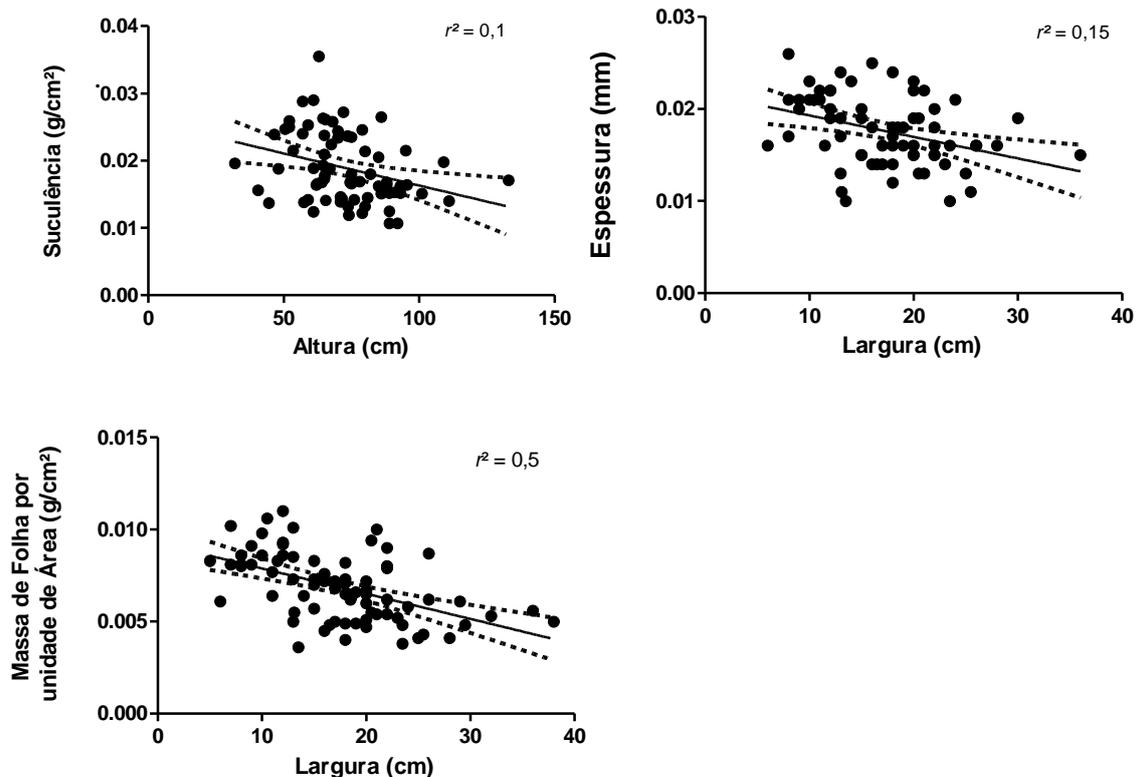


Figura 8. Regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos em razão da altura e largura das populações de *Telmatoblechnum serrulatum*. A linha tracejada representa a reta da regressão linear e a linha pontilhada representa o erro padrão.

Para as relações fotossintéticas encontramos situações particulares para as categorias, sendo que somente os teores de clorofila *a* não apresentaram diferenças estatísticas em nenhuma delas ($p < 0,05$) (Tabela 4). Para a categoria AM (ambiente relacionado a alto sombreamento, baixas temperaturas e alto teor de água no solo) foi encontrado altos teores de clorofila *b* e altos valores de dissipação fotoquímica (qP). Em relação à categoria AH (ambiente de alagamento permanente) foi deparado com os maiores valores de dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ), bem como de clorofila *b* e taxa de transferência de elétrons (ETR). Na categoria AL (alta intensidade luminosa e sem dossel) foram encontrados maiores valores de clorofila total e carotenoides totais, com menores taxas de F_v/F_o (Tabela 4).

Tabela 4. Valores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides totais, rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), taxa variável pela fluorescência mínima (F_v/F_o), dissipação fotoquímica (qP), dissipação não fotoquímica (qNP e NPQ), transporte aparente de elétrons (ETR) para as populações de *Telmatoblechnum serrulatum*. AM= ambientes de menor luminosidade e alta umidade do solo. AH= ambiente crítico por questões hídricas. AI= ambientes intermediário. AL= ambientes crítico de alta intensidade luminosidade. Médias seguidas de desvio padrão. Letras diferentes nas linhas indicam diferença estatística pelo teste de Turkey ($p < 0,05$).

Parâmetro	AM	AH	AI	AL
Clorofila <i>a</i> ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	6,1 \pm 1,2 a	7,2 \pm 1,1 a	6,1 \pm 1,4 a	6,3 \pm 1,9 a
Clorofila <i>b</i> ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	3,0 \pm 0,7 ab	3,3 \pm 0,6 ab	2,5 \pm 0,5 c	2,6 \pm 0,8 ac
Clorofila Total	8,9 \pm 1,9 a	10,4 \pm 1,3 ab	8,6 \pm 1,8 a	10,8 \pm 2,6 b
Carotenoides totais ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$)	0,77 \pm 0,17a	1,14 \pm 0,17 b	0,87 \pm 0,2 a	1,30 \pm 0,32b
F_v/F_m (mmol)	0,838 \pm 0,018 a	0,848 \pm 0,031 a	0,843 \pm 0,025 a	0,812 \pm 0,058 a
F_v/F_o (mmol)	5,25 \pm 0,6 ab	5,84 \pm 1,3 a	5,54 \pm 1 a	4,68 \pm 1,4 b
qP (mmol)	0,95 \pm 0,01 a	0,94 \pm 0,01 a	0,92 \pm 0,01 a	0,93 \pm 0,03 a
NPQ (mmol)	0,16 \pm 0,09 a	0,29 \pm 0,1 b	0,21 \pm 0,1 ab	0,17 \pm 0,1 a
ETR (mmol)	4,5 \pm 0,4 a	5,9 \pm 0,2 b	5,6 \pm 0,9 b	4,3 \pm 0,8 a
qNP (mmol)	0,15 \pm 0,07 b	0,25 \pm 0,08a	0,19 \pm 0,08 b	0,17 \pm 0,09 b

Na regressão linear entre as variáveis fotossintéticas, foram encontradas correlação positiva ($p < 0,05$) entre altura e clorofila *b* ($r^2 = 0,30$) e ETR e MFA ($r^2 = 0,40$) (figura 9). Contudo, ao verificar a relação da altura e os carotenoides ($r^2 = 0,15$), a largura e ETR ($r^2 = 0,20$), foram encontradas correlações negativas, demonstrando que plantas de *T. serrulatum* pequenas e com mais massa por unidade de folha apresentam maiores valores de carotenoides e ETR (Figura 9).

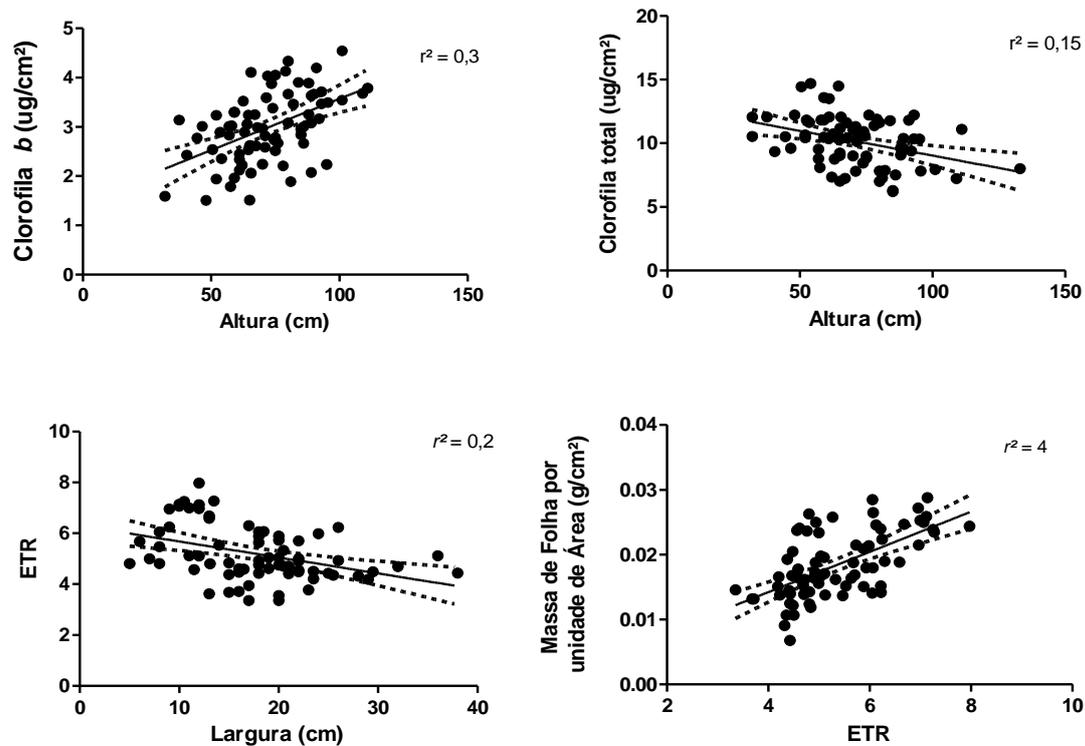


Figura 9. Regressão linear simples ($p < 0,05$ e r^2) dos parâmetros morfológicos e fisiológicos em razão da altura, largura e ETR das populações de *Telmatoblechnum serrulatum*. A linha tracejada representa a reta da regressão linear e a linha pontilhada representa o erro padrão.

4 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Em ambientes de alta intensidade luminosa e sem dossel (categoria AL) ou de extrema restrição hídrica (categoria AH) encontramos, para ambas as espécies, síndrome de encurtamento e, conseqüentemente menor área foliar, que são características tipicamente encontradas em plantas de ambientes ensolarados, xéricos, deficientes em nutrientes e sujeitos a ventos intensos (Puijalón & Bornette, 2004). Esses são mecanismos considerados preventivos contra a perda de água e superaquecimento (Parkhurst & Loucks, 1972; Boerger *et al.*, 2007). A menor área foliar diminui a superfície exposta à intensidade luminosa, minimizando as taxas de transpiração (Witkowski & Lamont, 1991), fato que deve ser melhor investigado, dado a velocidade de abertura estomática das samambaias serem em média menor que das angiospermas (Atala *et al.*, 2012).

Em locais com maior sombreamento e disponibilidade hídrica foi encontrado, em ambas as espécies, síndrome de alongamento e estratégias de captura de luz nestes

ambientes de baixo PAR, tendo folhas maiores e menos grossas, tendência benéfica a sobrevivência a sombra, pois a superfície de captura de luz é maximizada por unidade de massa foliar (Givnish, 1987).

Os atributos foliares (MFA, SUC, DEN e ESP), apesar de valores discrepantes entre as duas espécies de samambaias, demonstram convergência na tendência de variação. O mesmo resultado pode ser observado para as espécies de angiospermas de restinga, onde há convergência para os atributos morfofuncionais, independentemente do padrão fenológico de produção foliar e filogenia (Rosado & Mattos, 2007).

A variação da disponibilidade hídrica interna é um fator determinante para o sucesso na ocupação das diferentes formações das restingas (Rosado & Mattos, 2007). A correlação negativa da altura com a suculência de ambas as espécies, sugerem que a disponibilidade de água é o principal fator por trás de mudanças fisiológicas mediadas pelo tamanho nestas plantas (Zotz *et al.*, 2001). A alta suculência encontrada em ambientes secos e a correlação negativa com o tamanho da folha foram descritas para *Parablechnum cordatum* (Desv.) Gasper & Salino (Saldaña, 2007) e em angiospermas herbáceas que se estabelecem no pós-praia (Dudley, 1996), apresentando *S. triseriale* e *T. serrulatum* os mesmos padrões para estes atributos. A variação da suculência nestas plantas se apresenta como uma excelente estratégia de manutenção fotossintética em demandas evapotranspirativas distintas, mantendo nestas espécies, independente do ambiente, valores de clorofila total e altos valores de F_v/F_m , F_v/F_0 e ETR.

Em ambientes de alta intensidade luminosa, os espécimes de *T. serrulatum* apresentaram um maior número de pinas (Tabela 3). A forma pinada de folhas é descrita para as samambaias como fator que contribui para a diminuição da área foliar, uma estratégia onde redução da área em altura e largura da folha é compensada com um maior número de pinas (Boerger *et al.*, 2008). Nas eudicotiledôneas, que possuem folhas com a lâmina profundamente lobada ou folhas compostas, são comumente encontradas em ambientes áridos ou semi-áridos, uma vez que os recortes na lâmina reduzem a temperatura (Givnish, 1988). Outra ocorrência morfológica que sugere maiores investigações são as articulações presente nas pinas de *T. serrulatum*. Estudos realizados em samambaias com pinas articuladas destacam que a movimentação da pina ocorre de forma a evitar ângulos de maior incidência luminosa e aumentar o sombreamento de pinas adjacentes, podendo ser comum o paraheliotropismo intrafoliar em samambaias que vivem nestas condições para ajuste das taxas fotossintéticas (Kao

& Lin, 2010), apontando ser uma das possíveis estratégias de *T. serrulatum* para se estabelecer em ambientes extremos de variação na disponibilidade luminosa.

Karst & Lechowicz (2006) descrevem que as relações foliares de massa por unidade de folha entre samambaias de sub-bosque de áreas temperadas estão muito abaixo das encontradas para angiospermas. Os valores deste atributo para as samambaias não são completamente esclarecidos, pois encontramos samambaias com valores médios aos encontrados em angiospermas ou valores muito abaixo. Da mesma maneira, os resultados deste estudo trazem esta dicotomia, na qual *S. triseriale* apresenta valores muito abaixo frente às angiospermas e comuns o encontrado em espécies as de samambaias de sub-bosque, e *T. serrulatum* valores de massa por unidade de folha que são maiores que angiospermas encontradas na mesma localidade de restinga (Rosado & Mattos, 2007).

Os resultados da correlação negativa de altura e a massa por unidade de folha (MFA) em *S. triseriale* se aproximam de estudos que correlacionam o MFA com o tamanho da folha, sendo similares com os valores médios dos experimentos de aclimação entre sombra e sol nas samambaias *Dryopteris intermedia* (Muhl. ex Willd.) A. Gray (Dryopteridaceae) e *Dennstaedtia punctilobula* (Michx.) T. Moore (Brach *et al.*, 1993). Estas espécies apresentaram maior MFA quando cultivadas ao sol, mas os valores ainda estavam no limite inferior do intervalo para angiospermas. Saldaña *et al.* (2005) relatam resultados semelhantes para três espécies de *Blechnum* crescendo no sub-bosque em uma floresta temperada e, segundo Oikawa *et al.* (2004), até mesmo *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Dennstaedtiaceae), samambaia invasora frequente em ambientes abertos e xéricos, possui baixos valores de MFA. Karst & Lechowicz (2006) descrevem que as formas de crescimento de samambaias junto a massa por unidade de folha baixo são característicos de espécies do sub-bosque e que algumas toleram alta luminosidade, aumentando o MFA, assim como encontrado em *S. triseriale*.

Samambaias no Hawaii (EUA) adaptadas ao sol possuem valores de MFA no intervalo médio observado para outras plantas vasculares, mas nenhuma samambaia obteve valores de MFA como aqueles comumente associados com muitas gimnospermas e angiospermas (Russell *et al.*, 1998). Ao comparar os valores de MFA de *T. serrulatum* com os das 10 angiospermas da restinga de Jurubatiba (Rosado & Mattos, 2007), é encontrado que plantas grandes de *T. serrulatum* e com menor MFA possuem valores nos intervalos médios das angiospermas, e *T. serrulatum* de menor tamanho com altos valores de MFA, superou valores médios de MFA de 7 entre 10

angiospermas analisadas por estes autores, contendo valores médios iguais de *Maytenus obtusifolia* Mart. (Celastraceae) e *Eugenia umbelliflora* O.Berg. (Myrtaceae), e apresentando valores MFA abaixo somente de *Clusia hilariana* Schltdl. (Clusiaceae).

Para *S. triseriale* é possível que existam restrições impostas pelo sistema hidráulico e sua arquitetura, limitando o espessamento ou aumento da densidade das folhas. Contudo, Karst & Lechowicz (2006) em estudos com comparação de samambaias com outras plantas vasculares, descreve que deve haver caminhos alternativos para a evolução de ambos os sistemas hidráulicos em função da estrutura foliar extrapolar para planta inteira. Para *T. serrulatum*, há correlação negativa de largura e MFA com ETR, desse modo em plantas pequenas que possuem valores altos na densidade de fluxo de fótons fotossintéticos, sugere alta taxa de carboxilização (Bilguer *et al.*, 1995), em razão disto ter maior massa por unidade de folha e largura. Ademais *T. serrulatum* possui altos ganhos de massa por unidade de folha, sem declínios das taxas de F_v/F_m ou F_v/F_0 , mesmo em ambientes de alta intensidade luminosa que ultrapassem 2000 μmol de PAR.

Os carotenoides totais tiveram aumento em *S. triseriale* e *T. serrulatum* de menor tamanho de ambientes de alta iluminação e déficit hídrico o que pode refletir uma estratégia para sobrevivência neste ambiente. Além disso, as espécies deste estudo mantiveram os valores de clorofila total e F_v/F_m (Tabela 2 e 4). Para o grupo das samambaias, em especial as epífitas, é evidenciado a capacidade em aumentar os carotenóides rapidamente no estresse foto-oxidativo, sendo uma forma de lidar com mudanças rápidas e transitórias no abastecimento de água e luz em seus locais naturais (Tausz *et al.*, 2001), mantendo os tilacóides em um estado funcional através de curtos períodos estressantes, sendo um indicativo do aumento dos carotenoides totais. Em plantas maiores de *S. triseriale* e *T. serrulatum*, a maior produção de carotenóides provavelmente não é necessário porque estas espécies crescem abaixo do dossel que intercepta e filtra a radiação luminosa (tabelas 2 e 4), sendo necessária maior investigação do ciclo das xantofilas nestas plantas.

Testo & Watkins (2012) encontraram em *Asplenium auritum* Sw. que indivíduos grandes teriam menor massa por unidade de folha, aumento dos teores de clorofila total, aumento de assimilação fotossintética e maior espessura foliar. Em ambas as espécies deste estudo, em ambientes sombreados (AM) encontramos plantas grandes, com baixa massa por unidade de folha, manutenção de valores de qP , F_v/F_m , F_v/F_0 , ETR e dos valores de clorofilas. Para mais os teores de clorofila *b* (Figura 9) em *T. serrulatum*,

houve diferença estatística com aumento da clorofila *b* e correlação positiva com a altura. Altos teores de clorofila *b* foram documentados na licófito *Selaginella willdenowii* (Desv. ex Poir.) Baker (Selaginellaceae) (Hebant & Lee, 1984), nas samambaias *Teratophyllum rotundifoliatum* (Bonap.) Holttum (Dryopteridaceae) (Nasrulhaq-Boyce & Duckett, 1991) e em algumas espécies de Hymenophyllaceae (Rosli, 2014), todas estas crescendo em ambientes sombreados. O alto teor de clorofila *b* nas folhas das plantas de sombra é provavelmente uma adaptação a pouca qualidade de luz disponível, pois estas captam outros comprimentos de onda que efetivamente vão aumentar a capacidade de absorção de luz na região de comprimento de onda entre as faixas azuis e vermelhas da luz difusa (Sumanta *et al.*, 2014).

Indivíduos maiores de *S. triseriale* que crescem em ambientes de alta umidade do solo e sombreamento apresentam correlação positiva entre tamanho e dissipação não fotoquímica (NPQ) e correlação negativa entre tamanho e dissipação fotoquímica (qP) e F_v/F_0 , sendo estas razões um fator de atenuação do estresse (Konrad *et al.*, 2005). Para algumas angiospermas os valores de qP, NPQ e F_v/F_0 sofreram alterações de forma atenuar o estresse a alta de alumínio, tendo a seguinte regulação: a dissipação fotoquímica (qP), valor em função do aumento dos elétrons exportados do PSII devido à indução da ativação de enzimas envolvidas no metabolismo do carbono e da abertura estomática tendem a serem baixos, sendo menor a razão do fluxo de elétrons exportados. Ao mesmo tempo, quando ocorre aumento da dissipação não fotoquímica (NPQ), que é a produção de calor na forma de radiação infravermelha, e o decréscimo do F_v/F_0 , a medida do aumento do estresse (Konrad *et al.*, 2005). *S. triseriale* possui este rendimento para estes atributos de fluorescência em ambientes de maior inundação do solo, sendo possivelmente os picos de inundação juntamente com a alteração da dinâmica bioquímica do solo (entre elas aumento de alguns elementos como alumínio) (Baligar *et al.*, 2001), um dos fatores de estresse fisiológico para estas plantas e que limitam seu estabelecimento.

Em áreas intermediárias, para ambas as espécies, é verificado altos valores de qNP e NPQ (dissipação não fotoquímica). Em plantas que vivem em áreas sombreadas os *sunflecks* trazem mudanças bruscas das variações de luz, e são fatores de fotoinibição temporários, exigindo das plantas respostas rápidas (Percy, 1990). Fisiologicamente, as samambaias possuem taxas de respostas mais lentas ao ajuste do aparato fotossintético (Saldaña *et al.*, 2009). Estas samambaias conseguem com a dissipação não fotoquímica da fluorescência da clorofila um mecanismo de regulação e fotoproteção contra o

estresse de alta luminosidade, sendo esta estratégia eficiente para a sobrevivência de várias angiospermas na transição rápida sombra-luz (Leakey *et al.*, 2004), aliado ao aumento de carotenoides. Para a taxa das samambaias, as diferenças interespecíficas no aumento da temperatura da dissipação do excesso de energia (NPQ), com intensidade de luz, foi descrito para as espécies de *Blechnum* como modulação necessária para estabelecimento destas espécies em diferente ambientes luminosos e de resposta rápida aos *sunflecks* (Saldaña, 2009). Contudo, para *S.triseriale* é observado em ambientes intermediários, mesmo com alta de qNP e NQP e altos valores de carotenoides totais, tendência a ter valores de F_v/F_m e F_v/F_0 estatisticamente menores (Tabela 2). A relação F_v/F_m é um bom indicador do dano foto inibitório, sendo valores abaixo de $0,832 \pm 0,004$ balizadores para avaliação de estresse ambiental para plantas (Ögren & Öquist, 1985). Nas categorias AM e AH foi encontrado valores acima de 0,832, demonstrando que nenhuma destas formações há foto inibição da espécie ($p < 0,05$). Contudo, na categoria AI, encontramos diferença estatística ($p < 0,05$), apresentando menores valor de F_v/F_m , indicando estresse foto oxidativo nestes locais (Tabela 2). A instabilidade no ambiente causada pelos *sunflecks* e a provável resposta lenta de fechamento estomático devem ser fatores que geram esta condição.

Para algumas espécies de *Blechnum* as folhas de locais em alta intensidade de luz possuem maior taxa de transporte de elétrons cíclicos (Saldaña, 2009). A correlação negativa entre a largura e ETR em *T. serrulatum* indica que com a alta iluminação há um mecanismo previamente descrito para angiospermas: o alto uso de luz para a fotossíntese, alta dissipação térmica, que diminui o excesso de energia de excitação e os fotodanos, assegurando o rendimento fotossintético mesmo em ambientes de alta luminosidade, garantindo assim o sucesso no estabelecimento nestes ambientes (Roberts *et al.*, 1998). Em plantas mais largas e com menores valores de ETR é observado a dinâmica de maiores valores de qP, aumentando a eficiência no transporte de elétrons e menor dissipação não foquímica. Valores de fluorescência semelhantes foram encontrados para *Austroblechnum penna-marina* (Poir.) Gasper & V.A.O. Dittrich (Blechnaceae) [*Blechnum penna-marina* (Poir.) Kuhn], uma samambaia que se estabelece no sub bosque de floresta temperada, evidenciando assim, a plasticidade fisiológica desta planta (Saldaña, 2009).

As samambaias *Serpocaulon triseriale* e *Temaltobechenum serrulatum* possuem estreita relação entre ambiente, ecofisiologia e tamanho. Uma vez que não há lenho verdadeiro e ao considerar que para estas samambaias o comprimento da folha é a altura

da planta, e que este parâmetro refletem a totalidade de biomassa fotossintética, a síndrome encurtamento e alongamento é uma importante estratégia morfológica e ecofisiológica para a sobrevivência nos micro-habitat de restinga. Neste sentido, o tamanho do indivíduo como resposta ao ambiente foi confirmado neste estudo para as samambaias de restinga.

As estratégias foram divergentes para estas espécies, mesmo em locais de coexistência. Assim como Saldaña (2009) descreveu para espécies do gênero *Blechnaceae*, destacamos que as diferenças fotossintéticas aos ambientes extremos entre as duas espécies e sua correlação de tamanho podem ser o resultado de aclimatação fenotípica. Compreender as mudanças na fisiologia e sua correlação com as classes de tamanho em resposta as variáveis ambientais a nível populacional é uma questão a ser avançada na ecofisiologia de samambaias. Nossos dados são importantes em estudos que consideraram a ecologia da planta e a tolerância as variáveis hídricas e de iluminação, sendo que o potencial das variações fisiológicas e sua interlocução nas classes de tamanho fornecem uma nova janela para o entendimento das consequências associadas. A tolerância a condições extremas pode ser mais difundida nas samambaias do que se pressupunha (Page, 2002; Karst & Lechowicz, 2006; Saldaña, 2009). O presente estudo aponta de atributos morfofisiológicos importantes pelos quais as samambaias poderiam superar as limitações funcionais estabelecidas pelos estômatos e sistema vascular.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.D.; Kubiske, M.E. & Mostoller, S.A. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology*, 75: 123-133.
- Araujo D.S.D.; Scarano F.R.; Kurtz B.C.; Zaluar H.L.T.; Montezuma R.C.M. & Oliveira R.C. 1998. Comunidades vegetais do Parque Nacional de Restinga de Jurubatiba. In Esteves, F.A. (ed.). *Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do município de Macaé*. Rio de Janeiro: NUPEM-UFRJ, p.37-62.
- Atala, C.; Saldana, A. & Navarrete, E. (2012). Stomatal frequency and gas exchange differs in two *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) with contrasting ecological breadth. *Gayana Botanica*, 69: 161-166.

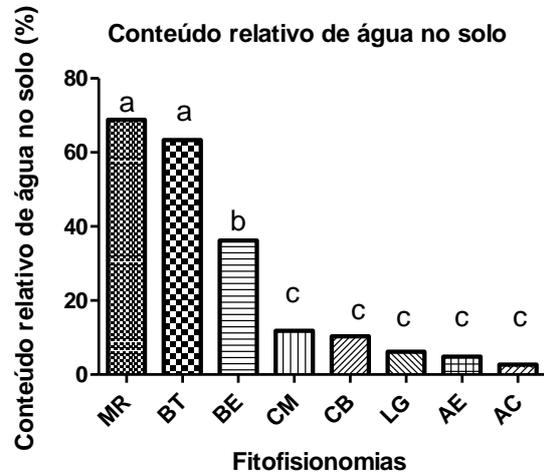
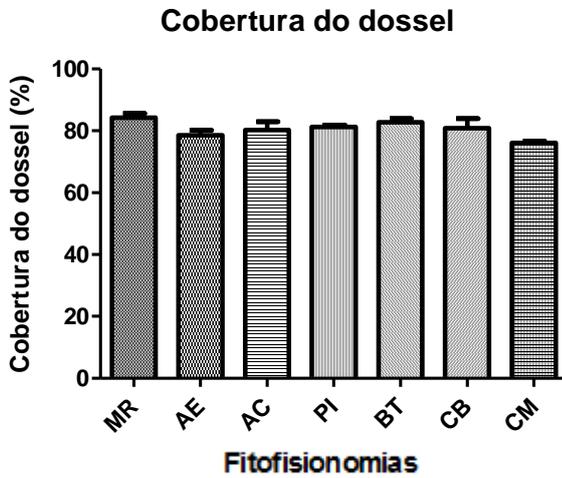
- Athayde Filho, F.P. 2002. Análise da pteridoflora em uma mata de restinga no município de Capão da Canoa, Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Rio Grande do Sul.
- Behar, L. & Viégas, G.M.F. 1992. Pteridophyta da Restinga do Parque Estadual de Setiba, Espírito Santo. Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão, 1: 39-59.
- Behar, L. & Viégas, G.M.F. 1993. Pteridophyta da Restinga de Comboios, Aracruz/Linhares-ES. Pp. 134-143. In: Anais do III Simpósio de Ecossistemas da Costa Brasileira: subsídios a um gerenciamento ambiental, Serra Negra, SP. São Paulo, ACIESP.
- Brach, A. R.; McNaughton, S. J. & Raynal, D. J. 1993. Photosynthetic adaptability of two fern species of a Northern Hardwood Forest. American Fern journal, 83:47-53.
- Bilguer, W.; Schreiber, U. & Bock, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. Oecologia, 102: 425-432.
- Boeger, M.R.T; Letícia, E.C.; Maria, W.P & Labiak, P.H. 2007. Variabilidade fenotípica de *Rumohra adiantiformis* (G. Forst) Ching (Dryopteridaceae). Hoehnea, 34(4): 553-561.
- Dittrich, V.A.O.; Salino, A.; Monteiro R. & Gasper, A.L. 2017. The family Blechnaceae (Polypodiopsida) in Brazil: key to the genera and taxonomic treatment of *Austroblechnum*, *Cranfillia*, *Lomaridium*, *Neoblechnum* and *Telmatoblechnum* for southern and southeastern Brazil. Phytotaxa, 303(1): 001–033.
- Dudley, S.A. 1996. Differing selection on plant physiological traits to environmental water availability: a test of adaptive hypotheses. Evolution, 50:92–102.
- EMBRAPA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1997. Manual de métodos de análises de solo. 2.ed. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura e do Abastecimento. 212p.
- Givnish, T.J. 1988. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. New Phytologist, 106 (suppl.): 131-160.
- Hebant, C. & Lee, D.W. 1984. Ultrastructure basis and development control of blue iridescence in *Sellaginella* leaves. American Journal of Botany, 71: 216–219.
- Henriques, R.P.B.; Araujo, D.S.D. & Hay J.D. 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. Revista Brasileira de Botânica, 9: 173-189.
- Kao, W. & Lin B. 2010. Phototropic leaf movements and photosynthetic performance in an amphibious fern *Marsilea quadrifolia*. Journal of Plant Research, 123:645–653.
- Karst, A.L. & Lechowicz, M.J. 2006. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? New Phytologist, 173 (2):306-312.

- Kluge, M. & Ting, I.P. 1978. Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological adaptation. Berlin, Springer-Verlag.
- Konrad, M.L.F; Silva, J.A.B; Furlani, P.B & Machado, E.C. 2005. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio. *Bragantia*, Campinas, 64 (3) 339-347.
- Labiak, P. H. & Prado, J. 1998. Pteridófitas epífitas da Reserva Volta Velha, Itapoá – Santa Catarina, Brasil. *Boletim do Instituto de Botânica*, 11: 1-79.
- Labiak, P.H. & Prado, J. 2008. New combinations in *Serpocaulon* and a provisional key for the Atlantic Rain Forest species. *American Fern Journal*, 98: 139–159.
- Leakey, A.D.B.; Scholes, J.D. & Press, M.C. 2004. Physiological and ecological significance of sunflecks for dipterocarp seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 56:469–482.
- Martin, C.E.; Lin, T.C.; Hsu, C.C.; Lin, S.H.; Lin, K.C.; Hsia, Y.J. & Chiou, W.L. 2004. Ecophysiology and plant size in a tropical epiphytic fern *Asplenium nidus* in Taiwan. *International Journal of Plant Sciences*, 165: 65– 72.
- Menezes, L.F.T. & Araujo, D.S.D. 2004. Regeneração e riqueza da formação arbustiva de Palmae em uma cronosequência pós-fogo na Restinga de Marambaia, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Acta Botanica brasílica*, 18(4): 771-781.
- Moran, R. 1982. Formulae for determination of chlorophyllous pigments extracted with NN-dimethylformamide. *Plant Physiology*, 69: 1376-1381.
- Nasrulhaq-Boyce, A. & Duckett, J. G.1991. Dimorphic epidermal cell chloroplasts in the mesophyll-less leaves of an extreme shade tropical fern *Teratophyllum rotundifoliatum* (R.Bonap.) Holtt.: a light and electron microscope study. *New Phytologist*, 119: 433–44.
- Oikawa, S.; Hikosaka, K.; Hirose, T.; Shiyomi, M.; Takahashi, S. & Hori, Y. 2004. Cost–benefit relationships in fronds emerging at different times in a deciduous fern *Pteridium aquilinum*. *Canadian Journal of Botany*, 82: 521–527.
- Page C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119 (1-2):1-33.
- Parkhurst, D.F. & Loucks, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, 60: 505-537.
- Puijalón, S. & Bornette, G. 2004. Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient. *New Phytologist*, 163: 651-660.

- Roberts, A.; Borland, A.M.; Maxwell, K. & Griffiths, H. 1998. Ecophysiology of the C-3 CAM intermediate *Clusia minor* L. in Trinidad: seasonal and short-term photosynthetic characteristics of sun and shade leaves. *Journal of Experimental Botany*, 49:1563–1573.
- Rosado, B.H.P. & de Mattos, E.A. 2007. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21 741-752.
- Rosli, N.H.B.M. 2014. Photosynthetic studies on eight filmy ferns (Hymenophyllaceae) from shaded habitats in Malaysia". Dissertação de mestrado apresentada ao Institute of biological sciences faculty of science university of Malaya Kuala Lumpur.
- Russell, A.E.; Raich, J.W. & Vitousek P.M. 1998. The ecology of the climbing fern *Dicranopteris linearis* on windward Mauna Loa, Hawaii. *Journal of Ecology*, 86: 765–779.
- Saldaña, A.; Gianoli, E. & Lusk, C.H. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia*, 145: 252-257.
- Saldaña, A.; Lusk, C.H.; Gonzáles, W.L. & Gianoli, E. 2007. Natural selection on ecophysiological traits of a fern species in a temperate rainforest. *Evolutionary Ecology*, 21: 651-662.
- Santos, M.G. 2007. Riqueza, distribuição e conservação das pteridófitas nas restingas fluminenses, Brasil. Tese de Doutorado, Museu Nacional- UFRJ, RJ.
- Schmidt, G.; Stuntz, S. & Zotz G. 2001 Plant size: an ignored parameter in epiphyte ecophysiology? *Plant Ecology*, 153:65–72.
- Silva, A.A.; Oliveira, J.G.; Cunha, M. & Vitória A.P. 2010. Photosynthetic performance and anatomical adaptations in *Byrsonima sericea* DC. under contrasting light conditions in a remnant of the Atlantic forest. *Brazilian Plant Physiology*, 22(4):245-254.
- Stehmann, J.R.; Forzza, R.C.; Salino, A.; Sobral, M.; Costa, D.P. & Kamino, L.H.Y. 2009. *Plantas da Floresta Atlântica*. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 516 p. ISBN 978-85-60035-05-2
- Sumanta, N.; Haque, C.H.; Nishika, J. & Suprakash, R. 2014. Spectrophotometric analysis of Chlorophylls and Carotenoids from Commonly Grown Fern Species by Using Various Extracting Solvents. *Research Journal of Chemical Sciences*, 4(9): 63-69.
- Tausz, M.; Hietz, P. & Briones, O. 2001. The significance of carotenoids and tocopherols in photoprotection of seven epiphytic fern species of a Mexican cloud forest. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28, 775-783.

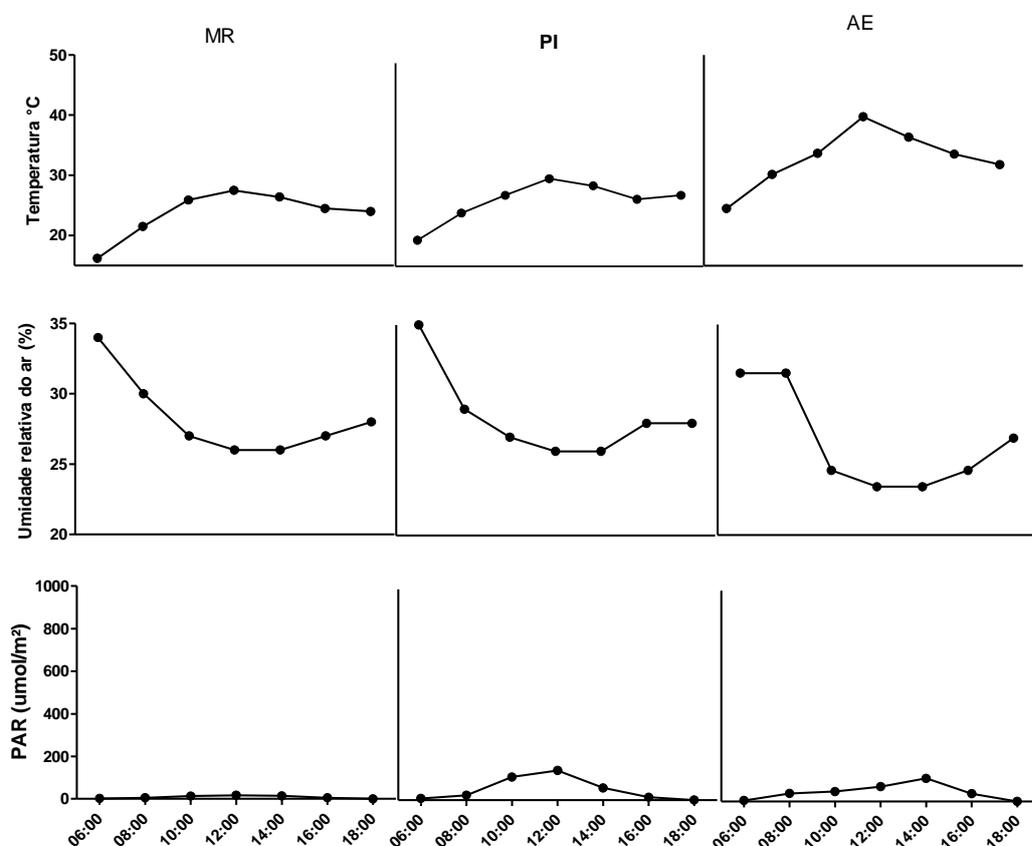
- Testo, W.L. & Watkins J.E. 2012. Influence of plant size on the ecophysiology of the epiphytic fern *Asplenium auritum* (Aspleniaceae) from Costa Rica. *American Journal of Botany*, 99(11): 1840–1846.
- Van Kooten, O. & Snel, J.F.H.1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25: 147-150.
- Witkowski, E.T.F. & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88: 486-493.
- Zotz G. 1997. Photosynthetic capacity increases with plant size. *Botany Acta*, 110: 306–308.
- Zotz, G.; Hietz, P. & Schmidt G. 2001a Small plants, large plants: the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. *Journal of Experimental Botany*, 52: 2051–2056.
- Zotz G., Thomas V., Hartung W. 2001b. Ecophysiological consequences of differences in plant size: abscisic acid relationships in the epiphytic orchid *Dimerandra emarginata*. *Oecologia*, 129: 179–185.

ANEXO I - Gráficos com a cobertura dossel e umidade relativa do solo em formações onde ocorrem as samambaias do presente estudo

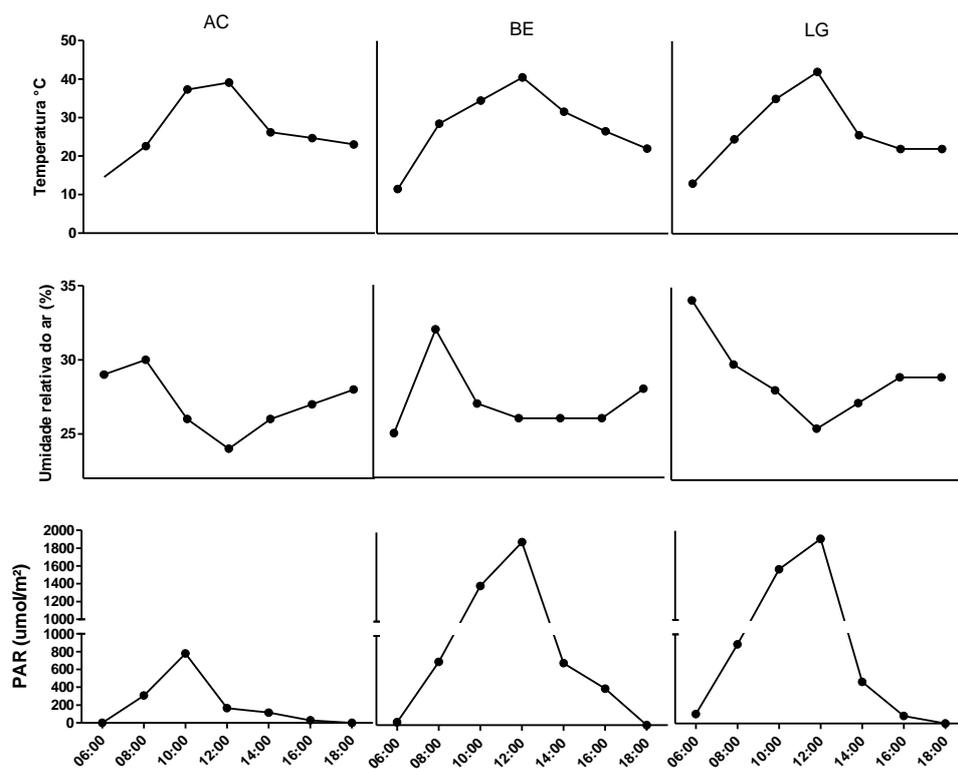


Legenda. Gráficos com a cobertura dossel e umidade relativa do solo em formações onde ocorrem as samambaias do presente estudo. MR= Mata de restinga; BT= Formação brejosa com *Bonnetia stricta strictato*; BE= Brejo assoreado da Mata de Ericácea; LG = lagoa; AE = Arbustiva aberta de Ericácea; AC= Aberta de Clusia; PI= Formação permanentemente inundada; CM= Canal artificial (Macaé-Campos) mata ciliar; CB= Canal artificial brejo. Letras diferentes representam diferença estatística ($P < 0,05$).

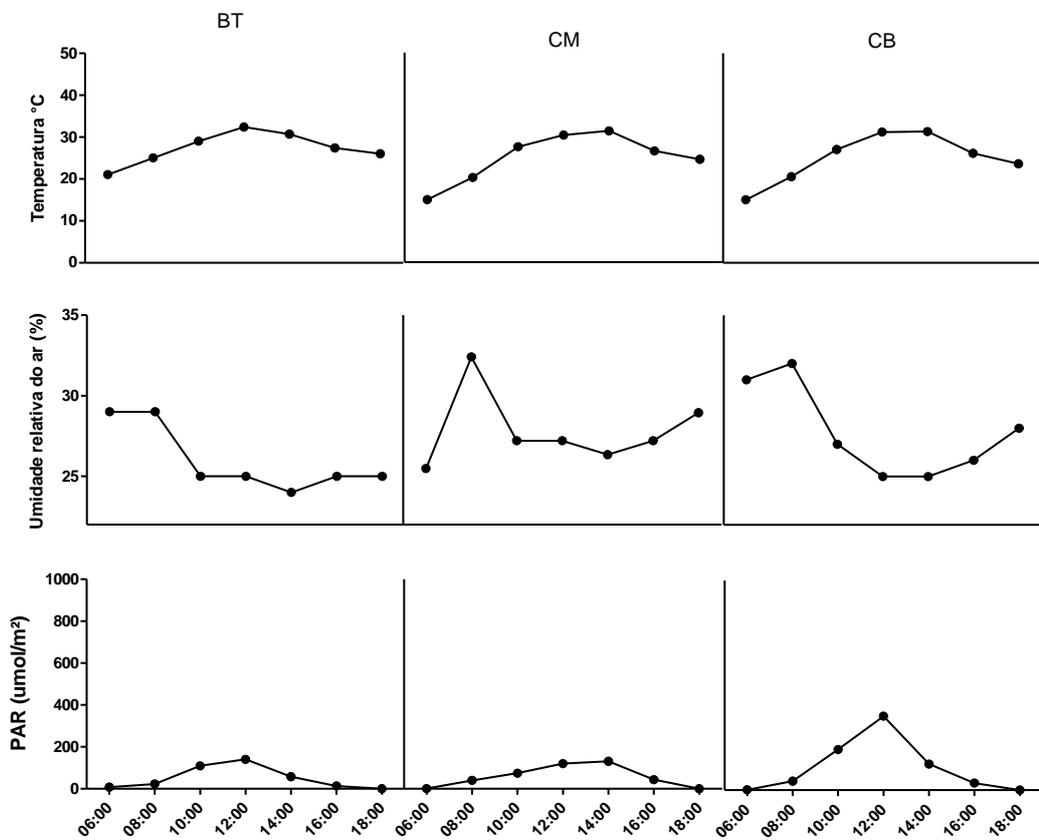
ANEXO II - Gráficos com a curva diária da radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa do ar (%) em formações onde ocorrem onde ocorrem as samambaias do *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba



Legenda. Gráficos com a curva diária da radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa do ar (%) em formações onde ocorrem as samambaias do presente estudo . MR= Mata de restinga; AE = Arbustiva aberta de Ericácea; PI= Formação permanentemente inundada.



Legenda. Gráficos com a curva diária da radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa do ar (%) em formações onde ocorrem as samambaias do presente estudo. BE= Brejo assoreado da Mata de Ericácea; LG = lagoa; AC= Aberta de Clusia.



Legenda. Gráficos com a curva diária da radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e umidade relativa do ar (%) em formações onde ocorrem as samambaias do presente estudo. BT= Formação brejosa com *Bonnetia stricta*; CM= Canal artificial (Macaé-Campos) mata ciliar; CB= Canal artificial brejo.

Capítulo 2

GRADIENTES DE DISPONIBILIDADE HÍDRICA E LUMINOSA NO NICHOS DE OCORRÊNCIA E ECOFISIOLOGIA DE DUAS SAMAMBAIAS TROPICAIS

INTRODUÇÃO

O entendimento que a diversidade vegetal está em expansão ao longo da história ecológico-evolutiva do planeta ainda confronta a biologia contemporânea com questões sobre a identificação de quais caracteres funcionais são determinantes para o estabelecimento dos vegetais no ambiente, seu desempenho funcional, e o respectivo papel da variação e integração fenotípicas (Lavergne *et al.*, 2004; Saldaña, 2007).

As plantas são limitadas pelo ambiente em sua ocorrência, podendo ocupar ou não o espaço variando ainda em densidade de ocorrência e vigor dos indivíduos. (Futuyma & Moreno, 1988; González & Gianoli, 2004). Nos organismos vegetais a distribuição geográfica pode se limitar ou não a uma fitoregião, devido às suas respostas funcionais, atendo-se à uma região restrita por exibirem pequena tolerância à variação ambiental, ou ocupando um amplo espectro de distribuição por serem capazes de lidar com mudanças ambientais abruptas ou graduais (Saldaña *et al.*, 2005; Saldaña *et al.*, 2007; Riano & Briones, 2011; Zhu *et al.*, 2015). Estudar espécies que são potencialmente semelhantes em sua ecologia e taxonomia permite estabelecer relações que exibem os contrastes nas distribuições e abundâncias, sendo a comparação de táxons uma das formas de testar a amplitude de distribuição de nicho, à luz das diferenças filogenéticas ou de história de vida (González & Gianoli, 2004; Saldaña *et al.* 2007).

As samambaias, assim como as plantas na sua generalidade, possuem respostas plásticas as mudanças na disponibilidade de recursos no ambiente (Bradshaw, 1965). Contudo, para o enfoque neste grupo, é preciso lembrar de suas características intrínsecas, como a necessidade de água para a fertilização da oosfera pelos anterozoóides móveis, a presença de dois corpos distintos, sendo o habitat em que o protalo da geração de gametófitica cresce o mesmo do esporófito e a persistência da geração esporófitica (Page, 2002). As taxas de sobrevivência destas duas fases da vida são igualmente importantes para o estabelecimento das espécies de samambaias (Rünk & Zobel, 2007). Mesmo à luz desta informação, a maior parte da pesquisa em ecologia de samambaias têm sido focada na fase esporófitica, em razão da dificuldade de

determinação das espécies no corpo gametofítico. Além disso, devido o esporófito tem sua origem no gametófito. O habitat característico de um esporófito é, inevitavelmente, apropriado para o crescimento do seu gametófito, sendo a distinção entre o nicho fundamental das duas gerações em grande parte desnecessário (Sato & Sakai 1981; Suzuki *et al.*, 2005).

A maioria dos estudos em ecologia de samambaias está concentrada nos efeitos de fatores abióticos nas populações. Alguns autores demonstram como fator edáfico influencia na distribuição de esporófitos de samambaia ou gametófitos (Odland *et al.*, 1990; Tuomisto & Poulsen, 1996; Greer & McCarthy, 1999; Tuomisto *et al.*, 2003; Wild & Gagnon, 2005), enquanto outros como as condições de iluminação e água influenciam no estabelecimento de samambaias (Hill & Silander, 2001; Hietz, 2001; Proctor, 2003; Reudink *et al.*, 2005). Apenas alguns estudos sobre a ecologia comparativa de gametófitos e esporófitos da mesma espécie foram conduzidos até o presente (Sato & Sakai 1981; Odland, 1998; Suzuki *et al.* 2005). Em relação ao estabelecimento de samambaias em gradientes ambientais e suas variações ecofisiológicas encontramos os trabalhos de Karst & Lechowicz (2006), Boerge *et al.*, (2007), Rünk & Zobel (2007), Atala *et al.* (2012), Wong *et al.* (2012) e Paoli & Landi (2013). Todavia a maioria dos estudos que abordam a relação entre variação fenotípica da população e amplitude de distribuição, tanto para angiospermas quanto para samambaias, não incluem a interseção entre a variação em atributos funcionais e o espaço geográfico de distribuição das espécies, nas medições ecofisiológicas *in situ* (González & Gianoli, 2004; Saldaña *et al.*, 2007).

A amplitude cológica das samambaias frente a um gradiente de luz se devem às características funcionais da folha, em especial a massa por unidade de folha e o ajuste fotossintético para a manutenção do saldo positivo de carbono (Saldaña *et al.*, 2005, Riaño & Briones, 2013 e Zhu *et al.*, 2015). A variação ecofisiológica, da distribuição e densidade de ocorrência no espaço de *Blechnum mochaenum* G. Kunkel [*Austroblechnum lechleri* (T. Moore) Gasper & V.A.O. Dittich] à ampla gama de ambientes de luz é devido plasticidade na massa por unidade de folha (MFA) e à aclimatação da respiração em diferentes faixas de luz (Saldaña *et al.*, 2005). Algumas espécies de samambaias distribuídas sob dossel florestal e sem dossel, se diferenciam em características fotossintéticas e na morfologia da folha, incluindo a taxa máxima de transporte de elétrons, ponto de saturação de luz e MFA (Riano & Briones, 2013). As samambaias de ampla distribuição que vivem em ambientes abertos e perturbados

possuem maiores taxas fotossintéticas, eficiência no uso de nutrientes, taxa de expansão foliar mais curtos e alocam mais recursos ao crescimento e reprodução (Zhu *et al.*, 2015). Samambaias especialistas de ambientes florestais possuem menores taxas fotossintéticas, indicando que estas requerem tempo para amortizar o custo de construção das folhas, tendo maior relação tempo x taxa de expansão foliar e um metabolismo mais lento (Karst & Lechowicz, 2006).

A sobrevivência de samambaias em distintos gradientes ambientais possui nas relações entre teores de nitrogênio, assimilação fotossintética e massa por unidade de folha congruência na dinâmica da longevidade foliar como uma das principais estratégias de estabelecimento (Riano & Briones, 2013; Durand & Goldeinstain, 2001; Karst & Lechowicz, 2006). As folhas das samambaias são classificadas em dois tipos: a invernada, na qual a folha consegue durar mais de uma estação e passa por um ciclo anual de variação de temperatura, e a não invernada, na qual senescência foliar acontece antes do fim de uma estação completa. Em espécies de folhas invernadas são encontrados os menores teores N e a menor capacidade fotossintética por área em comparação com folhas de espécies não invernadas (Karst & Lechowicz, 2006). Outro índice relevante é a maior relação C/N em espécies de folhas invernadas em comparação com espécies de samambaia não invernadas, na qual as folhas invernadas alocam mais carbono, que dilui o total de nitrogênio e resulta em relações de C/N diferenciadas (Karst & Lechowicz, 2006). Contudo, estas categorias foram descritas para samambaias de clima temperado, não sendo possível, até o momento, afirmar se estes parâmetros são relevantes para samambaias de climas tropicais.

As restingas são ambientes formados pela deposição de sedimentos arenosos marinhos quaternários, considerada uma das faces do bioma Mata Atlântica e, ocorre ao longo do litoral atlântico (Souza *et al.*, 2008). Para as restingas fluminenses dos tipos fitofisionômicos florestais e herbáceos podem ser caracterizados com base nos padrões de inundação e seca, o que influencia diretamente composição florística dos microhabitats (Araujo, 1998). Neste sentido, Portugal (2019, capítulo1) sugeriu uma classificação em categorias ambientais para as formações da restinga do Parque Nacional de Jurubatiba com base em luminosidade (radiação fotossinteticamente ativa), umidade relativa do ar, conteúdo relativo de água no solo e sombreamento. Nas variadas formações da restinga, as samambaias *Telmatoblechnum serrulatum* Rich. (Perrie) (Blechnaceae) e *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. (Polypodiaceae) possuem síndromes de encurtamento em ambientes de alta intensidade luminosa e síndrome de

alongamento em ambientes sombreados tendo com principais ajustes na folha o MFA, ETR e clorofilas sem alterações nos níveis de F_v/F_m nas categorias ambientais.

A partir destas considerações neste estudo testamos a hipótese que as diferenças interespecíficas no desempenho ecofisiológico frente a disponibilidade de luz e água refletem na extensão e distribuição das espécies *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*. O objetivo é entender se a magnitude de variação fenotípica está relacionada à amplitude distribuição populacional e limites fisiológicos, tendo *S. triseriale* e *T. serrulatum* características ecofisiológicas individuais que sobrepujam fatores edáficos nas formações. Para isto, testamos a interação entre a variação nos atributos fotossintéticos destas espécies com a variação na disponibilidade luminosa e hídrica dos microhabitats das planícies arenosas.

2 METODOLOGIA

2.1 Espécies estudadas

Foram selecionadas duas espécies: *Telmatoblechnum serrulatum* (Figura 1) e *Serpocaulon triseriale* (Figura 2). *S. triseriale* é uma das espécies mais amplamente distribuídas e mais variáveis do gênero *Serpocaulon*, ocorrendo em quase todos os países neotropicais, desde o sul dos EUA até a Argentina. Esta espécie ocorre em diferentes tipos de vegetação como epífitas, rupícolas ou terrestres, desde o nível do mar até altitudes de 1400 m (Labiak & Prado, 2008). *T. serrulatum* ocorre em toda a América tropical, inclusive no sul dos EUA. Esta espécie ocorre em áreas abertas como campos e beiras de estrada, inundados ou não, geralmente em solos pobres em nutrientes, preferencialmente arenosos e em bordas de áreas florestadas. Sua ocorrência tem registros desde o nível do mar até 1200 m de altitude (Dittrich *et al.*, 2017).

No Brasil, ambas as espécies ocorrem em quase todos os estados em uma ampla variedade de fitofisionomias (Labiak & Prado, 2008; Dittrich *et al.*, 2017). Nas restingas do estado do Rio de Janeiro estas espécies possuem ampla distribuição em diferentes formações vegetacionais, como áreas alagadas, secas, com muita luz ou em ambientes sombreados, de intensa ação antrópica ou de excelente estado de conservação, com populações variando de centenas de indivíduos a diminutos

agrupamentos (Santos, 2007). As duas espécies apresentam propagação vegetativa, formando populações clonais. *Serpocaulon triseriale* produz rizomas alongados e *Telmatoblechnum serrulatum* se propaga por rizomas delgados que se estabelecem formando pseudocáudices. Por este motivo, cada folha foi considerada como uma unidade amostral. Foram utilizadas somente folhas estéreis e completamente expandidas para eliminar as diferenças fisiológicas ou morfológicas que poderiam ocorrer devido à presença de estruturas reprodutivas.

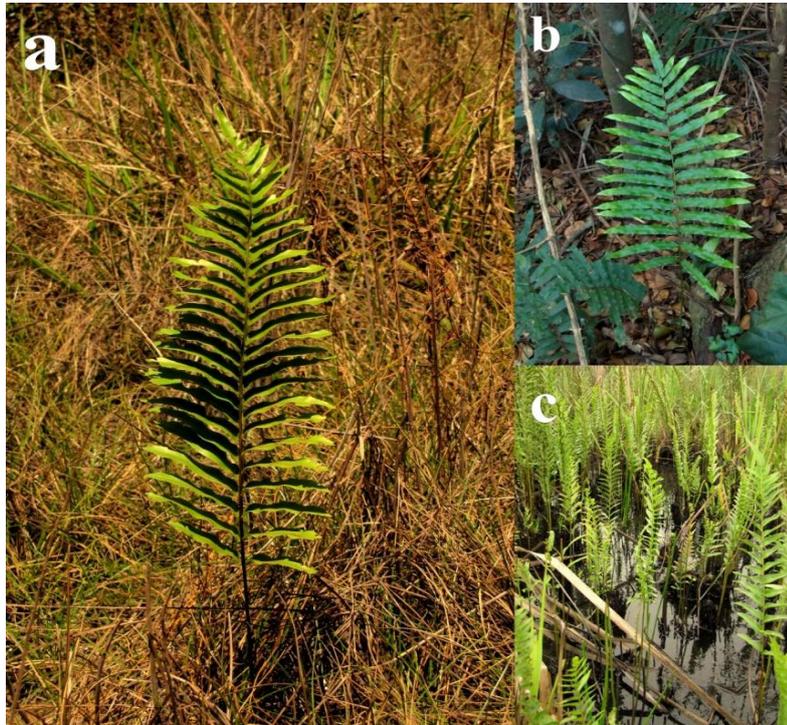


Figura 1. *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen & Brownsey registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. **a.** *T. serrulatum* ocorrendo no brejo seco da mata de Ericácea. **b.** *T. serrulatum* ocorrendo no formação herbácea brejosa com predomínio de *Bonnetia stricta*. **c.** *T. serrulatum* ocorrendo na beira da lagoa de Carapebus.



Figura 2. *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. registrado em algumas formações do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. **a.** *S. triseriale* ocorrendo na Mata de Restinga. **b.** *S. triseriale* ocorrendo na formação Arbustiva aberta de Ericácea. **c.** *S. triseriale* ocorrendo na formação arbustiva aberta de *Clusia*.

2.2 Área de estudo

As formações vegetais estudadas se encontram dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba situado na porção nordeste do estado do Rio de Janeiro, Brasil. A área de estudo é caracterizada por uma acentuada sazonalidade no regime de chuvas, com precipitação mensal mínima de aproximadamente 40 mm no inverno (com extremos de seca entre julho e agosto), e máxima de aproximadamente 190 mm no verão (com picos de chuva entre fevereiro e março), com menor teor de água no solo entre os meses de junho e setembro. A temperatura média anual é de 22,6 °C, com a máxima de 29,7 °C em janeiro e mínima de 20,0 °C em julho (Henriques *et al.*, 1986; Araujo *et al.*, 1998).

Os dados abióticos e o material biológico foram mensurados e/ou coletados no durante a estação chuvosa (março) do ano de 2017 nas seguintes formações: Arbustiva aberta de *Clusia* (AC), Arbustiva aberta de Ericácea (AE), Brejo seco da mata de Ericácea (BE), Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta* (BT) (Quadro 1; Figura 3). Estas formações são detalhadamente descritas por Araujo *et al.* (1998). A classificação das

fito regiões da restinga de Jurubatiba em relação a disponibilidade hídrica e luminosa foi a Portugal (2019, capítulo 1), conforme apresentado na quadro 1.

Quadro 1. Formações vegetais com ocorrência de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil que foram selecionadas para o presente estudo. As siglas apresentadas na linha “Formação” seguem o descrito em Araujo *et al.* (1998) e a descrição das fito regiões em relação às questões abióticas segue a descrição de Portugal (2019, capítulo 1).

Categoria	Ambiente crítico de alta intensidade luminosa (AL)	Ambiente intermediário (AI)	Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo (AM)	Ambiente crítico por questões hídricas (AH)
Formação	Brejo seco da mata de Ericácea	Arbustiva aberta de Ericácea	Herbácea brejosa com <i>Bonnetia stricta</i>	Arbustiva aberta de <i>Clusia</i>
Descrição	Alto PAR, Sem dossel, Baixa umidade do solo e do ar Elevadas temperaturas. Sazonalmente o terreno inunda (podendo ocorrer na estação chuvosa)	Sombreamento com muitos <i>sunflecks</i> . Baixa umidade do solo. Temperatura e umidade relativa do ar em condições intermediárias frente às outras formações na restinga. Transições com outras formações vegetais.	Sombreamento Baixo PAR, Alta umidade do solo Temperaturas amenas.	Ambiente dentro das moitas de <i>Clusia</i> Sombreamento, Baixo PAR Restrição hídrica.
Ocorrência das espécies	<i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	Ambas as espécies	Ambas as espécies	<i>Serpocaulon triseriale</i>



Figura 3. Formações vegetais com ocorrência de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. **a.** Arbustiva aberta de *Clusia*. **b.** Herbácea brejosa com *Bonnetia stricta*. **c.** Arbustiva aberta de Ericácea. **d.** Brejo seco da mata de Ericácea.

2.3 Caracterização das populações e dos fatores abióticos

A comparação do tamanho das populações das duas espécies e a caracterização de suas distribuições no espaço foi realizada através de cinco transectos de 20 m de comprimento, perpendiculares à linha da praia em cada uma das populações (Figura 4). Ao longo dos transectos foram distribuídos quadrados amostrais de 1 m², equidistantes 4 m, totalizando uma área total amostrada de 200 m² em cada formação vegetal. Em cada quadrado foram identificados todos os indivíduos de *Telmatoblechnum serrulatum* e *Serpocaulon triseriale* e mensurados visualmente os percentuais de cobertura vegetal por espécie em 6 classes (1 a 5, 5 a 10, 10 a 25, 25 a 50, 50 a 75 e 75 a 100%). A amostragem individual foi realizada através de um gabarito de madeira subdividido em 0,1 m x 0,1 m, cuja subdivisão representa 1% da área total do quadrado. Os parâmetros calculados foram frequência relativa (%), cobertura relativa (%) e cobertura total (m²). As variáveis ambientais medidas foram: cobertura do dossel (%) (densiômetro de copa, AAKER – modelo A), a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (Photoquantum radiômetro Delta Ohm modelo VHD – 2302.0), temperatura do ar (°C) e umidade relativa do ar (%) (Termohigrômetro Incoterm).

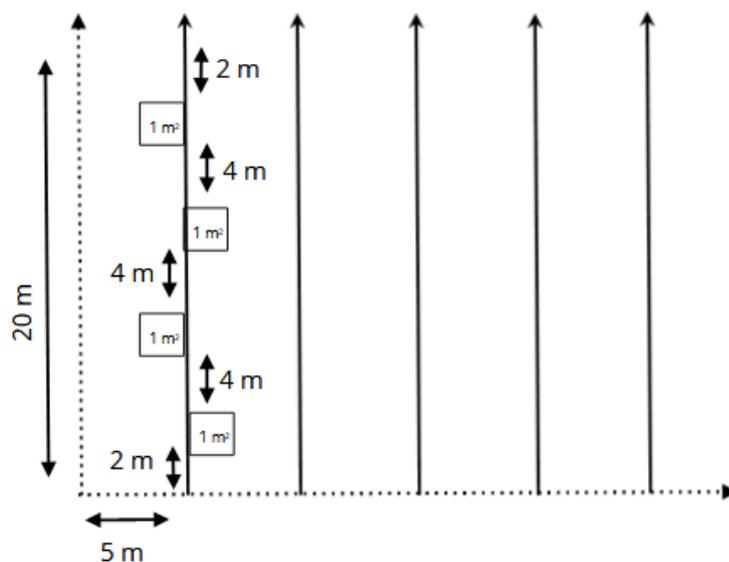


Figura 4 - Desenho amostral dos transectos e alocação dos plots (1 m²) alternadamente.

Em cinco quadrados aleatórios, dentro de cada categoria ambiental, foram realizadas a medição da umidade relativa do solo (%), da altura do maior indivíduo, da densidade do dossel, dos atributos morfológicos foliares das samambaias (espessura foliar, massa por unidade de folha, suculência e densidade foliar), da análise nutricional das folhas (nitrogênio, fósforo e carbono) e dos seguintes parâmetros fotossintéticos: assimilação fotossintética (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s) e carbono interno (ci) e a razão carbono interno por carbono atmosférico (ci/ca).

2.4 Distribuição dos indivíduos nas faixas de variação ambiental

O padrão de distribuição dos indivíduos, para as duas espécies estudadas, ao longo do gradiente ambiental de disponibilidade hídrica e luminosa foi determinada quantitativamente por meio do índice de faixa de distribuição de Levins (B) (Levins, 1968), com posterior padronização do índice (BA) (Hurlbert, 1978; Krebs, 1989). A medida de uniformidade em que a largura do nicho para a espécie é determinada (índice de Levins), foi calculada com a seguinte fórmula:

$$B = -\sum_j p_{ij} \log p_{ij}$$

Onde:

$p_{ij} = N_{ij} / Y_i$ é a proporção de indivíduos por espécie i que esta associado com o estado recurso j ;

N_{ij} é o número de indivíduos de espécies i que esta associado ao estado do recurso j ;

Y_i é o número total de indivíduos da espécies i .

Este índice estima a uniformidade da distribuição de cada espécie entre as diferentes categorias de recursos ambientais, usando a densidade de indivíduos nos parâmetros fitossociológicos.

A padronização (Krebs, 1989) é expressa pela seguinte fórmula:

$$BA = B-1/n-1$$

Onde:

B é o índice de Levins

n é o número de recursos analisados

Os resultados são considerados como de ampla distribuição quando $BA > 0,6$; distribuição moderada quando o valor de BA estiver entre $0,4$ e $0,6$ e estreita distribuição quando $BA < 0,4$, de acordo com Novakowski *et al.* (2008).

2.5 Atributos morfológicos

Amostras foram retiradas de cinco folhas e, de cada folha, foi retirado 1 cm^2 de material vegetal, referente às pinas do terço médio, para medições de atributos foliares. Os fragmentos das pinas foram hidratados com água deionizada em câmara úmida por um período máximo de 24 horas. Após a hidratação, a espessura (em milímetros) foi medida com paquímetro digital ($\pm 0,01 \text{ mm}$). A massa saturada (MT) foi aferida com uma balança eletrônica digital (0,001g) (marca Sartorius, modelo Sartorius Cubis). As pinas hidratadas foram colocadas em estufa a 60°C por 72 horas para obtenção da massa seca (MS), sendo os valores estimados pelas equações propostas por Kluge & Ting (1978) e Witkowski & Lamont (1991).

2.6 Trocas gasosas e parâmetros da assimilação fotossintética

A assimilação fotossintética e os parâmetros relacionados foram mensurados com um analisador de fluxo de gases por infravermelho (Walz, modelo GFS-3000). Especificamente, as variáveis avaliadas foram a concentração interna de carbono (ci) ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (gs) ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração (E) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e assimilação fotossintética (A) ($\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). O ar de entrada na câmara foi calibrado em 380 ppm de CO_2 e o controle de umidade foi ajustado para acompanhar os valores do ambiente. O ponto de saturação luminosa foi obtido através da curva de aumento progressivo à exposição luminosa com auxílio de uma fonte de luz artificial (LED) acoplada a cuveta de análise de gases. A curva de resposta à luz foi obtida com aumento da densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ($PPFD$) de 0 até $1600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ tendo sido utilizados os intervalos 0, 100, 200, 400, 800 e $1600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

A análise o conteúdo de nitrogênio das pinas foi feita com alíquotas, de aproximadamente 1 g da amostra, colocadas em estufa a 60°C por 72 horas para obtenção do peso seco. Após este processo, as amostras foram encaminhadas para o Centro de análises da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro – *Campus* Campos dos Goytacazes, onde foram determinados os conteúdos de carbono, e nitrogênio, pelo método de digestão da matéria orgânica proposto por Bremner (1960).

2.7 Análises estatísticas

Após a verificação da normalidade dos dados, os testes estatísticos utilizados, foram o Kruskal-Wallis com o pós-teste de Dunn ($p < 0,05$), para dados não paramétricos, e o teste de comparação múltipla Anova com pós-teste de Turkey ($p < 0,05$), para os paramétricos. Para comparação das curvas de resposta à luz foi utilizado o Anova two-way com pós-teste de Bonferroni. Foi realizada análise de regressão linear simples e o teste de correlação de Pearson ($p < 0,05$ e r^2) para testar a significância e a força da associação entre os dados Nitrogênio e assimilação fotossintética e Nitrogênio e Massa por unidade de folha. Ambos os testes, assim como a produção dos gráficos, foi utilizado o programa Graphpad Prisma v.5.

3 RESULTADOS

3.1 Distribuição de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no gradiente ambiental

Os valores de coberturas totais, frequências e coberturas relativas para *T. serrulatum* foram maiores em áreas de alta intensidade luminosa, com baixa umidade do solo e sem dossel (Tabela 1) (Anexo 1 - Figura 13), sendo para estes atributos fitossociológicos a seguinte graduação entre as categorias de ambientais: AL>AM>AI. De outro modo, *S. triseriale* exibiu as maiores frequências em áreas com restrição hídrica e alto sombreamento (AH) (Anexo 1 - Figura 14). Apesar disso, as coberturas

totais e relativas para esta espécie foram maiores em áreas de maior sombreamento e umidade do solo (AM).

Nas áreas em que *T. serrulatum* e *S. triseriale* coexistem (AM e AI) foram observadas as diferenças na distribuição e nos valores abióticos nos pontos onde se encontrava cada espécime. No ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo (AM), *S. triseriale* foi encontrado em pontos de maior umidade do solo e menor densidade dossel, enquanto *T. serrulatum* em pontos de maior densidade do dossel e menor umidade relativa solo. Nesta formação *S. triseriale* teve maior frequência nas bordas enquanto *T. serrulatum* manteve sua frequência por toda a formação. Vale salientar que esta foi à única formação em que estas espécies coexistiram na mesma touceira (Anexo 1 - Figura 15). Na área intermediária (AI) foi encontrado o inverso de AM. *S. triseriale* encontrava em locais de maior densidade do dossel e umidade solo menor ($p > 0,05$) em relação a *T. serrulatum* que estava em locais de menor dossel e maior umidade do solo. Outra diferença observada na disposição das espécies nesta formação consiste em que *T. serrulatum* foi encontrado somente às margens enquanto *S. triseriale* no interior, não coexistindo em nenhuma touceira (Anexo 1 - Figura 16).

Tabela 1. Valores de densidade do dossel (%), conteúdo relativo de água no solo do solo (%), frequência relativa (%), cobertura relativa (%), cobertura total (%) e valores das médias da amplitude de nicho ou índice de Levin padronizado (BA) para utilização do recurso de luz e utilização do recurso umidade do solo e altura (cm) em alguns sítios de ocorrência de *Serpocaulon triseriale* (St) e *Telmatoblechnum serrulatum* (Ts) no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AH - Ambiente crítico por questões hídricas. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AL Ambiente crítico de alta intensidade luminosa. Valores em negrito indicam que houve diferença estatística ($p < 0,05$) teste t entre as espécies dentro da mesma formação.

Parâmetros	AH	AM		AI		AL
	St	St	Ts	St	Ts	Ts
Parâmetros abióticos						
Densidade do dossel (%)	83,15	73,95	83,40	85,50	75,95	0
Conteúdo relativo de água no solo (%)	16,85	87,15	80,41	9,00	33,24	30,39
Parâmetros populacionais						
Frequência relativa (%)	45	27	64	23	14	82
Cobertura relativa (%)	19,00	26,50	64,20	7	26,25	85,25
Cobertura total (m ²)	41,4	55,6	134,8	14,3	55,1	180
Altura máxima (cm)	50	140	198	85	146	50
Índice de Levins						
Utilização do recurso de luz (BA)	0,7	0,6	0,3	0,3	0,8	0,9
Utilização do recurso umidade do solo (BA)	0,9	0,5	0,6	0,9	0,7	0,9

Os valores dos índices padronizado de Levin (BA) (Tabela 1) para as espécies tiveram valores discrepantes. *S. triseriale* teve o alto valor de distribuição para o recurso umidade no ambiente com baixa umidade do solo (AH) e obteve distribuição estreita quando os valores de umidade se mostraram mais altos. *T. serrulatum* obteve ampla distribuição na utilização de recurso umidade em locais onde a umidade do solo foi menor.

Para os valores de utilização do recurso luz, *S. triseriale* apresentou ampla distribuição em áreas com maior sombreamento, nas áreas AH e AM, e estreita distribuição nos ambientes intermediários. Ao contrário, *T. serrulatum* apresentou valores elevados de utilização do recurso luz em áreas sem dossel ou com muito *sunflecks*, AL e AI, e estreita distribuição ambientes muito sombreados.

A altura máxima das samambaias (Tabela 1) mostrou diferenças entre os gradientes de luz e umidade para ambas as espécies. *T. Serrulatum*, no ambiente de maior sombreamento e umidade do solo (AM), apresentou maiores valores de altura, e nos ambientes de alta luminosidade, plantas com menor altura, tendo o seguinte resultado de altura máxima entre as categorias ambientais: AM>AI>AL. Para *S. triseriale* foi observado o mesmo padrão de *T. serrulatum*, com maiores alturas em ambientes de maior sombreamento e umidade do solo (AM). Os ambientes com restrição hídrica (AH) apresentaram plantas com menor altura potencial, tendo o seguinte resultado para altura potencial nas categorias: AM>AI>AH.

3.2 Variação dos atributos foliares em *Serpocaulon triseriale* nos gradientes de disponibilidade hídrica e luminosa

No ambiente intermediário foi encontrada maior suculência, ou seja, maiores teores de água na folha nesta categoria ambiental (Tabela 2). Neste ambiente há também maior déficit de vapor de pressão (VPD) e, por conseguinte maior transpiração (*E*). Apesar de existir nos ambientes variações na questão de *E* e VPD, a condutância estomática máxima (*gs*) apresentou variação somente nas áreas de maior umidade solo e sombreamento (Figura 5).

Os espécimes que estavam no ambiente de maior sombreamento e umidade do solo foram obtiveram menor transpiração (E) e razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca). Além disso, foi encontrado menores concentração de nitrogênio foliar e a menor assimilação a fotossintética máxima (A_{max}) (Figura 5; Tabela 2). Para *S. triseriale* existe variação no rendimento fotossintético entre os gradientes ambientais, sendo maior nos ambientes de restrição hídrica e menor nos ambientes de maior umidade do solo.

No ambiente de restrição hídrica e alto sombreamento, foi encontrado maiores valores das razões de assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), e razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) (Figura 5; Tabela 2). Além do maior rendimento fotossintético nesta formação, os maiores valores de A/N e explicita estratégia de vida para de folhas não invernadas.

Tabela 2. Valores de conteúdo de carbono, conteúdo de nitrogênio, razão carbono /nitrogênio, conteúdo de fósforo, espessura, suculência, massa por unidade de folha (MFA), densidade, assimilação fotossintética máxima (A_{max}), razão entre assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), razão entre assimilação fotossintética máxima, déficit de vapor de pressão máximo (VPD), transpiração máxima (E) e condutância estomática máxima (gs), concentração interna de carbono (ci), razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) em folhas *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AH - Ambiente crítico por questões hídricas. As letras indicam os valores que diferem significativamente ($p < 0,05$).

Parâmetro	AM	AI	AH
Nutrientes foliares			
Carbono (g/kg)	405,1 ± 14 a	399,8 ± 19,7a	399,4 ± 12 a
Nitrogênio (g/kg)	17,7 ± 1,7 b	23,2 ± 2,8 a	16,1 ± 3,1 b
Razão C/N (g/kg)	23,1 ± 2,7 b	17,6 ± 3,2 a	25,3 ± 4,4 b
Parâmetros morfofuncionais			
Espessura (mm)	1,8. 10 ⁻¹ ± 4,0. 10 ⁻² a	2,1. 10 ⁻¹ ± 4,0. 10 ⁻² a	1,5. 10 ⁻¹ ± 4,0. 10 ⁻² a
Suculência (g/cm ²)	1,6. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ ab	2,0. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ a	1,5. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ b
MFA (g/cm ²)	4,9. 10 ⁻³ ± 9,0. 10 ⁻⁴ a	5,1. 10 ⁻³ ± 8,0. 10 ⁻⁴ a	5,0. 10 ⁻³ ± 1,0. 10 ⁻⁴ a
Densidade (g/cm ³)	2,8. 10 ⁻¹ ± 3,0. 10 ⁻² a	2,5. 10 ⁻¹ ± 8,0. 10 ⁻² a	3,2. 10 ⁻¹ ± 6,0. 10 ⁻² a
Parâmetros fotossintéticos			
A_{max} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	3,7 ± 0,7 b	4,1 ± 1,7 ab	5,5 ± 0,6 a
A/N (μmol m ⁻² s ⁻¹ / g/Kg)	0,21 ± 0,04 b	0,18 ± 0,09 b	0,34 ± 0,04 a
E_{max} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	0,56 ± 0,2 a	0,86 ± 0,4 b	0,81 ± 0,2 b
gs_{max} (mmol m ⁻² s ⁻¹)	3,1 ± 1,2 a	3,7 ± 1,3 a	3,9 ± 0,9 a
ci/ca (ppm)	0,0058 ± 0,001a	0,0110 ± 0,004b	0,0130 ± 0,01c

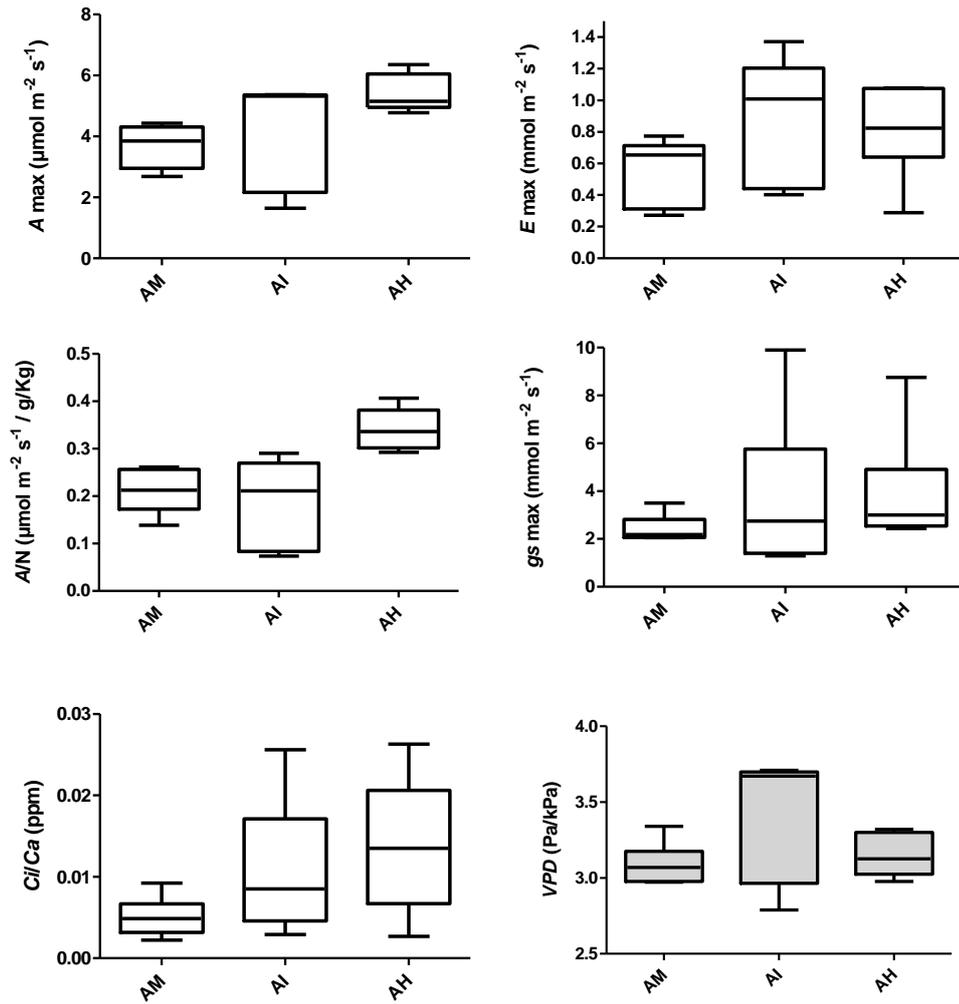


Figura 5. Valores assimilação fotossintética máxima (A_{\max}), razão ente assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), razão da concentração interna de carbono (c_i) pela concentração de carbono atmosférico (c_i/c_a), déficit pressão de vapor (VPD), transpiração (E) e condutância estomática máxima (g_s) de *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AH - Ambiente crítico por questões hídricas

Para transpiração, os padrões das curvas de resposta a luz foram semelhante nos ambientes de alto sombreamento e umidade do solo (AM) e nos ambientes intermediários (AI), com valores tendo declínio até $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{PPFD}$, e então, sobem abruptamente até atingirem os valores máximos (Figura 6). Contudo, o ambiente de restrição hídrica (AH), além de possuir os valores mais baixos de transpiração, há pouca variação na curva de transpiração em resposta a luz.

A condutância estomática (g_s) em *S. triseriale* obteve padrões distintos. Nos valores de condutância estomática (g_s) há um padrão de aumento e declínio em resposta à curva a luz, sendo no ambiente com disponibilidade de água no solo (AM) o aumento

(gs) ocorre até $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ *PPFD*, enquanto no ambiente de restrição hídrica e alto sombreamento (AH) este ocorre até $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ *PPFD*, tendo nos ambientes de maior umidade respostas mais lentas de fechamento estomático (Figura 6). No ambiente intermediário, além de possuir os valores mais baixos, a curva aumenta com pouca variação até atingir os valores culminantes.

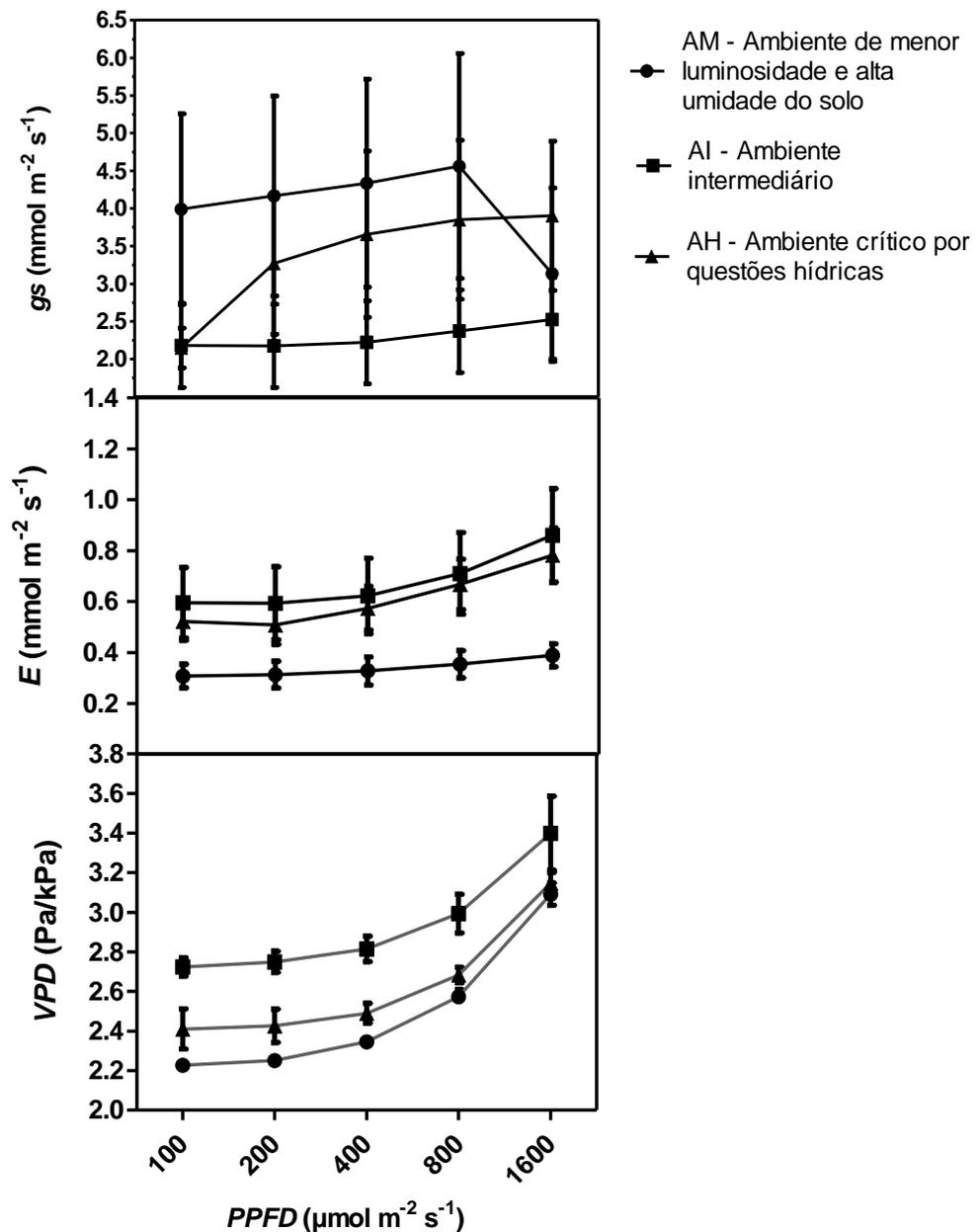


Figura 6. Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 $\mu\text{mol PPFD}$) e seus correspondentes para condutância estomática (*gs*), transpiração (*E*) e déficit de vapor de pressão (*VPD*) em *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AH - Ambiente crítico por questões hídricas.

A razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) em AM apresentou queda nos valores de carbono interno até 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $PPFD$ e logo após com aumento de luz acrescimento deste parâmetro. No ambiente intermediário, estes parâmetros obtiveram aumento nos valores até 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $PPFD$, seguida de pequena queda até 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $PPFD$, onde há aumento de valor até atingir os valores máximos. Nos ambientes de restrição hídrica houve franco aumento até os valores de 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $PPFD$ e logo após uma queda abrupta destes (Figura 6).

Para assimilação fotossintética (A) os padrões das curvas de resposta à luz foram semelhantes para todos os três ambientes analisados (Figura 7), aumentando rapidamente a partir de 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $PPFD$, então subindo lentamente até atingir seus valores máximos.

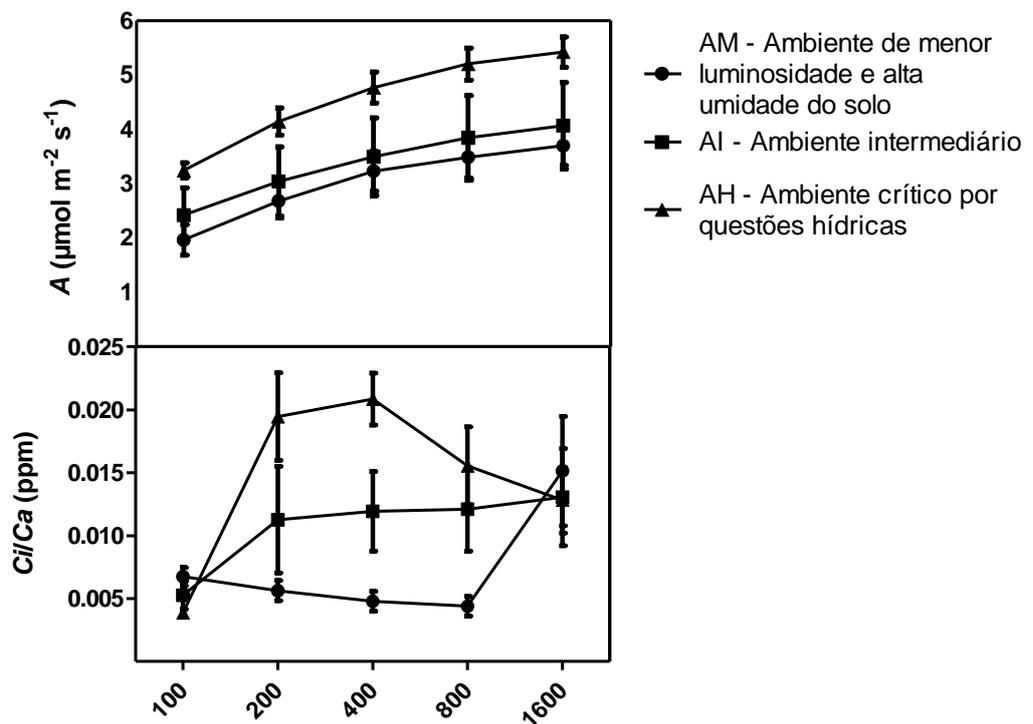


Figura 7. Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 $\mu\text{mol PPFD}$) e seus correspondentes para assimilação fotossintética (A), concentração interna de carbono (ci) razão da concentração interna de carbono (ci) pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) em *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AH - Ambiente crítico por questões hídricas.

O nitrogênio se relacionou positivamente com a assimilação fotossintética nos diferentes gradientes de umidade AM e AH ($r^2= 0,2$ e $0,35$, respectivamente), resultado antagônico ao encontrado no ambiente intermediário AI ($r^2= 0,5$) (Figura 8). Os ganhos de massa por unidade de folha mantiveram relação positiva com o nitrogênio somente em AH ($r^2= 0,31$), tendo nas outras categorias ambientais AM e AI um balanço negativo para este parâmetro ($r^2= 0,7$ e $0,3$ respectivamente) (Figura 8).

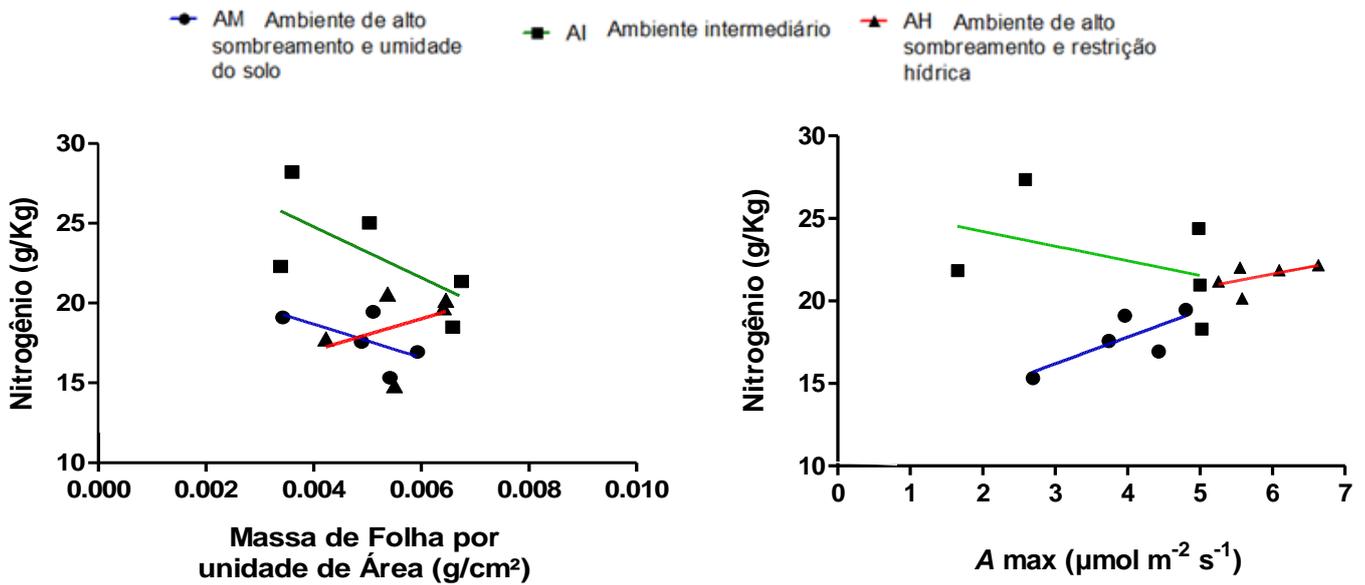


Figura 8. Análise da correlação do teor de nitrogênio em contraste com a massa por unidade de folha (MFA) e assimilação fotossintética máxima (A_{max}) para *Serpocaulon triseriale* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambiente intermediário. AH - Ambiente de baixa luminosidade e disponibilidade hídrica.

3.3 Variação dos atributos foliares em *Telmatoblechnum serrulatum* nos gradientes de disponibilidade hídrica e luminosa

Os atributos foliares de suculência e massa por unidade de folha (MFA) apresentaram os maiores valores na categoria ambiental de restrição hídrica e alta luminosidade (AL), assim como as maiores proporções na razão da assimilação fotossintética por nitrogênio (A/N). Para os espécimes ocorrentes no ambiente intermediário foi encontrado para todos os parâmetros medidos valores um pouco

abaixo dos valores máximos, contudo sem marcar diferença estatística ($p < 0,05$), excluindo a razão A/N que apresentou valores intermediários entre as categorias ambientais secas e úmidas (Tabela 3; Figura 9).

Para a categoria ambiental de alto sombreamento e umidade do solo (AM), os único parâmetro que foi maior em relação às outras categorias ambientais foi a razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca), o que refletiu em maiores densidades foliares ($p < 0,05$). Apesar de ter maior ganho em carbono em AM é observado maiores valores de assimilação fotossintética (A_{max} e A/N) (Figura 9), seguido de maiores taxas de transpiração (E) e abertura estomática (gs) devido a maior déficit de vapor de pressão máximo (VPD) em folhas de *T. serrulatum* na categoria ambiental intermediária e de alta luminosidade (Tabela 3; Figura 9).

Tabela 3. Valores de conteúdo de carbono, conteúdo de nitrogênio, razão carbono/nitrogênio, conteúdo de fósforo, espessura, suculência, massa por unidade de folha (MFA), densidade, assimilação fotossintética máxima (A_{max}), razão ente assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), transpiração (E) e condutância estomática máxima (gs), razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) em folhas de *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AL - Ambiente crítico de alta intensidade luminosa. As letras indicam os valores que diferem significativamente ($p < 0,05$).

Parâmetro	AM	AI	AL
Nutrientes foliares			
Carbono (g/kg)	424,3 ± 7 a	421,9 ± 6,2 a	419 ± 6,1 a
Nitrogênio (g/kg)	14,13 ± 1 a	14,5 ± 1,6 a	13,7 ± 0,8 a
Razão C/N (g/kg)	30,1 ± 2,5 a	27,4 ± 1,9 a	30,6 ± 1,8 a
Parâmetros morfofuncionais			
Espessura (mm)	1,1. 10 ⁻¹ ± 4,0. 10 ⁻² a	1,6. 10 ⁻¹ ± 5,0. 10 ⁻² a	1,8 10 ⁻¹ ± 4,0. 10 ⁻² a
Suculência (g/cm ²)	1,8. 10 ⁻² ± 6,0. 10 ⁻³ b	1,5. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ b	2,7. 10 ⁻² ± 5,0. 10 ⁻³ a
MFA (g/cm ²)	7,0. 10 ⁻³ ± 6.10 ⁻³ b	0,006 ± 8.10 ⁻³ b	1,0. 10 ⁻² ± 1,0. 10 ⁻³ a
Densidade (g/cm ³)	6,6. 10 ⁻¹ ± 8,0. 10 ⁻¹ a	3,8. 10 ⁻¹ ± 1,2. 10 ⁻¹ b	5,8. 10 ⁻¹ ± 1,8. 10 ⁻¹ b
Parâmetros fotossintéticos			
A_{max} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	1,4 ± 0,15 a	3,6 ± 0,29 b	4 ± 0,85 b
gs_{max} (mmol m ⁻² s ⁻¹)	1,6 ± 0,4 a	3,1 ± 0,7 b	3,4 ± 1,1 b
E_{max} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	0,38 ± 0,09 a	1,17 ± 0,2 b	1,14 ± 0,3 b
A/N (μmol m ⁻² s ⁻¹ / g/Kg)	0,13 ± 0,009 a	0,23 ± 0,03 b	0,31 ± 0,04 c
ci/ca (ppm)	0,0082 ± 0,0024 a	0,0051 ± 0,001 b	0,0054 ± 0,001b

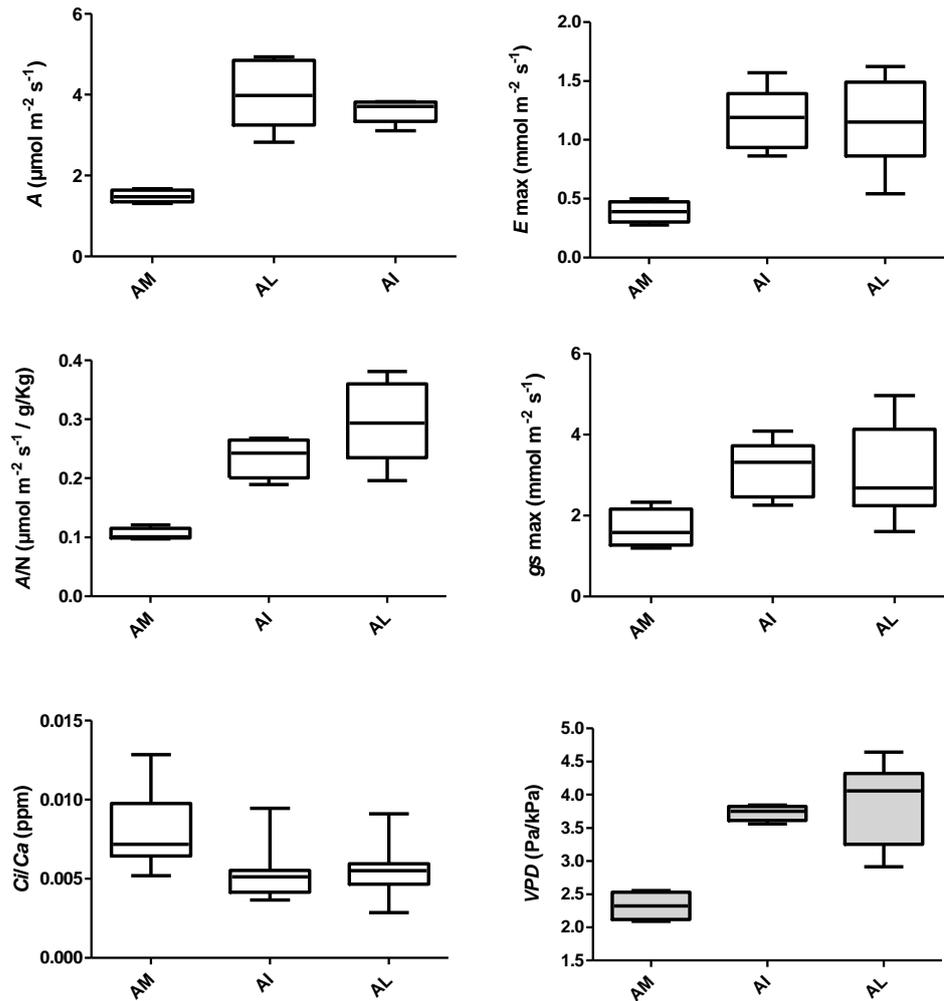


Figura 9. Valores assimilação fotossintética máxima ($A \text{ max}$), razão ente assimilação fotossintética máxima e nitrogênio foliar (A/N), razão ente assimilação fotossintética máxima e fósforo foliar (A/F), razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca), condutância estomática máxima (gs), déficit de vapor de pressão máximo (VPD) e transpiração (E) de *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AL - Ambiente crítico de alta intensidade luminosa.

A curva da condutância estomática (Figura 10) foi o parâmetro que mais teve distinção em relação às categorias ambientais. Em AI houve um leve aumento na condutância conforme aumento do $PPFD$, até se obter um leve declínio em $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} PPFD$, enquanto que para as categorias ambientais AH e AM os valores de condutância estomática aumentaram conforme incremento de luz. Já o déficit de vapor de pressão (VPD) e transpiração (E) respondem positivamente em todas as categorias ambientais conforme o aumento de luz, sendo o ambiente mais dessecante e com os

espécimes obtendo maiores taxas de transpiração nas curvas de resposta a luz o ambiente intermediário (AI). O ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo apesar de não apresentar a menor taxa de VPD apresenta as menores valores e oscilação de condutância estomática (g_s) e transpiração (E).

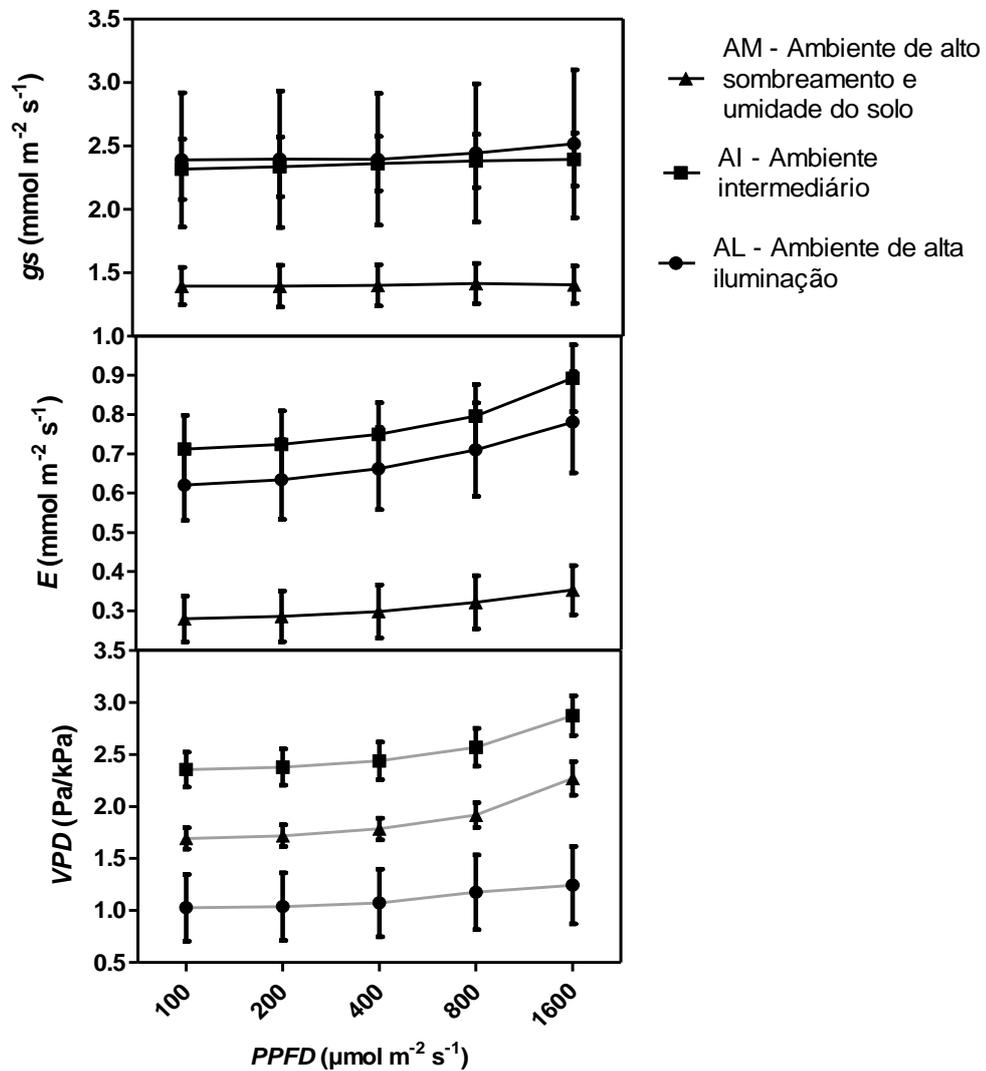


Figura 10. Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 μmol) e seus correspondentes para transpiração (E), condutância estomática (g_s) e déficit de vapor de pressão (VPD) de *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AL - Ambiente crítico de alta intensidade luminosa.

A razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (c_i/c_a) foi observado que com o aumento gradual do PPFD houve diminuição dos valores das curvas. No ambiente de maior sombreamento e umidade do

solo foi encontrado sempre menores valores das curvas de resposta a luz para (*ci*) e (*ci/ca*), enquanto no ambiente de maior taxa luminosa foi encontrado os maiores valores para estes parâmetros (Figura 11). A assimilação fotossintética (*A*) respondeu de forma positiva ao aumento de luz e, assim como o parâmetro (*ci/ca*), os maiores valores na curva foram encontrados no ambiente de maior luminosidade e os menores no ambiente de menor luminosidade (Figura 11).

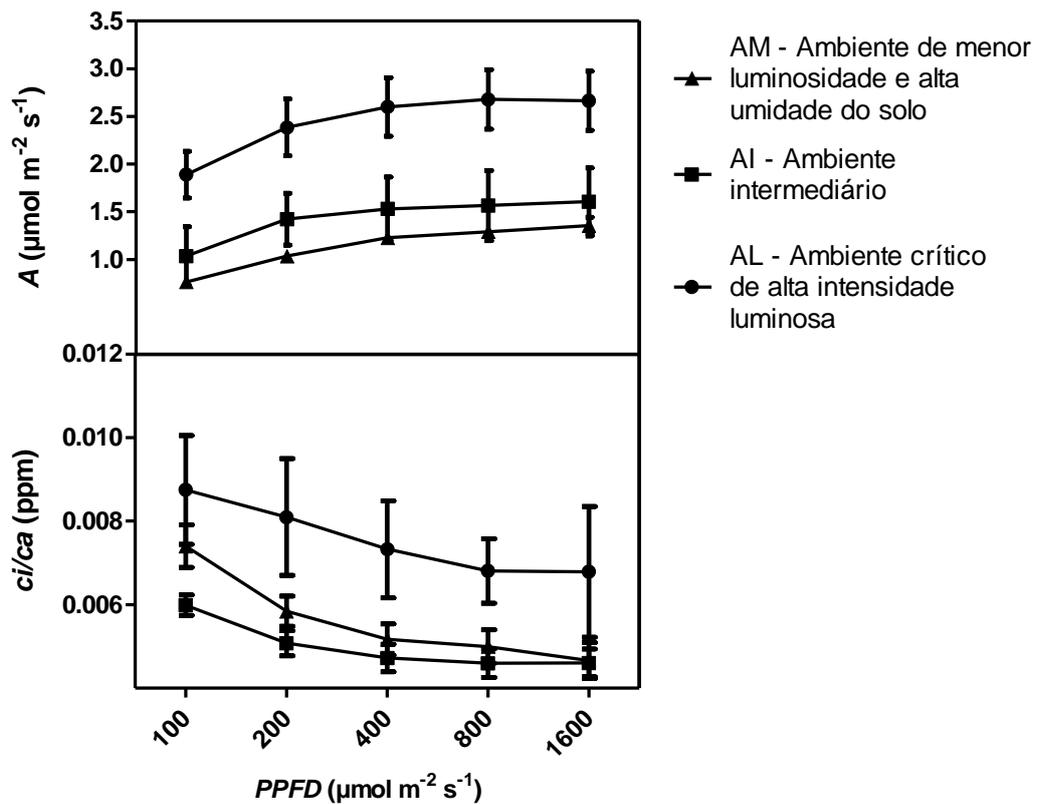


Figura 11. Curvas de saturação luminosa (100, 200, 400, 800, 1600 $\mu\text{mol PPFD}$) e seus correspondentes para assimilação fotossintética (*A*), razão da concentração interna de carbono (*ci*) pela concentração de carbono atmosférico (*ci/ca*) em de *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AL - Ambiente crítico de alta intensidade luminosa.

A correlação do nitrogênio com os parâmetros massa por unidade de folha (MFA) e a assimilação fotossintética máxima (*A* max) apresentaram comportamentos antagônicos. No ambiente de alto sombreamento e umidade do solo (AM) foi detectado que quanto maior o investimento de massa por unidade de folha menor será o teor de

nitrogênio ($r^2= 0,4$) ($p < 0,05$) (Figura 12), sendo distinto no ambiente intermediário (AI) e o de alta luminosidade (AL) que apresenta o inverso desta proporção ($r^2= 0,5$ e $0,3$ respectivamente) (Figura 12). Em relação a correlação de assimilação fotossintética máxima (A_{max}) e nitrogênio foliar no ambiente de alto sombreamento e umidade do solo (AM) foi encontrado que quanto maior a concentração de nitrogênio maior será a assimilação fotossintética ($r^2= 0,3$), sendo que no ambiente intermediário (AI) e o de alta luminosidade (AL) a fotossíntese não se relaciona positivamente com o teor de nitrogênio ($r^2= 0,2$ e $0,2$ respectivamente).

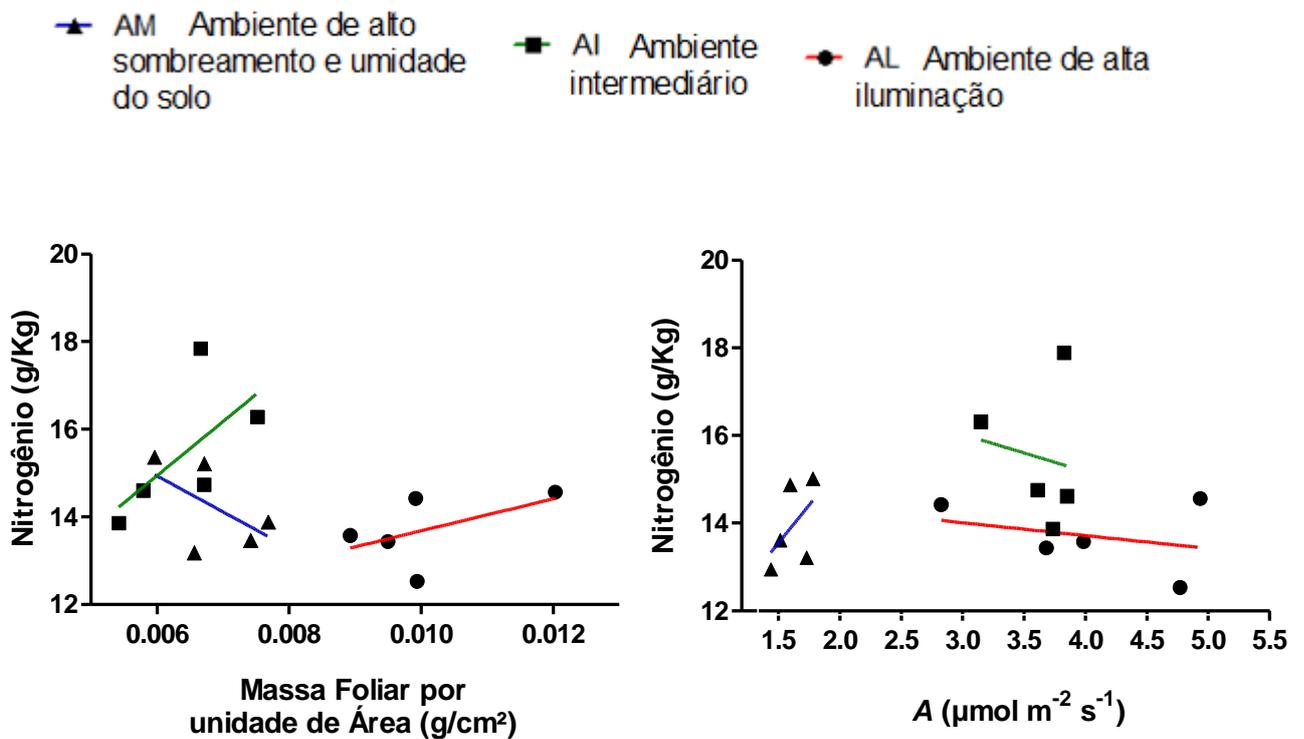


Figura 12. Análise da correlação do teor de nitrogênio em contraste com a massa por unidade de folha (MFA) e assimilação fotossintética máxima (A_{max}) de *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. AM - Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo. AI - Ambientes intermediários. AL - Ambiente crítico de alta intensidade luminosa.

3.4 Comparações interespecíficas na amplitude de distribuição de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*

As respostas ecofisiológicas de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* mostram que há diferenças interespecíficas nas formas de utilização dos recursos luz e água. Foi observado o estabelecimento em categorias ambientais específicas para *S. triseriale* e *T. serrulatum*, sendo de extrema restrição hídrica (AH) para *S. triseriale* (Anexo 1-Figura 14) e de alta iluminação (AL) para *T. serrulatum* (Anexo 1- Figura 5). Somente nas áreas de sombreamento e alta disponibilidade de água no solo (AM) e a área intermediária foi encontrada ambas as espécies (Anexo 1-Figura 15 e 16). A coexistência dentro do habitat foi delimitada por condições abióticas específicas dentro do micro-habitat (Tabela 2), o que limita a coexistência das duas espécies na mesma toceira ao longo das formações.

Em *S. triseriale* a área sombreada e de maior umidade do solo (AM) possui indivíduos com maiores alturas, cobertura relativa e cobertura total (Tabela 1). Contudo, estes parâmetros não se correlacionam com maiores potências de assimilação fotossintética, além da correlação negativa de com de A com MFA (Figura 8). Em *T. serrulatum* as menores alturas ocorreram junto do maior cobertura relativa e cobertura total (tabela 1) e maior assimilação fotossintética (Figura 5) na área de alta iluminação (AL).

Nossos resultados indicam que as relações fisiológicas de folhas invernadas de *S. triseriale* e *T. serrulatum* ocorrem no ambiente úmido e sombreado (AM) e possuem correlação positiva de A/N (Figura 5 e 9) e negativa com MFA/N (Figura 5 e 9) e suculência (Tabela 2 e 3) e podem indicar uma maior taxa de longevidade foliar. Em *T. serrulatum* ocorrem nas categoria AL e AI e há correlação negativa de A/N e positiva com MFA/N (figura 12), além de maiores valores de suculência (Tabela 3). Já para *S. triseriale* e foi detectado correlação positiva de A/N e positiva com MFA/N (Figura 8) no Ambiente crítico por questões hídricas (AH). Para *S. triseriale* no ambiente intermediário é observado correlação negativa entre A e MFA e entre A/N e negativa com MFA/N e alta suculência com plantas de de menor tamanho (Tabela 2), indicando menor taxa de longevidade e produção foliar com folhas não invernadas. Além disso, em *T. serrulatum* e *S. triseriale* há congruência para as populações referente à capacidade fotossintética (Tabela 2 e 3; Figuras 7 e 11).

Para as duas espécies na área de maior sombreamento e alta disponibilidade de água no solo foi observado baixo déficit de vapor de pressão (VPD), seguido sempre de menor taxa total de condutância estomática e transpiração frente as outras categorias ambientais (Tabela 2 e 3; Figuras 7 e 11). Contudo, em relação à curva de resposta a luz para condutância estomática em *S. triseriale* (Figura 6), apresenta comportamento diferente em relação à *T. serrulatum* (Figura 10), tendo maior (g_s) com aumento de *PPFD*.

Uma diferença marcante entre as espécies é que apesar de *T. serrulatum* e *S. triseriale* apresentarem baixa condutância estomática e transpiração em AM, foi detectado diferenças na aquisição de carbono, tendo a maior razão da concentração interna de carbono pela concentração de carbono atmosférico (ci/ca) e para *T. serrulatum* entre as categorias ambientais e para *S. triseriale* a menor razão ci/ca entre as categorias ambientais (Tabela 2 e 3; Figuras 7 e 11).

Nos ambientes com maior déficit de vapor de pressão foi observado para as espécies maior condutância estomática e transpiração (Tabela 2 e 3; Figura 7 e 11). Para *S. triseriale* e *T. serrulatum* o maior VPD foi na área intermediária e ambas as espécies neste ambiente apresentam altas perdas de água pela transpiração. Contudo, nesta categoria ambiental foi detectada menor condutância estomática com altos valores de ci/ca para *S. triseriale* e alta condutância estomática com baixos valores de ci/ca para *T. serrulatum* (Tabela 2 e 3; Figuras 7 e 11).

Além disso, foi observado que nos ambientes mais secos *S. triseriale* (AI e AH) apresentou maiores valores de ci/ca com as maiores taxas e assimilação fotossintética (Tabela 2), com ampla distribuição do recurso umidade e menores coberturas totais (Tabela 1) em relação a AM. *T. serrulatum* apresentou menores valores de ci/ca nos ambientes mais secos (AI e AL), com as maiores taxas e assimilação fotossintética.

4 DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A amplitude no uso de luz e água (Tabela 2) e a caracterização de suas distribuições no espaço (Anexo 1- Figuras 14, 15 e 16) para *S. triseriale* mostrou restrição à locais sombreados e com menor umidade do solo nas formações vegetais e pode ser considerada uma espécie de samambaia especializada em termos de ambiente

de baixa iluminação e solos mais secos. Amplitude do nicho semelhante ocorre em *Blechnum mochaenum* G. Kunkel [*Austroblechnum lechleri* (T. Moore) Gasper & V.A.O.] (Blechnaceae) (Saldaña *et al.*, 2005), onde valores de utilização do recurso luz aumentam de acordo com as áreas sombreadas e limitando esta espécie em áreas abertas. Já *T. serrulatum* ocorre em áreas abertas, bordas das formações vegetais, em áreas sombreadas e com pouca umidade do solo ou alagado. Com base nos nossos resultados, esta espécie de samambaia pode ser categorizada como generalista em termos de amplitude ecológica para disponibilidade de luz e água (Tabela 1; Anexo 1- Figuras 13,15 e 16). *Blechnum cordatum* (Kaulf.) Mett (Syn. *B. chilense*) [*Parablechnum cordatum* (Desv.) Gasper] (Blechnaceae) é uma espécie de Blechnaceae generalista que possui amplos valores de nicho em gradientes de luz. Contudo, *T. serrulatum* possui valores de índice de utilização de recurso luz maiores que *Parablechnum cordatum* (Ba= 0,4) que cresce em ambientes de alta iluminação (Saldaña *et al.*, 2005), indicando uma das maiores amplitude de nicho registrada para o grupo das samambaias e refletindo o alto potencial de colonização desta espécie.

Os estudos de fitossociologia com samambaias têm demonstrado que a densidade dos indivíduos pode variar consideravelmente de uma área para a outra (Tuomisto & Ruokolainen, 1993; Tuomisto & Poulsen, 1996; Tuomisto *et al.* 2002), e que as variações deste parâmetro estão fortemente correlacionadas com a topografia e com variáveis microclimáticas (Tuomisto *et al.*, 2002). Os limitantes microclimáticos constituem, por exemplo, os principais fatores que definem abundância e a raridade de samambaias na Amazônia (Tuomisto & Ruokolainen, 1993; Tuomisto *et al.* 2002).

A composição edáfica do solo em granulometria mostrou influência na distribuição da flora de samambaias na floresta amazônica (Tuomisto & Ruokolainen, 2003). Contudo, também houve nestes diferentes tipos de solos algumas espécies que possuíam ampla distribuição e abundância em ambos os solos. Estes autores sugerem que as mudanças ecofisiológicas no indivíduo influenciariam mais do que os fatores edáfico para a distribuição destas espécies, pois a estrutura da floresta muda de um tipo de solo para outro, tendo como pontos contrastantes as condições de luz. A frequência de *S. triseriale* e *T. serrulatum* em ambientes de diferentes condições edáficas (umidos ou secos) e com amplas variações de luz dentro da microescala nas formações da restinga vai de encontro aos resultados reportados por Tuomisto & Ruokolainen (2003) e à hipótese proposta neste estudo para as samambaias da restinga.

Além disso, foi encontrado performance e estratégias diferenciadas de cada uma das samambaias analisadas nos microclimas nas categorias ambientais. No ambiente de maior umidade do solo (AM), *S. triseriale* cresce em trechos mais secos (Tabela 1) ou na base troncos assim se elevando do solo, em torno de 10 a 50 cm, e escapando de possíveis eventos de inundação (Santos, 2007). Em relação à luz, esta espécie raramente foi encontrada nas bordas e, quando ocorria, era em menor cobertura total frente a cobertura total encontrada no interior das formações. A presença de clareiras naturais foi outro fator que, quando ocorria, eram observados muitos indivíduos de *S. triseriale* senescentes. Para *T. Serrulatum*, apesar de crescer em amplo gradiente de luz e água, sua preferência dentro das categorias ambientais era por locais mais iluminados e com maior umidade, obtendo ampla distribuição nos índices de utilização de recurso e maiores coberturas totais nas bordas.

Para o grupo das samambaias ainda não há consenso se a coexistência e competição dentro de microhabitats específicos é influenciada por interferência física, micróbios, micorriza, alelopatia ou se são apenas respostas plásticas às mudanças na disponibilidade de recursos. Nas espécies congêneres *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy e *Dryopteris dilatata* (Hoffmann) A. Gray (Dryopteridaceae) existem diferentes padrões de distribuição e abundância e uma clara diferença em como cada espécie respondeu ao estresse competitivo, apresentando diferentes respostas à presença ou ausência de outra planta em espaço restrito (Rünk & Zobel, 2007). Nas categorias ambientais onde estas espécies coexistam (AM e AI), há uma separação espacial devido à variação no microclima. Na categoria ambiental AM existem pontos em que ambas as espécies crescem juntas e, nestes pontos, é encontrado valores moderados de utilização do recurso umidade para ambas e amplo valor de utilização do recurso luz para *S. triseriale*, indicando que para estas espécies a interferência física pode ser menos limitante que a competição.

Quando se trata da extensão do nicho e das características ecofisiológicas para as samambaias é importante salientar que nem sempre uma samambaia muito abundante em determinado ambiente possui o melhor desempenho fotossintético (Saldaña *et al.*, 2005). Para algumas samambaias, as condições abióticas podem não ser o único filtro (Page, 2002) e as limitações fisiológicas podem não estar claramente definidas na distribuição. As estratégias adaptativas de *Triplophyllum dicksonioides* (Fée) Holttum (Tectariaceae) elucidam este caso, pois para esta samambaia a alta dispersão de esporos em locais inóspitos e livres para a colonização permitiu que esta fosse encontrada em

alta densidade, com rendimento fotossintético menor frente à populações que crescem em outros ambientes com menor abundância, evidenciando efeito de massa que obscurece as relações entre espécie e ambiente (Fontoura, 2007). Resultado semelhante foi encontrado em *S. triseriale*, em que na área de restrição hídrica e alto sombreamento (AH) possuem as maiores razões A/N e maior desempenho de A, mesmo tendo as menores coberturas relativas e totais neste ambiente em relação a AM.

Para as samambaias, é geralmente assumido que as taxas fotossintéticas são relativamente baixas em comparação com outros grupos de plantas vasculares (Tosens, *et al.*, 2016). Neste aspecto, os resultados aqui encontrados para *S. triseriale* em AM ($3,7 \pm 0,7$), AI ($4,1 \pm 1,7$) e AH ($5,5 \pm 0,6$) e para *T. serrulatum* em AM ($1,4 \pm 0,15$), AI ($3,6 \pm 0,29$) e AL ($4 \pm 0,85$), independente da categoria ambiental analisada, refutam esta relação quanto aos valores. Além disso, também foi observado em *S. triseriale* e *T. Serrulatum*, em todas as categorias ambientais, baixa condutância estomática. Assim como algumas samambaias sob condições estressantes, *Diplazium donianum* (Mett.) Tardieu (Athyriaceae) e *Asplenium antiquum* Makino (Aspleniaceae) (Wong *et al.*, 2012), estas taxas fotossintéticas e de trocas gasosas com valores baixos podem representar uma troca funcional importante para a sobrevivência destas plantas nestes ambientes: redução da atividade fotossintética, a fim de manter um limiar de segurança de armazenamento de água (Bunce, 1998).

No grupo das samambaias e das angiospermas, o crescimento de espécies em diferentes gradientes ambientais provoca respostas morfológicas em síndromes à aclimação. Nos esporófitos de *Sphaeropteris cooperi* (W.J. Hooker ex F. Mueller) Tryon [*Cyathea cooperi* (W.J. Hooker ex. F. Mueller) Domin] - Cyatheaceae] ocorrentes no Havaí, foi observado indivíduos atingindo alturas de até 8 m onde as folhas estão expostas a altos níveis de luz, enquanto no sub bosque é encontrado indivíduos da mesma espécie com cerca de 12 m de altura e com menor capacidade fotossintética que as plantas que crescem em condições de sol (Durand & Goldeinstain, 2001). A relação luz e sombra resulta na construção de um *display* de folhagem maior para interceptação de luz com menor investimento de biomassa em folhas (Tosens *et al.*, 2011), tendo como *trade-off* folhas mais finas, menor conteúdo rubisco e menor área de superfície para difusão de gases. O crescimento de folhas em baixos níveis de luz possui a tendência de ter menor assimilação fotossintética frente às folhas da mesma espécie que crescem em condições de sol (Saldaña *et al.*, 2005; Riaño & Briones, 2013). Para ambas as espécies deste estudo, as taxas fotossintéticas na saturação de luz foram

maiores para plantas que crescem aclimatadas sob sol do que àquelas que estão sob condições sombreadas. O baixo ponto de compensação de luz é vantajoso para plantas que crescem à sombra porque elas ajudam a manter um balanço de carbono positivo sob condições de pouca luminosidade (Boeger *et al.*, 2007).

Para *S. triseriale* que cresce na região AM foi encontrado um valor discrepante em *g* e em *ci*. Quando a curva de luz chega a 800 μmol há um rápido decréscimo em *g* indicando fechamento estomático em contrapartida de um valor muito acentuado de *ci*, que tem pico de carbono. Este comportamento é expresso em plantas que passam por estresse hídrico (Bunce, 1998), tendo no rápido fechamento estomático a conservação do conteúdo de água e alteração da pressão interna da folha, fazendo esta rápida elevação de carbono, indicando que os indivíduos de *S. triseriale* que crescem aclimatados em condições de sombreamento e maior umidade são mais sensíveis ao estresse hídrico. Além disso, é comum em gradientes ambientais encontrar em samambaias diferenças nas densidades de estômatos (Riaño & Briones, 2013), o que influencia diretamente nas respostas estomáticas fisiológicas ativas e passivas para mudanças instantâneas de dióxido de carbono e a transição da luz (Haworth *et al.*, 2015). Com isto, sugerimos que *S. triseriale*, de acordo com os gradientes de luz e umidade, pode ter comportamento passivo/ativo dos estômatos, tendo como hipótese um dos fatores de sucesso no estabelecimento das samambaias em ambientes tropicais esta variação na abertura, nos índices estomáticos e venação foliar. Estes dados são inéditos para samambaias de ambientes tropicais e apontam uma versatilidade que precisa ser mais bem compreendida.

Saldanã *et al.* (2005) explicita o fato de que algumas espécies de samambaias, como *Austroblechnum lechleri* são restritas a ambientes úmidos e sombreados, e isto pode estar relacionado com fraco controle de perda de água por transpiração e baixa variação de MFA. De fato, *S. triseriale* apresenta o mesmo padrão para MFA que *A. lechleri*. Contudo, *S. triseriale* apresenta maiores valores de utilização do recurso luz e água, demonstrando que mesmo ocorrendo mais densamente em habitats preferencialmente sombreados, há possíveis mecanismos de economia de água que permitem a esta espécie tolerar ambientes mais inóspitos, havendo necessidade de melhor compreensão para estes mecanismos.

Traços morfológicos, como índice e tamanho estomático, são frequentemente ignorados em estudos ecofisiológicos e podem influenciar nas respostas das samambaias e determinar as capacidades de intercâmbio entre ambientes (Atala *et al.*,

2012). No grupo das samambaias, estas características são importantes para compensar o menor controle estomático e alcançar respostas semelhantes às angiospermas em diferentes gradientes ambientais de luz. A melhor compressão destes índices pode elucidar estratégias de aquisição de carbono em *S. triseriale* e *T. serrulatum* às respostas aos gradientes de umidade e luz.

As relações entre os teores de nitrogênio, assimilação fotossintética e massa por unidade de folha das samambaias têm na dinâmica da longevidade foliar uma das principais estratégias para a sobrevivência destas plantas em distintos gradientes ambientais (Riaño & Briones, 2013; Durand & Goldeinstain, 2000; Karst & Lechowicz, 2006). Contudo, os atributos e testes selecionados para categorização fisiológica das folhas de samambaias utilizado por Karst & Lechowicz (2006) não foram suficientes para a categorização das espécies do presente estudo, talvez por estes autores tratarem de respostas de samambaias à padrões de climas temperados. Saldaña *et al.* (2005) e Riaño & Briones (2013), além de utilizarem capacidade fotossintética, utilizaram o MFA e a razão A/N para classificar a dinâmica foliar e ecofisiológica das populações. Para *T.serrulatum* e *S.triseriale*, no decorrer dos gradientes ambientais da restinga, os parâmetros que melhor expressam estas estratégias foram a relação MFA, suculência N e A/N, elucidando estratégias intraespecífica e interespecíficas de folhas invernadas e não invernadas.

As espécies de samambaias de clima temperado possuem uma forte relação do nitrogênio foliar sendo maior nas folhas invernadas e menor nas não invernadas (Karst & Lechowicz, 2006). Entretanto, as espécies, em relação aos teores de carbono e nitrogênio, não apresentaram diferença estatística que segregasse as populações, sendo o teste estatístico que detectou maior sensibilidade para o parâmetro de nitrogênio foi a correlação entre nitrogênio e A (Figuras 8 e 12), admitindo correlações positivas deste parâmetro para folhas invernadas e correlações negativas para folhas não invernadas.

Para as samambaias de clima temperado, a maior relação C/N em espécies de folhas invernadas em comparação com espécies de samambaias não invernadas, consiste que folhas invernadas alocam mais C, efeito que dilui o total de N (Karst & Lechowicz, 2006). Porém, esta relação não pode ser estabelecida com as plantas do presente estudo pois *T. serrulatum* não apresentou diferença estatística na relação C/N, enquanto *S. triseriale* apresentou menores valores de C/N somente em AI. Para estas espécies, o teste que detectou maior sensibilidade na relação do carbono foi a correlação

entre o MFA e A (Figuras 8 e 12), tendo correlações negativas em folhas invernadas e correlações positivas em folhas não invernadas.

Para estas espécies, possuir estratégia fisiológica de folhas não invernadas indica uma possível menor taxa de longevidade foliar e a manutenção de alta produção de folhas em curto espaço de tempo, tendo sempre folhas jovens e com aparato fotossintético, com menor investimento no tamanho total da folha (Tabela 1). Enquanto possuir folhas não invernadas, morfologicamente apresenta folhas de maior tamanho e fisiologicamente a planta poderia manter o aparato fotossintético foliar por mais tempo com menores danos foto-oxidativos.

Apesar de Portugal (2019, capítulo 1) não achar nenhum indício de estresse fisiológico para *T. serrulatum* e *S. triseriale* nas formações da restinga de Jurubatiba, a instabilidade do fator luz pode ser um indicativo que explicaria a baixa densidade e frequência desta espécie frente aos outros ambientes (Tabela 1). Os dados aqui apresentados não são consistentes para comparar as folhas não invernadas entre as categorias, deixando o seguinte questionamento: Para *S. triseriale* as folhas não toleram o alto nível de *sunflex*, tendo neste ambiente e a correlação negativa do nitrogênio com a assimilação fotossintética e massa por unidade de folha e os baixos valores na relação do fósforo foliar com a fotossíntese. Seriam as alterações nestes parâmetros, indicativos refinado de estresse, ou dentro das categorias ambientais, há diferença nas fenofases de folha não invernadas, sendo estas variações fisiológica expressão de uma fenofase de senescência.

Até o limite do nosso conhecimento, este é um dos poucos estudos abordando a relação entre a variação fenotípica em aspectos ecofisiológicos e as diferenças na amplitude ecológica em samambaias tropicais, além de propor novos parâmetros que não os usados para estudos de plantas de clima temperado. Mais pesquisas sobre a ecofisiologia com base na amplitude de distribuição das samambaias devem incluir características relacionadas à economia de água pelas plantas, pois este aparenta ser um critério essencial para a compreensão da ecofisiologia destas samambaias em ambientes de tropicais. As magnitudes de variação fenotípica de *T. serrulatum* e *S. triseriale* estão relacionadas às amplitudes de distribuição populacionais e os seus respectivos limites fisiológicos. Nossos resultados demonstram que as distribuições destas samambaias em diferentes habitats é consistente com as contrastantes estratégias de aclimação e longevidade foliar.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araujo, D.S.D.; Scarano, F.R.; Kurtz, B.C.; Zaluar, H.L.T.; Montezuma, R.C.M. & Oliveira, R.C. 1998. Comunidades vegetais do Parque Nacional de Restinga de Jurubatiba. In Esteves F.A. (ed.). Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do município de Macaé. Rio de Janeiro: NUPEM-UFRJ, p.37-62.
- Atala, C.; Saldaña, A. & Navarrete, E. 2012. Stomatal frequency and gas exchange differs in two *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) with contrasting ecological breadth. *Gayana Botanica*, 69(1): 161-166.
- Boeger, M.R.T; Letícia, E.C.; Maria, W.P & Labiak, P.H. 2007. Variabilidade fenotípica de *Rumohra adiantiformis* (G. Forst) Ching (Dryopteridaceae). *Hoehnea*, 34(4): 553-561.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advanced Genetics*, 13:115–155
- Bremner, J.M. 1960. Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. *Journal of Agricultural Science, Cambridge (Grã-Bretanha)*, 55: 11-33.
- Bunce, A. J. 1998. Effects of humidity on short-term responses of stomatal conductance to an increase in carbon dioxide concentration. *Plant, Cell and Environment*, 21: 115–120.
- Dittrich, V.A.O.; Salino, A; Monteiro, R. & Gasper, A.L. 2017. The family Blechnaceae (Polypodiopsida) in Brazil: key to the genera and taxonomic treatment of *Austroblechnum*, *Cranfillia*, *Lomaridium*, *Neoblechnum* and *Telmatoblechnum* for southern and southeastern Brazil. *Phytotaxa*, 303(1): 001–033.
- Durand, L. & Goldstein, G. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia*, 126: 345–354.
- Fontoura, S.B. 2007. A influência de variáveis ambientais sobre crescimento foliar e um indicador de estresse fisiológico em quatro espécies herbáceas de sub-bosque na Amazônia central. Dissertação (mestrado) apresentada ao programa de pós-graduação integrada em Biologia Tropical e Recursos Naturais. Manaus. INPA/UFAM.
- Futuyma, D.J. & Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 19: 207–233.
- Gonzalez, A.V. & Gianoli E. 2004. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica*, 26(3): 185- 190.

- Haworth, M.; Killi, D.; Materassi, A. & Raschi, A. 2015. Coordination of stomatal physiological behavior and morphology with carbon dioxide determines stomatal control. *American Journal of Botany*, 102 (5): 677 – 688.
- Henriques, R.P.B.; Araujo, D.S.D. & Hay, J.D. 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 9: 173-189.
- Hietz, P. & Briones, O. 2001. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Plant Biology*, 3:279–287.
- Hill, J.D. & Silander, Jr., J.A. 2001. Distribution and dynamics of two ferns: *Dennstaedtia punctilobula* (Dennstaedtiaceae) and *Thelypteris noveboracensis* (Thelypteridaceae) in a Northeast mixed hardwoods-hemlock forest. *American Journal of Botany*, 88: 894–902.
- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 5 (59): 67-77.
- Karst, A.L. & Lechowicz, M.J. 2006. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? *New Phytologist*, 173 (2):306-312.
- Kluge, M. & Ting, I.P. 1978. *Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation*. Berlin, Springer-Verlag.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. New York, Harper Collins Publishers, 654 p.
- Labiak, P.H. & Prado, J. 2008. New combinations in *Serpocaulon* and a provisional key for the Atlantic Rain Forest species. *American Fern Journal*, 98: 139–159.
- Lavergne, S.; Thompson, J.D.; Garnier, E. & Debussche, M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: A comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*, 107:505–518.
- Levins, R., 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton.
- Novakowski, G.C.; Hahn, N.S. & Fugi, R. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotropical Ichthyology*, 4 (6): 567-576.
- Odland, A. 1998. Size and reproduction of *Thelypteris limbosperma* and *Athyrium distentifolium* along environmental gradients in Western Norway. *Nordic Journal of Botany*, 18:311–321.
- Odland, A.; Birks, H.J.B. & Line, J.M. 1990. Quantitative vegetation-environment relationships in west Norwegian tall-fern vegetation. *Nordic Journal of Botany*, 10:511–533.

- Page, C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119 (1) 1-33.
- Paoli, L. & Landi, M. 2013. The photosynthetic performance of sterile and fertile sporophytes in a natural population of the fern *Dryopteris affinis*. *Photosynthetica*, 51 (2): 312-316.
- Portugal, A.S. (capítulo 1). 2019. Tamanho do esporófito de samambaias da restinga como modelo de estudo na correlação entre variável microclimática e ecofisiológica. In Portugal, A.S. 2019. Ecofisiologia de duas espécies de samambaias em diferentes fitofisionomias do parque nacional da restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. Tese de doutorado Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Proctor, M.C.F. 2003. Comparative ecophysiological measurements on the light responses, water relations and desiccation tolerance of the filmy ferns *Hymenophyllum wilsonii* Hook. and *H. tunbrigense* (L.) Sm. *Annals of Botany*, 91:717–727.
- Reudink, M.W., Snyder, J.P., Xu, D., Cunkelman A. & Balsamo, R.A. 2005. A comparison of physiological and morphological properties of deciduous and wintergreen ferns in southeastern Pennsylvania. *American Fern Journal*, 95: 45–56.
- Riano, K. & Briones, O. 2013. Leaf physiological response to light environment of three tree fern species in a Mexican cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29: 217–228.
- Rünk, K. & Zobel, K. 2007. Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three *Dryopteris* (Dryopteridaceae) species on an experimental light-availability gradient. *Plant Ecology*, 193:85–99.
- Saldaña, A.; Gianoli, E. & Lusk, C.H. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia*, 145: 252-257.
- Saldaña, A.; Lusk, C.H.; Gonzáles, W.L. & Gianoli, E. 2007. Natural selection on ecophysiological traits of a fern species in a temperate rainforest. *Evolutionary Ecology*, 21: 651-662.
- Santos, MG. 2007. Riqueza, distribuição e conservação das pteridófitas nas restingas fluminenses, Brasil. Tese de Doutorado, Museu Nacional - UFRJ, Rio de Janeiro.
- Sato, T. & Sakai, A. 1981. Cold tolerance of gametophytes of some cool temperature ferns native to Hokkaido. *Canadian Journal of Botany*, 59: 604–608.
- Souza, C.R.G.; Hiruma, S.T.; Sallu, A.E.M.; Ribeiro, R.R.R.; Sobrinho, J.M.A. 2008. “Restinga”: Conceitos e Empregos do Termo no Brasil e Implicações na Legislação Ambiental. – São Paulo: Instituto Geológico. 104 p. ISBN: 978-85-87235-04-6

- Suzuki, C.C.L.F.; Paulilo, M.T. & Randi, A.M. 2005. Substrate and irradiance affect the early growth of the endangered tropical tree fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae). *American Fern Journal*, 95:115–125.
- Tosens, T.; Ülo, N.; Vivian, V.; Hillar, E. & Pilar, C. 2011. Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. *Plant, Cell and Environment*. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02457.x
- Tosens, T.; Nishida, K.; Gago, J.; Coopman, R.E.; Cabrera, H.M.; Carriquí, M.; Laanisto, L.; Morales, L.; Nadal, M.; Rojas, R.; Talts, E.; Tomas, M.; Hanba, Y.; Ülo, N. & Flexas, J. 2016. The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: mesophyll CO₂ diffusion as a key trait. *New Phytologist*, 209: 1576–1590. Doi: 10.1111/nph.13719.
- Tuomisto, H. & Poulsen, A.D. 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography*, 23:283–293.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 1993. Distribution of *Pteridophyta* and *Melastomataceae* along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 4: 25-34.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Aguilar, M. & Sarmiento, A. 2003. Floristic patterns along a 43-km long transect in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 91: 743–756.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Poulsen, A.D.; Moran, R.C.; Quintana, C.; Cañas, G. & Celi, J. 2002. Distribution and diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*, 34, 516–533.
- Wild, M. & Gagnon, D. 2005. Does lack of available suitable habitat explain the patchy distributions of rare calcicole fern species? *Ecography*, 28:191–196.
- Witkowski, E.T.F & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88: 486-493.
- Wong, S.; Chen, C.; Huang, H. & Weng, H. 2012. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO₂ fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiology*, 32: 535–544. Doi:10.1093/treephys/tps037
- Zhu, S.D.; Li, R.H.; Song, J.; He, P.C.; Liu, H. & Berninger, F.Y.Q. 2015. Different leaf cost–benefit strategies of ferns distributed in contrasting light habitats of sub-tropical forests. *Annals of Botany*. Doi: 10.1093/aob/mcv179

ANEXO I - Caracterização das distribuições no espaço de *Telmatoblechnum serrulatum* e *Serpocaulon triseriale*

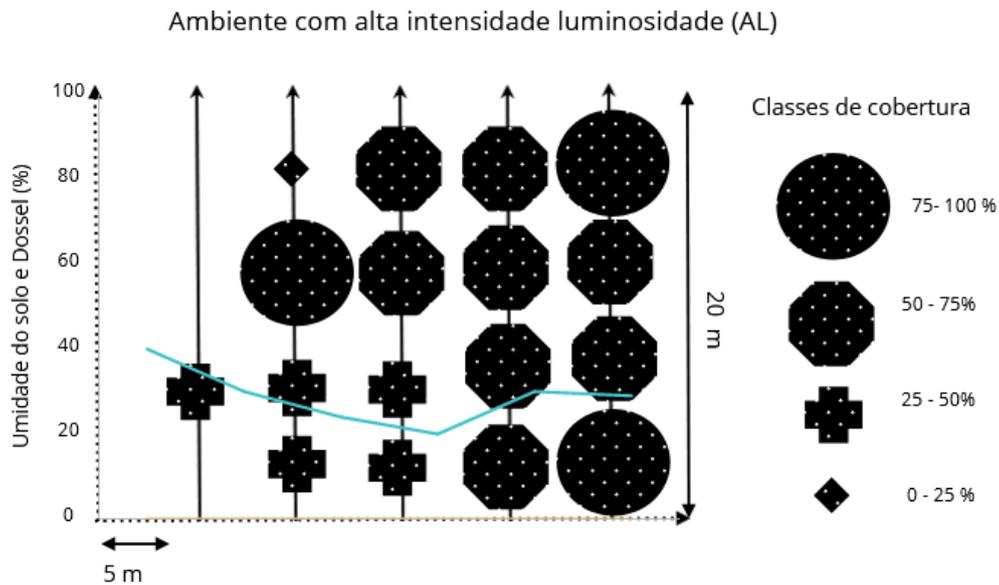


Figura 13. Representação do ambiente com alta intensidade luminosa (AL), de 200 m² de área total. A linha de amostragem (20 m) e cada *plot* (1 m²), sendo 4 *plots* por linha. As representações gráficas das espécies de *Telmatoblechnum serrulatum* expressam a cobertura relativa (%) em suas classes (0-25; 25-50; 50-75; 75-100 %). A linha — representa a umidade do solo (%) e porcentagem e a linha — representa o dossel (%). Formas geométricas de cor preta representam *Telmatoblechnum serrulatum*.

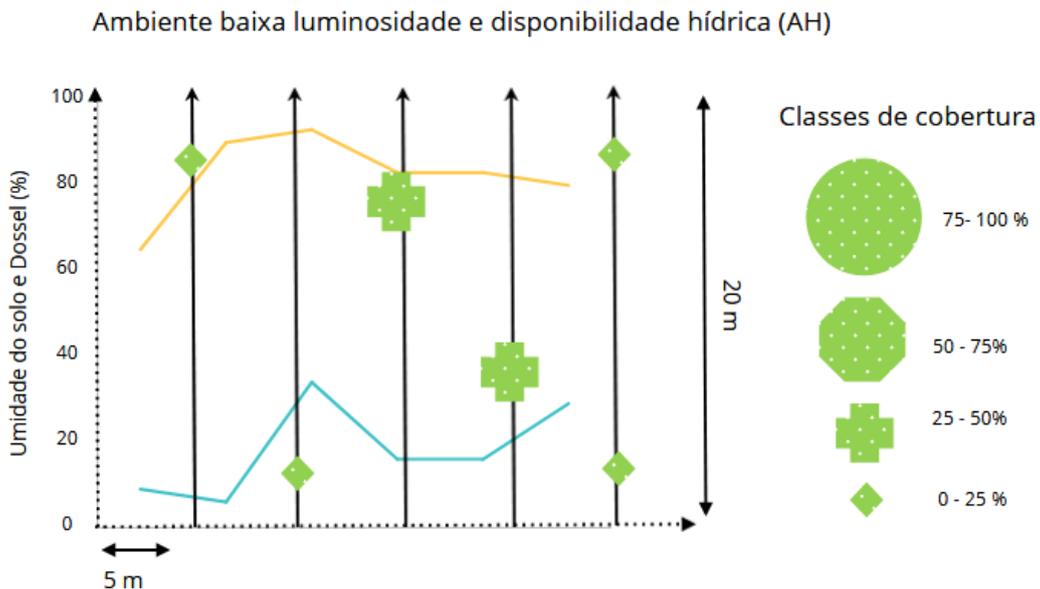


Figura 14. Representação do ambiente de baixa luminosidade e disponibilidade hídrica (AH), de 200 m² de área total. A linha de amostragem (20 m) e cada *plot* (1 m²), sendo 4 *plots* por linha. As representações gráficas das espécies de *Serpocaulon triseriale* expressam a cobertura relativa (%) em suas classes (0-25; 25-50; 50-75; 75-100 %). A linha — representa a umidade do solo (%) e porcentagem e a linha — representa o dossel (%). Formas geométricas de cor verde representam *Serpocaulon triseriale*.

Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo (AM)

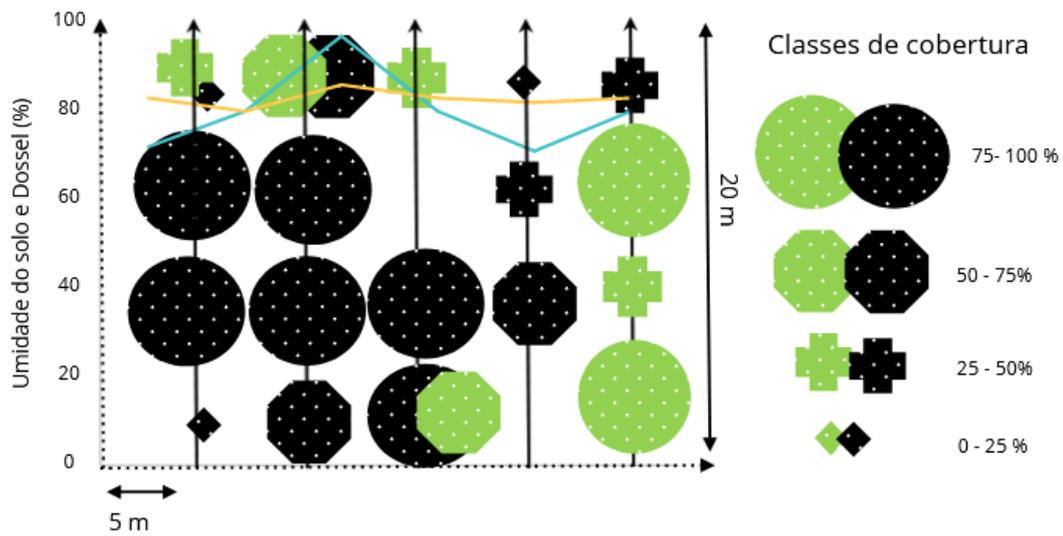


Figura 15. Representação do ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo (AM), de 200 m² de área total. A linha de amostragem (20 m) e cada *plot* (1 m²), sendo 4 *plots* por linha. As representações gráficas das espécies de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* expressam a cobertura relativa (%) em suas classes (0-25; 25-50; 50-75; 75-100 %). A linha — representa a umidade do solo (%) e porcentagem e a linha — representa o dossel (%). Formas geométricas de cor verde representam *Serpocaulon triseriale* e formas geométricas de cor preta representam *Telmatoblechnum serrulatum*.

Ambiente intermediário (AI)

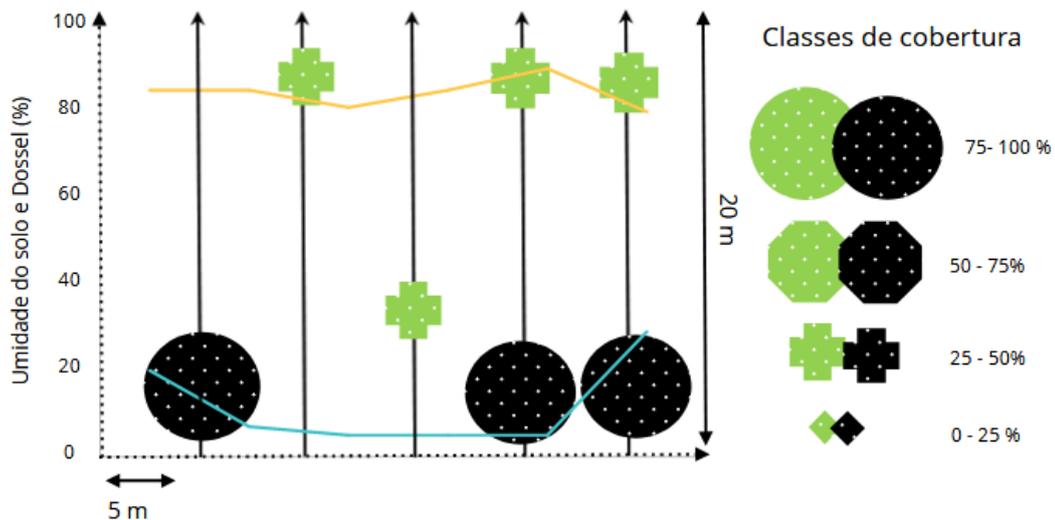


Figura 16. Representação da área intermediária (AI), de 200 m² de área total. A linha de amostragem (20 m) e cada *plot* (1 m²), sendo 4 *plots* por linha. As representações gráficas das espécies de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* expressam a cobertura relativa (%) em suas classes (0-25; 25-50; 50-75; 75-100 %). A linha — representa a umidade do solo (%) e porcentagem e a linha — representa o dossel (%). Formas geométricas de cor verde representam *Serpocaulon triseriale* e formas geométricas de cor preta representam *Telmatoblechnum serrulatum*.

Capítulo 3

VARIAÇÃO HÍDRICA E LUMINOSA DOS MICROCLIMAS DE RESTINGA E SEUS EFEITOS SOBRE A FENOLOGIA DE DUAS SAMAMBAIAS

INTRODUÇÃO

A fenologia é definida como o estudo da regulação do ritmo sazonal dos eventos da história de vida dos organismos (Rathcke & Lacey, 1985), sendo o entendimento das fases de vida, tanto a curto como em longo prazo (décadas), importante para compreender a história natural e estabelecimento das espécies vegetais. Para o grupo das samambaias, estudos fenológicos possuem caráter peculiar, pois estas plantas se mostram independentes da ação dos animais durante seu ciclo, não dependendo destes como agentes dispersores ou polinizadores (McElwain, 2011; Pitterman *et al.*, 2013), apesar de alguns autores terem sugerido que esporos podem ser dispersos por mamíferos, tais como morcegos e ratos (Arosa *et al.*, 2010; Sugita *et al.*, 2013).

No Brasil, contribuições acerca da fenologia de samambaias se destacam nos estudos de Ranal (1995), Lehn *et al.* (2002), Franz & Schmitt (2005), Schmitt & Windisch (2005, 2007, 2012), Miranda (2006, 2008), Souza *et al.* (2007), Lehn (2008), Silva (2008), Lehn (2008), Farias & Xavier (2011a,b; 2013a,b), Schmitt *et al.* (2009), Uriartt (2012) e Costa *et al.* (2018). Embora a presença das samambaias seja representativa para estruturação dos habitats florestais, estes estudos não levam em conta a heterogeneidade de habitats em que estas samambaias podem ocorrer e a influência destas sobre a fenologia.

As fenofases nas regiões tropicais possuem correlações com a variação ambiental, devido às diferenças entre as estações secas e chuvosas, tanto para as angiospermas (Morellato & Leitão-Filho, 1996; Van Schaik *et al.*, 1993; Machado, 2013) quanto para as samambaias (Farias & Xavier, 2011a,b; Uriartt, 2012). Essas variações ao longo do ano, quando observadas em uma escala espacial mais refinada, mostram que uma mesma espécie pode apresentar mudanças nos ritmos fenológicos em razão das diferentes condições micro-ambientais à que estão submetidas (Menzel *et al.*, 2006; Athayde *et al.*, 2014). Além disso, para as samambaias, os padrões que a sazonalidade de fatores bióticos e abióticos possuem na fenologia, demonstram alto grau de restrição funcional sobre as inter-relações da fenologia e da ecofisiologia (Karst

& Lechowicz, 2006). Samambaias com folhas de longa duração (invernada – aquela que passa por mais de uma estação) têm massa por unidade de folha e razão Carbono/Nitrogênio significativamente maiores do que as espécies com folhas que senescem no final de cada estação de crescimento. E, finalmente, a longevidade e *status* foliar influenciam no potencial de esporulamento (Lehn *et al.*, 2002; Lehn, 2008).

Além disso, as variações climatológicas como pluviosidade, nebulosidade, umidade relativa do ar e temperatura do ar, aliadas a quantidade de água e luz no ambiente, são fatores que influenciam de maneira significativa a fenologia (Mehltreter, 2008), a distribuição (Tryon & Tryon 1982) e a extensão do nicho das samambaias nos ambientes (Saldaña *et al.*, 2005; Riano & Briones, 2013). A quantidade de luz pode alterar padrões de esporulação e longevidade (Lehn, 2008). As diferenças no teor de água podem modular o momento e quantidade de produção de determinado órgão e a sincronia das fenofases. Aliando água e luz, existe nas samambaias ajustes ecofisiológicos na massa por unidade de folha, respiração e assimilação fotossintética, que possuem congruência com os ritmos fenológicos (Karst & Lechowicz, 2006).

Entender as variações fenológicas numa escala espacial mais ampla, em paisagens naturalmente heterogêneas é necessário, em especial, para espécies que possuem ampla distribuição (Fahrig *et al.*, 2011). Neste quesito, as restingas brasileiras proporcionam um ambiente com ampla variação ambiental em curto intervalo de espaço (Araujo, 1984). As variações no micro relevo das restingas determinam estruturas e ambientes ecológicos, dentre os quais se distinguem as comunidades herbáceas, arbustivas e arbóreas, podendo ser terrestres ou aquáticas (Araujo, 2000). Estas comunidades encontram variáveis ambientais que são limitantes, tais como diferenças topográficas, a presença de areias quartzosas de alta porosidade e/ou de alagamento, exposição a altas temperaturas do ar e da superfície do solo e, eventualmente, a alta salinidade do solo, além da alta radiação luminosa (Hay & Lacerda, 1980; de Mattos *et al.*, 2004; Scarano, *et al.* 2015).

Este estudo tem como objetivo entender os processos fenológicos de duas espécies de samambaias de ampla ocorrência nas restingas, *Serpocaulon trisseriale* (Sw.) A.R. Sm. (Polypodiaceae) e *Telmatoblechnum serrulatum* (Rich.) Perrie, D.J.Ohlsen e Brownsey (Blechnaceae), e delimitar quais são os períodos de ocorrência dos eventos fenológicos e de herbivoria foliar, e se existem diferenças numéricas significativas destes entre as estações climáticas e as categorias ambientais presentes na restinga. Desta forma, pretendemos testar a hipótese de que existem diferenças nas

proporções das diferentes síndromes de produção de folhas (estas menos intensas em ambientes não restritivos) em relação à síndrome de produção de esporos (mais intensa em ambientes restritivos), sendo a fenologia mais influenciada por variações micro climáticas do que uma determinada variação endógena.

2 METODOLOGIA

2.1 Seleção de espécies

Foram selecionadas duas espécies com ampla distribuição nas restingas do estado do Rio de Janeiro (Santos, 2007): *Telmatoblechnum serrulatum* Rich. (Perrie) (Blechnaceae) e *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. (Polypodiaceae). As espécies ocorrem em uma ampla variedade de ambientes nas restingas (alagados, secos, com muita luz ou sombreado, de intensa ação antrópica ou de excelente estado de conservação), com populações variando de centenas de indivíduos a diminutos agrupamentos.

2.2 Área de estudo

As restingas são ambientes caracterizadas pela deposição de sedimentos arenosos que podem ser de origem marinha, flúvio-marinha ou eólica quaternários (Araujo *et al.*, 1998) e sua biota associada, que recobre cerca de 79% da costa brasileira. As amostragens foram feitas nas formações vegetais dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, situado na porção nordeste do estado do Rio de Janeiro, Brasil. A área de estudo é caracterizada por uma acentuada sazonalidade no regime de chuvas, com precipitação mensal mínima de 40 mm no inverno (com extremo de seca entre julho e agosto) e máxima de 190 mm no verão (com extremo de chuva entre fevereiro e março), com uma deficiência de água no solo entre os meses de junho e setembro (Dau 1960, Barbieri 1984). A temperatura média anual é de 22,6 °C, com a máxima de 29,7 °C em janeiro e mínima de 20,0 °C em julho (Henriques *et al.* 1986; Araujo *et al.* 1998).

As populações foram visitadas mensalmente durante o período entre novembro de 2016 e abril de 2018, totalizando 18 meses de observações. Os dados climáticos de novembro de 2016 a abril de 2018 foram obtidos no banco de dados do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) para a Estação Meteorológica Automática de Macaé (22°23'S / 41°49'W).

Os dados climáticos gerais da região indicam os meses de junho a outubro como meses subsecos, atingindo o extremo negativo em setembro. Esse período corresponde a um inverno com seca bem definida, denominado como período de estiagem, pois não houve grande amplitude térmica ao longo do ano. Os meses de outubro a fevereiro, correspondendo a um verão chuvoso ($P > 100$ mm), são denominados como período chuvoso (Figura 1). Os dados pluviométricos de novembro de 2016 a abril de 2018 indicam que em 2017 o ritmo de chuvas foi bastante irregular, marcado por períodos secos, em ritmo bi a trimestral, com curtas altas de pluviosidade ($P > 100$ mm), como nos meses de novembro e maio. Os primeiros meses de 2017 mostraram um ritmo diferenciado de chuvas com seca atípica no mês de março, o que não foi observado nas médias de 1960 a 1990 (ICMBIO, 2007). Além da seca atípica no mês de março de 2017, é observado prolongamento do período de chuvas que em média perdura até abril deste ano indo até o mês de maio.

A alta pluviosidade nos meses de dezembro de 2017 a abril de 2018 ($P > 100$) ocasionou uma alta considerável no nível das lagoas, especialmente as do Norte do PNRJ. Estas mesmas lagoas abastecem os cursos d'águas dentro do parque, o que ocasionou cheia de áreas às margens destes cursos (Figura 1).

As variáveis climáticas pressão atmosférica e radiação nos meses de estiagem apresentaram valores menores aos encontrados nos meses chuvosos. A amplitude térmica entre os meses do ano não apresentou altos desvios. No ano de 2017, a menor temperatura foi observada em junho 19°C, enquanto março de 2018 apresentou temperatura máxima de 27,5°.

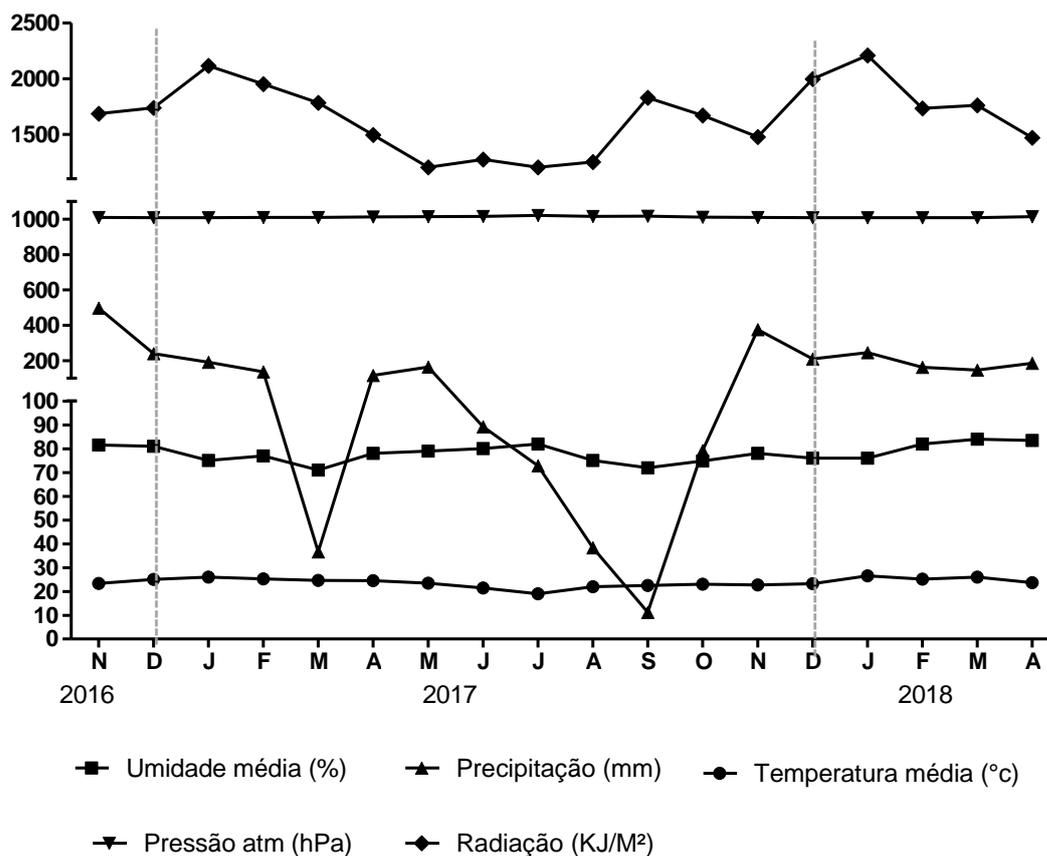


Figura 1. Caracterização meteorológica da área de estudo: umidade média, precipitação mensal, temperaturas médias mensais, pressão atmosférica e radiação global para o período de novembro de 2016 à abril de 2018. Dados coletados na estação Meteorológica Automática de Macaé (22°23'S / 41°49'W) (INMET).

2.3 Observações fenológicas

As análises fenológicas das espécies foram feitas em distintas categorias de formações dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba (Quadro 1). *T. serrulatum* foi analisada em duas categorias ambientais: (1) em ambiente crítico de alta intensidade luminosa na formação brejo seco da mata de ericácea (BE), no período de novembro de 2016 a fevereiro de 2018; (2) em ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo na Mata de Restinga (MR), no período de novembro de 2016 a abril de 2018, e na formação Herbácea brejosa com *Bonectia stricta* (BT), no período janeiro de 2017 a abril de 2018.

S. triseriale foi analisada em duas categorias de formação: (1) ambiente crítico por questões hídricas (AH) na formação arbustiva aberta de *Clusia* (AC), no período de novembro de 2016 a abril de 2018; e (2) na formação herbácea brejosa com *Bonectia stricta* (BT), no período novembro de 2016 a abril de 2018.

Devido às particularidades da propagação vegetativa de cada uma das espécies, o método de amostragem foi ajustado: *Serpocaulon triseriale* é hemicriptófita reptante, geófita rizomatosa ou epífita accidental, para a qual foi utilizado o método de amostragem por parcelas. Todos os indivíduos de *S. triseriale* foram amostrados considerando a folha como unidade amostral em 250 m². O método foi escolhido por se adaptar às espécies de samambaias de crescimento clonal, com difícil individualização de cada indivíduo (Farias & Xavier, 2011a). Para *Telmatoblechnum serrulatum* o rizoma pode crescer rente ao solo ou até mais de 20 cm de profundidade. Contudo, há emissões caulinares para a superfície, formando pseudo-cáudices. Nesta espécie, foram amostrados 15 pseudo-cáudices em cada formação, que foram considerados como unidade amostral, respeitando um mínimo de 1 m de distância entre eles. O método de amostragem de populações através da seleção de unidades amostrais como o pseudo-cáudice, cáudice ou crescimento em forófito, é um método usual em samambaias (Lehn, 2008).

Para ambas as espécies, todas as folhas jovens ainda em estágio de báculo foram marcadas com uma braçadeira plástica, junto à base dos pecíolos, sem interferir em seu desenvolvimento. Estas folhas foram acompanhadas mensalmente até sua completa senescência.

Quadro 1. Categorização das formações vegetais, tempo de análise e amostragem das análises fenológicas *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* dentro do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba que foram selecionadas para o presente estudo. As siglas apresentadas na linha Formação seguem o descrito em Araujo *et al.* (1998) e a descrição das categorias segue a Portugal (2019) (capítulo 1).

Categoria	Descrição	Formação	Espécie analisada	Tempo de análise	Amostragem
Ambiente crítico de alta intensidade luminosa (AL)	Alto PAR, Sem dossel, Baixa umidade do solo e do ar Elevadas temperaturas	Brejo seco da mata de ericácea (BE)	<i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	Nov 2016 até fev 2018 (16 meses)	15 indivíduos
Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo (AM)	Alto sombreamento Baixo PAR, Alta umidade do solo Temperaturas amenas.	Herbácea brejosa com <i>Bonectia stricta</i> (BT)	<i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	Jan 2017 até abr 2018 (16 meses)	15 indivíduos
		Mata de Restinga (MR)	<i>Serpocaulon triseriale</i>	Nov 2016 até abr 2018 (18 meses)	250 m ²
			<i>Telmatoblechnum serrulatum</i>	Nov 2016 até abr 2018 (18 meses)	15 indivíduos
Ambiente crítico por questões hídricas (AH)	Alto sombreamento Baixo PAR Restrição de água no solo Alta umidade do ar Baixa temperatura.	Arbustiva aberta de <i>Clusia</i> (AC)	<i>Serpocaulon triseriale</i>	nov 2016 até abr 2018 (18 meses)	250 m ²

Foram definidas quatro classes de ocorrência das fenofases, utilizando a categorização dos ciclos de fenofases para angiospermas do Parque Nacional da restinga de Jurubatiba (Machado, 2013): contínua (contínua ao longo do ano com pausas curtas esporádicas ou sem pausas); subanual (ocorrendo em mais de um ciclo por ano); anual (apresenta apenas um ciclo por ano); e supra-anual (com ciclo menos frequentes do que uma vez por ano). Quanto à duração, as fenofases foram categorizadas em: curta (com 1 mês de duração), intermediária (de 2 a 5 meses) ou longa (mais 5 meses de duração).

O índice de atividade (IA) foi estimado visando indicar a porcentagem de indivíduos da população que está manifestando um evento fenológico e a sincronia entre os indivíduos (Morellato & Leitão-Filho 1990). A sincronia foi classificada como: Baixa sincronia (assincrônica) (< 20% de indivíduos na mesma fenofase); Sincronia intermediária (pouco sincrônico ou com sincronia baixa) (20-60% de indivíduos na mesma fenofase); sincronia alta (> 60% dos indivíduos na mesma fenofase) (Bencke & Morellato, 2002).

2.4 Produção, fertilidade, expansão e longevidade foliar

O número de folhas vivas e mortas foi observado mensalmente durante as visitas, para cada indivíduo selecionado em *T. serrulatum* e para todas as folhas dentro da área estipulada para *S. triseriale*. O número médio mensal de folhas na população foi determinado e estas foram caracterizadas em férteis e estéreis. Para os indivíduos com folhas férteis, foi registrado o estágio de maturação dos esporos, através das seguintes fases: esporos em formação, esporos maduros, esporos totalmente liberados. As folhas foram consideradas senescentes quando não apresentavam sinais de tecido laminar vivo. Para as populações de *T. serrulatum* não foi possível determinar se a folha senescente era estéril ou fértil, pois as pinas são articuladas à raque e se desprendem dela deixando uma cicatriz. Quando estas folhas senescem só são encontradas em campo raques desprovidas de pinas, sendo considerada esta condição como senescente. Para *S. triseriale* foram determinadas as seguintes fases: senescente fértil, quando havia presença dos soros, ou senescente estéril, quando não havia presença dos soros.

A taxa de expansão foliar (TEF) para cada planta foi calculada através da seguinte fórmula (I), com adaptação proposta por Lehn (2008):

$$TEF = LF - LI / IT;$$

LF - comprimento total da folha na medição atual (cm);

LI - comprimento total da folha na medição anterior (cm);

IT - intervalo de tempo (dias).

A longevidade foliar foi determinada a partir do acompanhamento direto da folha, desde o momento de seu surgimento até sua completa senescência. Para estimar a longevidade das folhas vegetativas, foi utilizada uma adaptação do método descrito por Tanner (1983), dividindo a média mensal de folhas vivas pela produção média mensal de folhas na população, a partir da fórmula abaixo. O resultado final obtido através desta fórmula é o número médio de meses que uma folha viveria na população das espécies estudadas.

$$LE = (NMF / PMF) / \mu$$

LE - longevidade estimada;

NMF - número médio mensal de folhas vivas por indivíduo na população;

PMF - a produção média mensal de folhas por indivíduo na população;

μ é o valor de 30,41 (duração média de um mês em dias).

2.5 Análise estatística

A estatística circular foi utilizada para estimar a ocorrência e intensidade de sazonalidade entre cada uma das fenofases, entre os meses. A força sazonal das fenofases foram calculadas a partir o ângulo médio e o comprimento do vetor r . A significância do ângulo foi testada através do teste de Rayleigh (z) para a distribuição circular (Zar 1999). As fenofases que apresentaram ângulo médio significativo ($p < 0,05$) foram convertidas em data média, ou seja, data de maior intensidade da fenofase durante o ano. Para os cálculos da estatística circular foi utilizado o programa Oriana (Kovach, 2004).

3 RESULTADOS

3.1 Fenologia das folhas reprodutivas e vegetativas de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechum serrulatum*

Para *T. serrulatum* de ambientes de alta iluminação e restrição hídrica (AL), foram detectadas as três fenofases reprodutivas (Quadro 4). Porém, em ambos os ambientes sombreados e úmidos, não foi encontrado nenhum espécime que apresentasse tais fenofases (Quadro 4), não sendo possível determinar a duração destes eventos fenológicos, sendo o ciclo supra-anual (Quadro 2 e 3).

Quadro 2. Caracterização geral dos eventos vegetativos e reprodutivos quanto ao ciclo para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*. AH (Ambiente crítico por questões hídricas). AL (Ambiente crítico de alta intensidade luminosa). AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga.

Fenofase		<i>S. triseriale</i> AH	<i>S. triseriale</i> AM	<i>T.serrulatum</i> AL	<i>T.serrulatum</i> AM (BT)	<i>T.serrulatum</i> AM (MR)
Báculos		Subanual	Contínuo	Subanual	Subanual	Contínuo
Folhas Estéreis		Contínuo	Contínuo	Contínuo	Contínuo	Contínuo
Esporos imaturos		Subanual	Contínuo	Subanual	Supra-anual	Supra-anual
Esporos maduros		Contínuo	Contínuo	Contínuo	Supra-anual	Supra-anual
Esporos liberados		Subanual	Contínuo	Contínuo	Supra-anual	Supra-anual
Folha Senescente	Estéril	Contínuo	Contínuo	Contínuo	Contínuo	Contínuo
	Fértil	Contínuo	Contínuo	Contínuo	-	-

Quadro 3. Caracterização geral dos eventos vegetativos e reprodutivos quanto a duração para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum*. AH (Ambiente crítico por questões hídricas). AL (Ambiente crítico de alta intensidade luminosa). AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga. N/A - A avaliação da fenofase não se aplica com o conjunto de dados no presente estudo.

Fenofase		<i>S. triseriale</i> AH	<i>S. triseriale</i> AM	<i>T.serrulatum</i> AL	<i>T.serrulatum</i> AM (BT)	<i>T.serrulatum</i> AM (MR)
Báculos		Longa	Longa	Intermediária	Intermediária	Longa
Folhas Estéreis		Longa	Longa	Longa	Longa	Longa
Esporos imaturos		Intermediária	Longa	Intermediária	N/A	N/A
Esporos maduros		Longa	Longa	Longa	N/A	N/A
Esporos liberados		Intermediária	Longa	Longa	N/A	N/A
Folha Senescente	Estéril	Longa	Longa	Longa	Longa	Longa
	Fértil	Longa	Longa	Longa	-	-

S. triseriale em AM (BT) apresentou todas as fenofases reprodutivas durante o período de observação (Quadro 4) e teve o ciclo contínuo (Quadro 2) e de longa duração (Quadro 3). Já em AH, o início da esporulação se dá no início de cada uma das estações (chuvosa e seca), enquanto o final da esporulação ocorre junto ao final de cada estação. Por isso difere do ambiente úmido e sombreado. Esta formação apresenta a esporulação como ciclo subanual (Quadro 2) e de duração intermediária (Quando 3).

Quadro 4. Distribuição da ocorrência das fenofases de *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* nas diferentes categorias ambientais no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ do período de novembro de 2016 a abril de 2018. Em cinza os meses em que as fenofases foram observadas. AH (Ambiente crítico por questões hídricas). AL (Ambiente crítico de alta intensidade luminosa). AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga. * início da observação. ** final da observação.

Espécie/ Categoria		Fenofase	2016		2017												2018				
			N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	
<i>S. triseriale</i>	AH	Folhas Estéreis																			
		Esporos imaturos																			
		Esporos maduros																			
		Esporos liberados																			
		Senescente estéril																			
		Senescente fértil																			
		Báculos																			
<i>S. triseriale</i>	AM	Folhas estéreis																			
		Esporos imaturos																			
		Esporos maduros																			
		Esporos liberados																			
		Senescente estéril																			
		Senescente fértil																			
		Báculos																			
<i>T. serrulatum</i>	AL	Folhas Estéreis																**			
		Esporos imaturos																**			
		Esporos maduros																**			
		Esporos liberados																**			
		Senescente estéril																**			
		Senescente fértil																**			
		Báculos																			
<i>T. serrulatum</i>	AM (MR)	Folhas Estéreis																			
		Esporos imaturos																			
		Esporos maduros																			
		Esporos liberados																			
		Senescente estéril																			
		Senescente fértil																			
<i>T. serrulatum</i>	AM (BT)	Folhas Estéreis					*														
		Esporos imaturos					*														
		Esporos maduros					*														
		Esporos liberados					*														
		Senescente estéril					*														
		Senescente fértil					*														

Todas as espécies apresentaram correlação significativa entre a atividade da fenofase com alguma das variáveis climáticas, em qualquer um dos anos analisados (Tabela 3). Os báculos de todas as populações analisadas obtiveram correlação negativa para pressão atmosférica, excluindo a produção de báculos de *S. triseriale* no ambiente úmido e sombreado (AM), que apresentou correlação positiva com a pressão atmosférica (Tabela 1).

As folhas estéreis de *T. serrulatum* apresentaram comportamento similar em AM (MR) e AL com correlação negativa entre pluviosidade e umidade, apesar de serem ambientes distintos em relação à umidade do solo e sombreamento. Já nos dois ambientes de alto sombreamento e umidade do solo AM (BT) e AM (MR), não foi encontrada uniformidade na resposta das folhas estéreis distintas correlações entre pluviosidade e umidade (Tabela 1).

Para *S. Triseriale*, em todas as categorias foi observada correlação negativa entre a temperatura e as folhas estéreis, sendo a pluviosidade um ponto de divergência entre as áreas, com correlação negativa em ambientes de sombreamento e restrição hídrica, (AH) e positiva nas áreas de alta umidade do solo e sombreamento (AM) (Tabela 1).

Para *T. Serrulatum*, o início e o fim do evento de esporulação se dão quando há maior quantidade de água no ambiente. Por conseguinte, apresenta correlação positiva com umidade e pluviosidade. Porém, para esta espécie, a maturação de esporos indica necessitar de maiores temperaturas e menor quantidade de água. Por isso apresenta correlação positiva com a temperatura e negativa com a umidade (Tabela 1).

Em *S. triseriale* houve diferença na produção de esporos maduros e folhas senescentes férteis entre as categorias ambientais (Tabela 2), tendo no ambiente sombreado e de restrição hídrica (AH) os valores máximos da produção de esporos maduros em novembro e dos esporos completamente liberados em dezembro (Quadro 5). Neste caso, a diferença entre os pontos máximos destas fenofases foi de apenas de um mês. Nesta categoria, há maior número de folhas senescentes férteis frente às outras folhas reprodutivas (Tabela 2). No ambiente alta umidade do solo e sombreamento (AM) foi observada que a maior produção dos esporos maduros ocorre em julho (Quadro 5), tendo correlação positiva com a radiação e a temperatura (Tabela 1), enquanto a fenofase de esporos completamente liberados aconteceu em dezembro, tendo os picos destas fenofases cinco meses.

Tabela 1. Valores de *r* nas correlações de Spearman entre as variáveis climáticas e as fenofases para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. AH (ambiente de restrição hídrica). AL (ambiente de alta intensidade luminosa) - BE - formação Brejo seco da mata de ericácea. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo). Umidade relativa do ar (%), Pluviosidade (mm), Pressão atmosférica (hPa), Radiação (Kj/m²), Temperatura mínima(°C), Temperatura máxima (°C). * não houve correlação significativa.

Espécie/ categoria		Fenofase	Umi	Plu	Pa	Rad	T Max	T mín	
<i>S. triseriale</i>	AH	Báculos	*	*	-0,6	0,46	0,6	0,6	
<i>S. triseriale</i>	AM	Báculos	0,3	*	0,3	*	*	*	
<i>T. serrulatum</i>	AL	Báculos	0,31	0,6	-0,41	0,3	0,24	0,33	
<i>T. serrulatum</i>	AM (BT)	Báculos	-0,3	*	-0,4	0,63	0,63	0,6	
<i>T. serrulatum</i>	AM (MR)	Báculos	0,56	*	*	*	*	*	
<i>S. triseriale</i>	AH	Folhas Estéreis	*	-0,63	0,52	-0,32	-0,31	-0,35	
<i>S. triseriale</i>	AM	Folhas Estéreis	0,44	0,3	0,4	*	-0,45	-0,42	
<i>T. serrulatum</i>	AL	Folhas Estéreis	-0,32	-0,42	*	*	0,3	*	
<i>T. serrulatum</i>	AM (BT)	Folhas Estéreis	0,56	0,3	*	*	*	*	
<i>T. serrulatum</i>	AM (MR)	Folhas Estéreis	-0,45	-0,4	*	*	*	*	
<i>S. triseriale</i>	AH	Esporos imaturos	0,6	*	*	*	*	*	
<i>S. triseriale</i>	AM	Esporos imaturos	0,52	*	*	-0,4	*	*	
<i>T. serrulatum</i>	AL	Esporos imaturos	0,2	0,37	*	0,5	0,43	0,46	
<i>S. triseriale</i>	AH	Esporos maduros	0,3	0,56	*	*	*	*	
<i>S. triseriale</i>	AM	Esporos maduros	-0,5	-0,72	0,73	-0,42	-0,52	-0,6	
<i>T. serrulatum</i>	AL	Esporos maduros	-0,36	*	*	*	0,5	0,36	
<i>S. triseriale</i>	AH	Esporos liberados	0,3	0,7	*	*	*	*	
<i>S. triseriale</i>	AM	Esporos liberados	*	*	*	0,31	*	*	
<i>T. serrulatum</i>	AL	Esporos liberados	0,4	*	0,5	-0,5	-0,53	-0,52	
<i>S. triseriale</i>	AH	Folha Senescente	Estéril	-0,46	*	*	*	*	
			Fértil	-0,41	*	*	0,34	0,41	0,4
<i>S. triseriale</i>	AM	Folha Senescente	Estéril	-0,4	*	-0,52	0,61	0,6	0,6
			Fértil	-0,42	*	*	*	*	-0,3
<i>T. serrulatum</i>	AL	Folha Senescente	-0,33	-0,7	0,62	-0,3	-0,44	-0,5	
<i>T. serrulatum</i>	AM (BT)	Folha Senescente	0,33	0,37	-0,4	0,52	0,41	0,43	
<i>T. serrulatum</i>	AM (MR)	Folha Senescente	-0,32	-0,42	*	0,2	0,3	0,24	

S. triseriale possui picos de produção de folhas estéreis, se diferenciado de *T. serrulatum* (Quadro 5). As épocas em que elas surgem (após o estágio de báculo até a expansão foliar completa) se dão em períodos específicos, que marcam fortemente as diferenças dos ângulos médios e as correlações ambientais com as fenofases (Quadro 5). Para *S. triseriale* em ambas as categorias (AH e AM) há produção de novas folhas estéreis a cada estação, tendo os maiores valores e ângulos médios na estação seca. Em AH os valores máximos de folhas estéreis ocorreu em setembro (Quadro 5), com correlação negativa com a pluviosidade (Tabela 1), enquanto no AM ocorreu em junho, com correlação positiva com a pluviosidade.

Tabela 2. Resultados dos testes de estatística circular para as médias das observações de sazonalidade para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. AH (ambiente de restrição hídrica). AL (ambiente de alta intensidade luminosa) - BE - formação Brejo seco da mata de ericácea. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo). Valores em negrito representam diferença estatística entre a mesma espécie.

Fenofase	<i>S. triseriale</i>		<i>T. serrulatum</i>			
	AH	AM	AL	AM (BT)	AM (MR)	
Folhas estéreis	219	305	18	20	7	
Báculo	1659	1501	311	422	490	
Esporos imaturos	23	132	21	-	-	
Esporos maduros	74	358	95	-	-	
Esporos liberados	34	142	50	-	-	
Folha Senescente	Estéril	715	453	148	158	129
	Fertil	219	305	-	-	-

Nota: A síntese da análise de estatística circular se encontra anexo III.

Em *T. serrulatum* não houve diferença estatística para o número de folhas estéreis e senescentes (Tabela 4) em nenhuma categoria, sendo o período de maior produção de folha estéreis o final da estação chuvosa. Em AM (BT) há correlação positiva das folhas estéreis com umidade e pluviosidade e negativa destes parâmetros em AL (Tabela 1). A data média da folha estéril possui nestes ambientes o fim da estação chuvosa, sendo a diferença da correlação dos fatores climatológicos (março para AM (BT) e abril para AL), devido à taxa de expansão foliar que no ambiente AL é de dois meses enquanto no AM (BT) é somente de um mês (Tabela 3). Já o ambiente de alta umidade do solo e sombreamento da Mata de Restinga (AM-MR), o ângulo médio se deu em julho, com correlação negativa com a pluviosidade, coincidindo com atrasos no término das chuvas (Figura 1).

Quadro 5. Resultados dos testes de estatística circular para a data média, período que marca o maior pico de atividade da fenofase para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. AH (ambiente de restrição hídrica). AL (ambiente de alta intensidade luminosa) - BE - formação Brejo seco da mata de ericácea. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo).

Fenofase	<i>S. triseriale</i> AH	<i>S. triseriale</i> AM	<i>T.serrulatum</i> AL	<i>T.serrulatum</i> AM (BT)	<i>T.serrulatum</i> AM (MR)	
Báculos	Abril	Fevereiro	Dezembro	Dezembro	Janeiro	
Folhas Estéreis	Setembro	Junho	Abril	Março	Julho	
Esporos imaturos	Abril	Abril	Dezembro	-	-	
Esporos maduros	Novembro	Julho	Fevereiro	-	-	
Esporos liberados	Dezembro	Dezembro	Junho	-	-	
Folha Senescente	Estéril	Janeiro	Outubro	Agosto	Janeiro	Maio
	Fértil	Fevereiro	Agosto	-	-	-

Nota: A representação das fenofases são apresentadas nos anexo I e II. A síntese da análise de estatística circular se encontra anexo III.

Serpocaulon triseriale em AH possui um rápido processo de maturação e liberação esporos no início da estação chuvosa, enquanto *T. serrulatum* (nos períodos chuvosos a categoria ambiental de alta iluminação (AL) permanece com o solo úmido) e *S. triseriale* em AM por estarem submetidos a um tempo maior com água no solo, há longos períodos de liberação de esporos. *S. triseriale* e *T. serrulatum* possuem sincronia de liberação de esporos (em menor escala), principalmente nos ambientes mais úmidos durante a estação seca.

A relação entre folhas estéreis e senescentes mostrou estratégia de vidas diferenciadas de acordo com o microclima. Em relação ao número de folhas estéreis e senescentes de *T. serrulatum*, foi encontrado sempre menor número de folhas senescentes. Em relação às folhas estéreis e em períodos de recrutamento da população ou anterior ao recrutamento de novas folhas estéreis, foi observado que estes valores se igualam em alguns meses (Figura 2). Em *S. triseriale* em AH houve renovação de quase toda a população em determinados períodos do ano e em AM ocorreu uma renovação gradual, com menor sincronia de folhas senescentes em relação às folhas estéreis ao longo do ano (Figura 3).

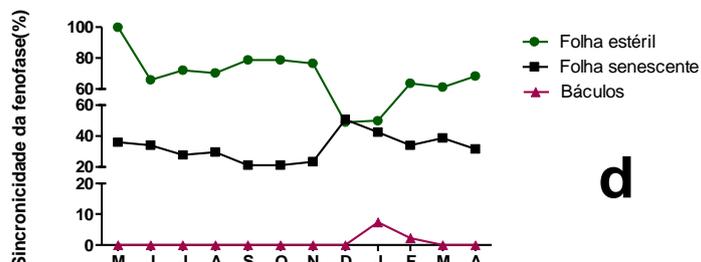
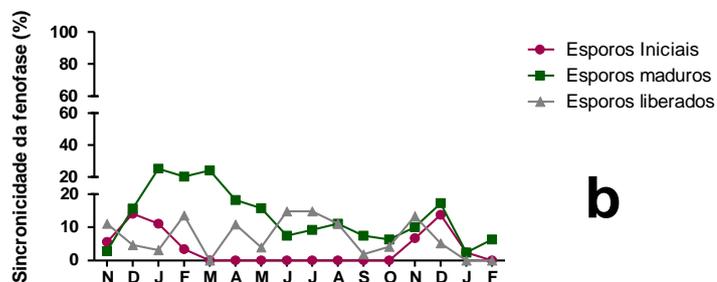
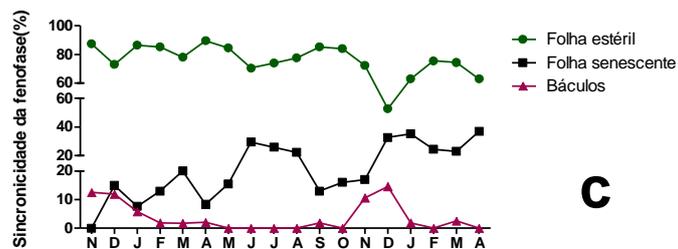
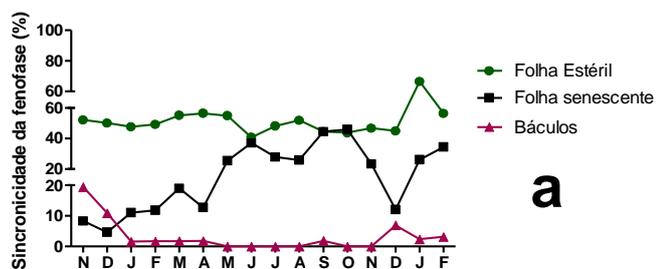


Figura 2. Sincronia das fenofases determinada pelo índice de atividade em *Telmatoblechnum serrulatum*. Intervalo de 0 -20% baixa sincronia. 20 – 60% sincronia intermediária. 60 -100% alta sincronia. **a** – *T. serrulatum* folhas em estágio vegetativo em AL (Ambiente crítico de alta intensidade luminosa). **b** - *T. serrulatum* em estágio reprodutivo em AL. **c** - *T. serrulatum* em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga. **d** - *T. serrulatum* em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*.

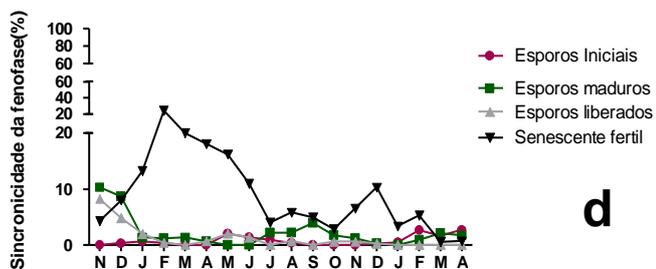
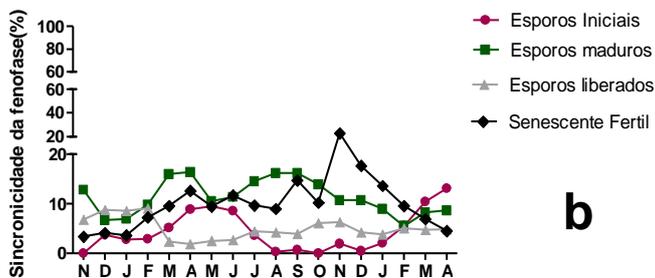
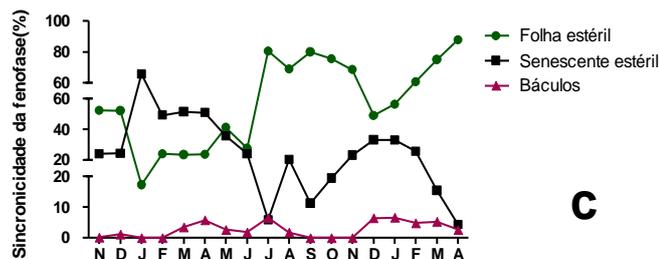
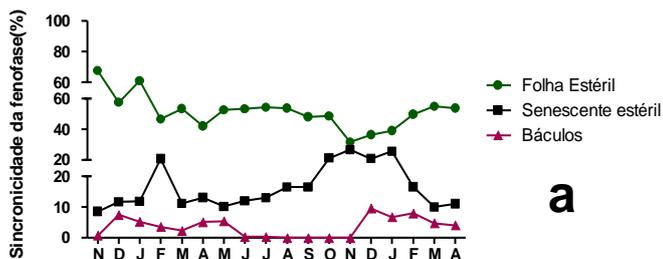


Figura 3. Sincronia das fenofases determinada pelo índice de atividade em *Serpocaulon triseriale*. Intervalo de 0 -20% baixa sincronia. 20 – 60% sincronia intermediária. 60 -100% alta sincronia. **a** – *S. triseriale* com folhas em estágio vegetativo em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. **b** - *S. triseriale* com folhas em estágio reprodutivo em AM – BT. **c** - *S. triseriale* com folhas em estágio vegetativo em AH (Ambiente crítico por questões hídricas). **d** - *S. triseriale* com folhas em estágio reprodutivo em AH.

As taxas de produção foliar de *S. triseriale* e *T. serrulatum* são influenciadas pela longevidade das folhas vegetativas. Dessa forma, uma longevidade menor implicaria em uma maior taxa de reposição de folhas (Tabela 3). A partir da sistematização dos resultados aqui apresentados, é possível categorizar em *S. triseriale* tanto folhas invernadas quanto não invernadas, enquanto que *T. serrulatum* possui folhas invernadas, não invernadas e invernadas de curto prazo.

Em geral, *T. Serrulatum*, em todas as categorias ambientais, possui ritmo de crescimento e maiores taxas de expansão foliar durante a estação chuvosa (Tabela 3), com duração da folha superior a seis meses. Contudo, houve diferença de valores de produção foliar e longevidade para populações de *T. serrulatum* que ocorreram em categorias ambientais semelhantes. No ambiente úmido e de alto sombreamento da Mata de Restinga (AM - MR) com folhas não invernadas, há menor produção de folhas por ano e maior longevidade foliar, enquanto para o ambiente úmido e de alto sombreamento da Herbácea brejosa com *Bonectia stricta* (AM - BT), com folhas invernadas de curto prazo foi encontrado a maior produção de folha por ano e menor longevidade foliar para esta espécie, sendo estes valores mais próximos dos encontrados nas populações de ambiente de alta luminosidade, que apresenta folhas não invernadas.

Tabela 3. Produção (Folhas.ano⁻¹), expansão total da folha (meses) (estéril e fértil), e longevidade (meses) (estéril e fértil) para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. AH (Ambiente crítico por questões hídricas). AL (Ambiente crítico de alta intensidade luminosa). AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga.

Espécie	Categoria ambiental	Produção (Folhas.ano ⁻¹)	Expansão total da folha (meses)	Longevidade (meses) (estéril e fértil)
<i>S. triseriale</i>	AM	10,4	1,79	9,1
	AH	13	0,9	4,17
<i>T. serrulatum</i>	AM (MR)	17	1	11,4
	AM (BT)	27	1	8
	AL	20,8	2	8,64

Os ambientes de alta umidade do solo e sombreamento (MR e BT) para *T. serrulatum* levaram menos tempo para produzir uma folha completamente expandida (Tabela 3 e Figura 4) em relação à população encontrada no ambiente de alta luminosidade. Em comum nestas categorias ambientais foi observado que *T. serrulatum* obteve os maiores valores de expansão foliar na estação chuvosa (Figura 6).

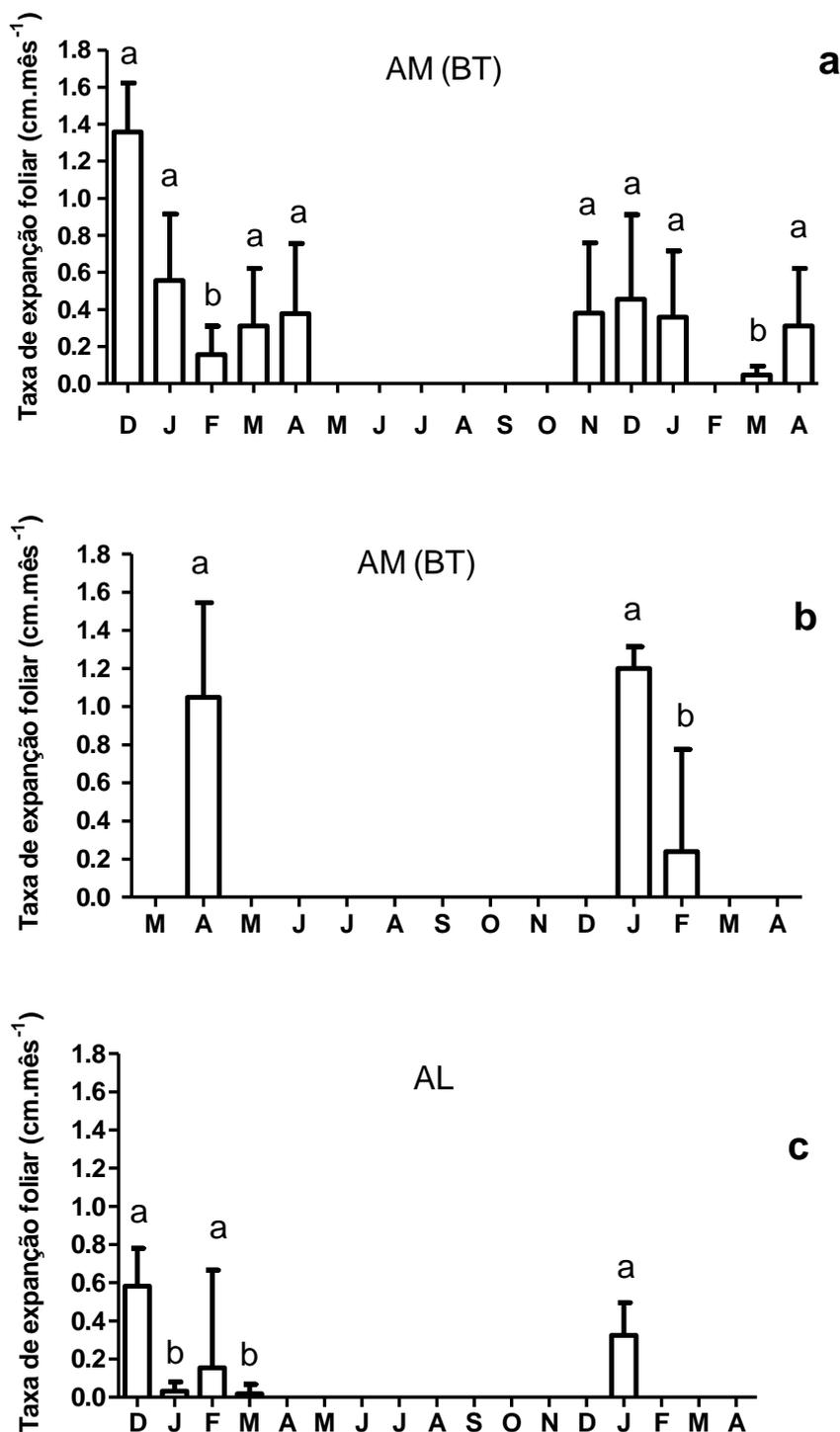


Figura 4. Médias dos valores de taxa de expansão foliar (cm.mês⁻¹) em *Telmatoblechnum serrulatum*. **a** – AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga. **b**– AM – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. **c** – AL (ambiente de alta intensidade luminosa) - Letras iguais representam que não há diferença estatística ($p < 0,05$) entre os meses.

No ambiente AH, *S. triseriale* obteve alta produção foliar, rápida taxa de expansão e baixa longevidade. No ambiente AM (BT) há baixa produção foliar, lenta taxa de expansão e alta longevidade foliar. A taxa de expansão foliar no ambiente de restrição hídrica possui seus valores máximos nas estações chuvosas, tendo declínio ao

se aproximar da estação seca (Figura 5). No ambiente sombreado e de alta úmidade do solo, a taxa de expansão foliar foi mais alta (Tabela 3), havendo diferença estatística ($p < 0,05$) na estação seca, onde estes valores se encontram bem abaixo em relação às outras épocas do ano (Figura 5).

S. triseriale na categoria AH é categorizado com folhas não invernadas, há maior produção foliar e menor longevidade. Antes do recrutamento de novas folhas estéreis, há maior quantidade das folhas senescentes em relação às folhas estéreis. Já em relação à categoria AM, onde são observadas folhas invernadas com menor taxa de produção foliar e maior longevidade, foi observada menor quantidade de folhas senescentes em relação às folhas estéreis durante todo o período de observação.

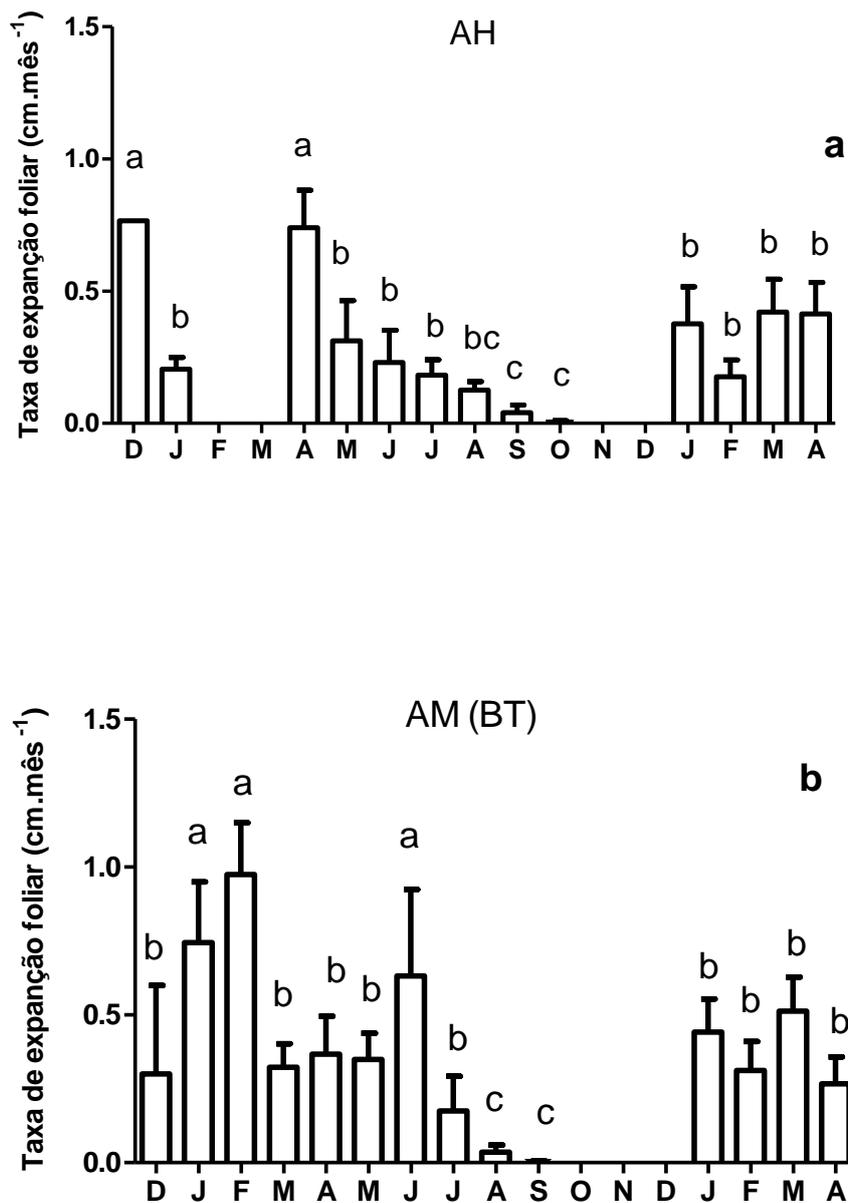


Figura 5. Médias dos valores de taxa de expansão foliar (cm.mês⁻¹) em *Serpocaulon triseriale*. **a** AH (ambiente de restrição hídrica). **b** – Taxa de expansão foliar (cm.mês⁻¹) de *S. triseriale* em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. Letras iguais indicam que não há diferença estatística ($p < 0,05$) entre os meses.

4 DISCUSSÃO

As correlações significativas validam a hipótese que, para as samambaias, os fatores climáticos são determinantes para a expressão das fenofases no ecossistema de restinga. O mesmo já havia sido descrito para as angiospermas (Gomes *et al.* 2008, Rodarte 2008, Machado 2013). Além disso, foi possível determinar que a correlação entre a incidência das fenofases e as variáveis climáticas causaram modificações específicas dentro de cada microhabitat. Por conseguinte, as populações estudadas confirmaram a hipótese de que as fenologias para *T. serrulatum* e *S. triseriale* são mais influenciadas por variações microclimáticas do que por fatores endógenos. Uma gama de organismos com diferentes capacidades de estabelecimento mostra que a heterogeneidade da estrutura da paisagem afeta toda a fenologia das populações de plantas e que, em diversos ambientes, a variação espaço temporal possui o microclima como o maior gatilho de diferenciação fenológica (Gustafson & Gardner, 1996).

Nossos resultados evidenciam que samambaias de ampla distribuição nas restingas respondem à heterogeneidade fitofisionômica, com síndrome de produção de folhas invernadas e não invernadas e seus ajustes fisiológicos (Portugal, capítulo 2) e fenológicos. Em *S. triseriale* há menor produção de folhas (invernadas) e esporos em ambientes não restritivos, enquanto em ambientes restritivos a maior produção foliar (não invernada) e esporos. Em *T. serrulatum* uma nova categoria ecofisiológica e fenológica foi proposta para o grupo das samambaias, a invernada de curto prazo. Foi encontrada a síndrome de produção de folhas não invernadas e invernadas de curto prazo com diferenças nas produções de folhas, estas menos intensas em ambientes não restritivos, em relação à síndrome de produção de esporos mais intensa em ambientes restritivos. Contudo, em ambiente menos restritivo da formação herbácea brejosa com predomínio de *Bonectia stricta* (AM-BT), foi encontrado metabolismo de folhas invernadas. As folhas em AM (BT) pela fenologia e devido às pressões bióticas se caracterizam como folhas não invernadas, e com as análises fisiológicas esta população possui folhas invernadas.

Nossas observações afirmam que a estação chuvosa é potencialmente favorável para início da produção de esporos. Entretanto, não necessariamente na estação chuvosa ocorre a maturação e dispersão dos esporos, variando os períodos de maturação de acordo com a espécie. *S. triseriale* amadurece e dispersa seus esporos em épocas secas,

enquanto *T. serrulatum* em épocas mais chuvosas. Novamente, a especificidade do microhabitat influencia nos meses de atividade de esporulação.

4.1 Dinâmica de esporulação de samambaias nos microhabitats da Restinga de Jurubatiba

A sazonalidade na produção de folhas não é típica de todas as espécies de samambaias e nem sempre o clima global é o principal fator determinante (Souza *et al.*, 2007). Para produção de esporos, o microclima é fator primordial para presença ou ausência de esporulação, podendo estar aliado ou não à estratégia de propagação vegetativa (Mehltreter, 2006; Farias & Xavier, 2011a;). Na literatura, é pressuposto que *T. serrulatum* responda à alta iluminação com o aumento da produção de esporos (Farias & Xavier, 2013a). Neste sentido, os resultados deste estudo corroboram com esta proposta, pois a esporogênese foi encontrada somente na categoria ambiental de alta iluminação, apesar da restrição hídrica. Para *T. serrulatum* é provável que seja necessário um período de crescimento dos indivíduos em com alta intensidade luminosa, concomitante com o processo de maturação foliar para o surgimento dos esporos (Souza *et al.*, 2007; Mehltreter, 2008; Farias & Xavier, 2011a). A ausência de produção de esporos por *T. serrulatum* em ambientes sombreados foi registrado em estudos realizados na Floresta Atlântica Estacional Semidecídua no estado da Paraíba (Farias & Xavier, 2013). O mesmo ocorreu em outras espécies que vivem em sob dossel florestal, tais como *Thelypteris serrata* (Cav.) Alston (Thelypteridaceae) e *Lygodium volubile* Sw. (Lygodiaceae) (Mehltreter, 2008). Provavelmente, a ausência de observação de produção de esporos se deva em razão do evento ser supra-anual nos ambientes de sombreamento e com alta umidade do ar e do solo. Os estudos acima citados tiveram tempos de observação menores que três anos. Em climas temperados, folhas de samambaias podem chegar a ter longevidade de até três anos (Karst & Lechowicz, 2006). É necessário considerar que pode existir longevidade diferencial para as folhas férteis e, para tanto, o refinamento no tempo de observação é crucial.

Para a produção e liberação de esporos em *T. serrulatum* e *S. triseriale*, mesmo com alta reprodução assexuada, sugerimos a integração de dois fatores: a necessidade do deslocamento dos gametas e de um ambiente propício para estabelecimento do

gametófito. As samambaias possuem algumas limitações e vantagens adaptativas em suas relações ecológicas, fatores ambientais que alteram o momento da produção de esporos das samambaias, germinação e desenvolvimento do protalo (Page, 2002). Em uma floresta decídua de clima temperado do Japão, 95% de 37 espécies de samambaias apresentaram a produção de esporos no verão, e assim maximizaram a sobrevivência de esporos e gametófitos durante o calor e a disponibilidade hídrica da estação chuvosa (Sawamura *et al.*, 2009). Tanto *T. serrulatum* quanto *S. triseriale* iniciam a produção de esporos enquanto há a maior quantidade de água no ambiente, uma estratégia que dribla os fatores limitantes da germinação, fecundação e estabelecimento do gametófito.

A formação de banco de esporos no solo pode oferecer condições para estas diásporas permanecerem viáveis, mesmo sendo produzidas em épocas secas (Lehn *et al.*, 2002). As samambaias podem apresentar resistência dos esporos em condições adversas do ambiente (Page, 2002). Ao liberarem parte dos esporos durante a estação seca, *S. triseriale* e *T. serrulatum* traz um sentido funcional, mesmo em momentos não favoráveis a germinação do esporo há formação de banco de esporos.

Em angiospermas lenhosas de florestas temperadas no Japão, espécies simpátricas não apresentam sobreposição nos tempos de floração e com isso há a ausência de interferência causada por pólenes heteroespecíficos. O particionamento do tempo de floração resulta na produção de flores em uma escala de tempo mais curta. Mais de 70% das angiospermas apresentaram período de floração de menos de duas semanas (Inoue *et al.*, 1990). Em contraste com as angiospermas, as espécies de samambaias desta floresta tiveram esporos liberados no verão, quando a floração das angiospermas era menos intensa. No início da primavera não houve esporos de samambaias, enquanto algumas espécies de samambaias produziram esporos no final do outono, quando nenhuma espécie de angiospermas estava em flor (Sawamura *et al.*, 2009). Na Restinga de Jurubatiba, entre as espécies de angiospermas com maiores índices de importância fitossociológica, são encontradas florações curtas, tendo a sincronia entre os indivíduos uma razão inversamente proporcional à duração da fase de floração (Machado, 2013). Este comportamento promove a distribuição de recursos florais variados ao longo de todo o ano, porém com os maiores índices de atividade no início estação chuvosa, entre outubro e dezembro (Machado, 2013). Para *S. triseriale* e *T. serrulatum* o início da esporogênese se dá após o começo da estação chuvosa (dezembro e abril) e a liberação de esporos pode variar de seis meses a todo período do ano, sempre com valores máximos em meses de maior quantidade de água nas

categorias ambientais. O padrão sazonal de esporos de samambaia está em contraste com a floração de angiospermas, sendo que nas Angiospermas os períodos são curtos, enquanto nas samambaias são mais longos, o que sugere que o tempo desses dois eventos reprodutivos foi moldado por forças seletivas, amplamente diferentes no ambiente de restinga. As restingas são ambientes recentes no período geológico, sendo que no Brasil as mais antigas são estimadas com 150 mil anos e as mais novas com apenas quatro mil (Araujo, 2000). Mesmo com o tempo geológico curto e a recente colonização das plantas neste ambiente, as estratégias fenológicas nos grupos das angiospermas e das samambaias são diferentes para a reprodução.

4.2 Fenologia das folhas vegetativas

O padrão de produção de folhas estéreis na estação chuvosa foi encontrado em *T. serrulatum*, neste estudo e em remanescentes de floresta Atlântica no estado da Paraíba. Outras samambaias apresentam padrão de produção de folhas estéreis significativamente maiores durante o período chuvoso, como *Acrostichum danaeifolium* Langsd & Fisch (Pteridaceae) (Mehltreter & Palacios-Rios, 2003) e *Lygodium venustum* sw. (Lygodiaceae) (Mehltreter, 2006) no México, e em oito espécies de samambaias em Floresta Semidecídua do estado de São Paulo (Ranal, 1995). Estes resultados, aliados aos encontrados na literatura, indicam que, para algumas espécies tropicais, ocorre um estímulo à fenofase de folhas estéreis em função direta da precipitação pluviométrica.

Para *S. triseriale*, a temperatura e radiação mais amenas são fatores importantes para a sincronidade das folhas estéreis. Esta espécie apresenta, para os diferentes estágios de vida, condições climatológicas específicas para os picos de fenofase. Enquanto os báculos e o início da esporogênese necessitam de condições de maior pluviosidade, para as folhas estéreis não ocorre o mesmo. Em regiões tropicais, a pluviosidade é apontada como fator determinante dos padrões fenológicos (Morellato & Leitão-Filho, 1996). No entanto, nas restingas a pluviosidade nem sempre é um fator preponderante para todas as fenofases, se comparada a outros fatores climáticos (Dau, 1960). A pouca relação com pluviosidade para esta espécie e as folhas estéreis neste ecossistema pode ocorrer pela presença de orvalho aliado às temperaturas mais amenas.

A razão entre folhas estéreis e senescentes nas categorias ambientais e das populações de *T. serrulatum* e *S. triseriale* possui significância ecofisiológica diferenciada. Segundo Larcher (2006) a produção de folhas com um curto tempo funcional acarreta um custo adicional à aquisição mais frequente de novas folhas, tendo estas espécies balanço de *trade off* diferenciado entre custo adicional para novas folhas e manutenção de folhas morfo funcionalmente viáveis. Para o grupo das samambaias, a intolerância dos esporófitos a flutuação de condições ambientais é uma limitação ecológica subvalorizada (Page, 2002). Cada folha expressa variações fenotípicas de acordo com a condição ambiental de onde emergem, tais como regime de luz, níveis de umidade do solo e do ar. A constante produção de folhas é uma estratégia para sobreviver às condições ambientais específicas, com estruturas morfoanatômicas que irão garantir as variações espaço-temporal (Boerge, 2007).

Para *T. serrulatum*, a maior produção de folhas, alta longevidade foliar, com folhas que passam por mais de uma estação, além de mostrar alta variação fenotípica para espécie representa economia no custo de produção de novas folhas. Tal equilíbrio entre folha estéril e senescente foi registrado por Miranda (2008) nas populações de *Neoblechnum brasiliense* (Desv.) Gasper & V.A.O. Dittrich (Blechnaceae) e *Blechnum occidentale* L. (Blechnaceae).

A alta variação fenotípica de espécies tropicais de ampla ocorrência pode ter na relação de folhas não invernadas maior tempo de vida que as espécies de clima temperado, categorizadas por Karst & Lechowicz (2006). Questões que podem influenciar na baixa longevidade, na produção foliar e na sincronia de folhas de *T. serrulatum* em AM (BT), pode se dar na competição com outras espécies. Na Mata de Restinga *T. serrulatum* ocorre com poucas plantas herbáceas ao redor, enquanto em AM (BT) ocorrem junto com outras espécies, incluindo *S. triseriale*. A competição com provável herbivoria faz com que na categoria ambiental AM (BT) as condições bióticas façam com que haja uma longevidade próxima a de folhas não invernadas e as condições ambientais características fisiológicas de folhas invernadas (Portugal, capítulo 2).

Os organismos são capazes de detectar e responder à súbitas pressões atmosféricas que antecedem condições climáticas. A alta pressão é identificada como áreas que possuem poucas nuvens, menor umidade no ar, com tempo seco e sem chuva. Os centros de baixa pressão criam um movimento de ar convergente para o seu centro, fazendo com que haja concentração de umidade e de calor (Sanchez, 2017). A pressão

atmosférica foi mais determinante para alguns parâmetros fenológicos, em *T. serrulatum*, como a formação de báculos, e para *S. Triseriale*, na sazonalidade de báculos, folhas estéreis fertilidade e senescência. As fenofases de *S. triseriale* em AM sempre respondem a alta pressão atmosférica. Esta pode ser uma condição importante para *S. Triseriale*, visto que neste ambiente há alta umidade do solo e a ocorrência destas fenofases em climas mais secos e amenos. Enquanto isso, os báculos de todas as populações (excluindo *S. triseriale* em AM) possuem incremento em baixa pressão atmosférica. Estas fases em momentos diferenciados refletem quantidade de água no ambiente sendo o gatilho para a construção foliar.

5 CONCLUSÃO

Os aspectos relacionados à influência de microhabitats de restinga na fenologia das samambaias interferem diretamente nas fenofases, em associação ou não com os fatores climáticos e podem mascarar efeitos biológicos completamente distintos. Em *T. serrulatum* de ambientes de alto sombreamento não foi detectado formação de esporos e a quantidade de água marcou para ambas as espécies o tempo diferenciado de maturação dos esporos nos microhabitat. Em *S. triseriale* ocorrentes nas formações com restrição de água há recrutamento de folhas jovens no início de cada estação, enquanto nos ambientes mais úmidos as folhas possuem maior longevidade e a sazonalidade do recrutamento se dá na estação chuvosa. Devido ao conjunto destes resultados, sugerimos que em espécies de samambaias tropicais que ocorram em grande amplitude ecológica sejam considerados aspectos da heterogeneidade ambiental na fenologia.

As samambaias do presente estudo possuem padrão sazonal das fenofases, tendo como gatilho ambiental a maior quantidade de chuvas, que marca o recrutamento de novas folhas na maioria das categorias ambientais e o início da esporogênese. O pico de maturação dos esporos de ambas as espécies se deu sempre quando havia maior quantidade de água no ambiente, contudo a liberação destes esporos aconteceu mesmo em épocas secas, contribuindo a formação de banco de esporos. Além disso, o tempo de produção e liberação de esporos se contrapõe com a floração das angiospermas da restinga de Jurubatiba, evidenciado estratégias de tempo, condições climáticas e fenológicas diferenciadas.

A longevidade das folhas de espécies tropicais pode ser mais amplamente diferenciada frente a espécies de clima temperadas devido às questões fenológicas, o que refletiu na síndrome de folhas não invernadas e invernadas para ambas as espécies, além da invernada de curto prazo para *T. serrulatum*. Estas síndromes de aclimação da folha à paisagem ecológica com diferentes gradientes de luz e água junto aos fatores climáticos são componentes essenciais na compreensão da dinâmica fenológica das samambaias tropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araujo, D.S.D.; Scarano, F.R.; Kurtz, B.C.; Zaluar, H.L.T.; Montezuma, R.C.M. & Oliveira, R.C. 1998. Comunidades vegetais do Parque Nacional de Restinga de Jurubatiba. In Esteves F.A. (ed.). Ecologia das lagoas costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do município de Macaé. Rio de Janeiro. NUPEM-UFRJ, p.37-62.
- Arosa, M.L.; Ramos, J.A.; Valkenburg, T.; Ceia, R.; Laborda, H.; Quintanilla, L.G. & Heleno, R. 2009. Fern feeding ecology of the Azores bullfinch *Pyrrhula murina*: the selection of fern species and the influence of nutritional composition in fern choice. *Ardeola* 56(1): 71-84.
- Athayde, E.A. & Morellato L.P.C. 2014. Anthropogenic edges, isolation and the flowering time and fruit set of *Anadenanthera peregrina*, a cerrado savanna tree. *International Journal of Biometeorology*, 58:443-454.
- Chiou, W-L.; Martin, C.E.; Lin, T-C.; Hsu, C-C.; Lin, S-H. & Lin, K-C. 2005. Ecophysiological differences between sterile and fertile fronds of the subtropical epiphytic fern *Pyrrhosia lingua* (Polypodiaceae) in Taiwan. *American Fern Journal*, 95(4):131-140.
- Bencke, C.S.C. & Morellato, L.P.C. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(3):269-275.
- Boeger, M.R.T.; Letícia, E.C; Maria, W.P. & Labiak, P.H. 2007. Variabilidade fenotípica de *Rumohra adiantiformis* (G. Forst) Ching (Dryopteridaceae). *Hoehnea*, 34(4): 553-561.
- Costa, K.F.; Kreutz C.; Pereira O.R. & Filho, F.P.A. 2018. Fenologia de *Adiantum deflectens* Mart. E. A. *Serratodentatum* willd. (Pteridaceae) em Mata de galeria do estado de Mato Grosso (Brasil). *Pesquisas botânica*, 71: 85-96.

- Dau, L. 1960. Microclimas das restingas do sudeste do Brasil. I - Restinga interna de Cabo Frio. Arquivos do Museu Nacional, 50: 79-133.
- Gustafson, E.J. & Gardner, R.H. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. Ecology, 77:94-107.
- Farias, R.P. & Xavier, S.R.S. 2011a. Aspectos fenológicos de *Thelypteris interrupta* (Willd.) K. Iwats. (Thelypteridaceae) na Floresta Atlântica Nordeste, Paraíba, Brasil. Biotemas, 24: 91-96.
- Farias, R.P. & Xavier, S.R.S. 2011b. Fenologia e Sobrevivência de três populações de samambaias em remanescente de Floresta Atlântica Nordeste, Paraíba, Brasil. Biotemas, 24: 13- 20.
- Farias, R.P. & Xavier, S.R.S. 2013a. Fenologia foliar de *Blechnum serrulatum* Rich. (Blechnaceae) em remanescente de Floresta Atlântica no estado da Paraíba, Brasil. Pesquisas botânica, 64: 297-306.
- Farias, R.P. & Xavier, S.R.S. 2013b. Aspectos fenológicos de *Phlebodium decumanum* (Willd.) J.sm. (Polypodiaceae) em um fragmento urbano de Floresta Atlântica no estado da Paraíba. Revista Nordeste de Biologia, 21(2): 71-78.
- Fahrig, L.; Baudry, J.; Brotons, L.; Burel, F.G.; Crist, T.O.; Fuller, R.J.; Sirami, C.; Siriwardena, G.M. & Martin, J.L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. Ecology Letters, 14:101-112.
- Franz, I. & Schmitt, J.L. 2005. *Blechnum brasiliense* Desv. (Pteridophyta, Blechnaceae): estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporófitica. Pesquisas botânica, 56: 173-184.
- Gomes, V.S.M.; Loiselle, B.A. & Alves, M.A.S. 2008. Forrageamento de aves por frutos e insetos em restinga arbustiva, sudeste do Brasil. Biota Neotropica, 8(4).
- Hay, J.D. & Lacerda, L.D. 1980. Alterações nas características do solo após a fixação de *Neoregelia cruenta* (R. Grah.) Smith (Bromeliaceae), em um ecossistema de restinga. Ciência e cultura, 32(7): 863-867.
- Henriques, R.P.B.; Araujo, D.S.D. & Hay, J.D. 1986. Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. Revista Brasileira de Botânica, 9: 173-189.
- ICMBIO. 2008. Plano de Manejo do Parque Nacional da Restinga da Jurubatiba. Brasília. 801p.
- Inoue, T.; Kato, M.; Kakutani, T.; Suka, T. & Itino, T. 1990. Insect flower relationship in the temperate deciduous forest of Kibune, Kyoto: An overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University, 27: 377 – 462.

- Karst, A.L. & Lechowicz, M.J. 2006. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants? *New Phytologist*, 173 (2):306-312.
- Kovach Computing Services. 2009. Oriana 2.0 <http://www.kovcomp.co.uk>.
- Lehn, C.R. 2008. Aspectos estruturais e fenológicos de uma população de *Danaea sellowiana* C. Presl. (Marattiaceae) em uma Floresta Estacional Semidecidual no Brasil Central. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande.
- Lehn, C.R.; Schmitt, J.L. & Windisch, P.G. 2002. Aspectos do desenvolvimento vegetativo de *Rumohra adiantiformis* (Forst.) Ching. (Pteridophyta/Dryopteridaceae), em condições naturais. *Revista Estadual*, 25: 21-28.
- Machado, N.C. 2013 Aspectos fenológicos de espécies arbóreas e arbustivas em formações vegetacionais abertas no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Carapebus, Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- de Mattos, E.A.; Braz, M.I.G.; Cavalin, P.O.; Rosado, B.H.P.; Gomes, J.M.; Martins, I. S.T. & Arruda, R.C.O. 2004. Variação espacial e temporal em parâmetros fisiocológicos de plantas. In: Rocha, C.F.D.; Esteves, F.A. & Scarano, F.R. (orgs.) Pesquisa de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação. São Carlos, RIMA, Pp. 99-116.
- McElwain, J.C. 2011 Ferns: a xylem success story. *New Phytologist*, 192: 307–310.
- Menzel, A.; Sparks, T.H.; Estrella, N.; Koch, E.; Aasa, A.; Ahas, R.; Alm-Kuber, K.; Bissolli, P.; Braslavská, O.; Briede, A.; Chmielewski, F.M.; Crepinsek, Z.; Curnel, Y.; Dahl, A.; Defila, C.; Donnelly, A.; Filella, I.; Jactzak, K.; Mage F.; Mestre, A.; Nordli Peñuelas J.; Pirinen, P.; Remisová, V.; Scheifinger, H.; Striz, M.; Wielgolaski, F.E.; Zach, S. & Züst, A. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12:1–8.
- Mehltreter, K. 2006. Leaf Phenology of Climbing Fern *Lygodium venustum* in Semideciduous Lowland Forest on the Gulf of Mexico. *American Fern Journal*, 96:21-30.
- Mehltreter, K. 2008. Phenology and habitat specificity of tropical ferns. In: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (Eds.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. 1^a ed. Cambridge University Press, New York.
- Miranda, A.M. 2006. Estudo fenológico de *Cyclodium meniscioides* (Willd.) C. Presl (Dryopteridaceae – Monilophyta) na Mata da Piedade, Usina São José (Igarassu, Pernambuco – Brasil). Monografia em Ciências Biológicas. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- Miranda, A.M. 2008. Fenologia de duas espécies de pteridófitas (Blechnaceae – Monilophyta) na Floresta Atlântica Nordeste. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

- Morellato, P.C. & Leitão-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian Forest. *Biotropica*, 28:180-191.
- Page, C.N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119 (1) 1-33.
- Paoli, L. & Landi, M. 2013. The photosynthetic performance of sterile and fertile sporophytes in a natural population of the fern *Dryopteris affinis*. *Photosynthetica*, 51 (2): 312-316.
- Pellegrino, A.C.; Peñaflor, M.F.; Nardi, C.; Bezner-Kerr, W.; Guglielmo, C.G.; Bento J.M. & McNeil, J.N. 2013. Weather forecasting by insects: modified sexual behaviour in response to atmospheric pressure changes. *PLoS ONE* 8(10): e75004. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075004>.
- Pittermann, J.; Brodersen, C. & Watkins Jr, J.E. 2013. The physiological resilience of ferns porophytes and gametophytes: advances in water relations of fern insights into an old lineage. *Frontier in plant science*, 4: 285.
- Portugal, A.S. (capítulo 1). 2019. Tamanho do esporófito de samambaias da restinga como modelo de estudo na correlação entre variável microclimática e ecofisiológica. In Portugal, A.S. 2019. *Ecofisiologia de duas espécies de samambaias em diferentes fitofisionomias do parque nacional da restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil*. Tese de doutorado Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Portugal, A.S. (capítulo 2). 2019. Contrastes na disponibilidade de luz e água na extensão do nicho e ecofisiologia de duas samambaias tropicais. In Portugal, A.S. 2019. *Ecofisiologia de duas espécies de samambaias em diferentes fitofisionomias do parque nacional da restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil*. Tese de doutorado Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Ranal, M.A. 1995. Estabelecimento de pteridófitas em Mata Mesófila Semidecídua do estado de São Paulo. 3. Fenologia e sobrevivência dos indivíduos. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 777-787.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 16:179-214.
- Riano, K. & Briones, O. 2013. Leaf physiological response to light environment of three tree fern species in a Mexican cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 29: 217-228.
- Rodarte, A.T.A. 2008. Caracterização espacial, temporal e biologia floral das espécies de restinga, com ênfase nos recursos florais. Tese (Doutorado) UFRJ/Museu Nacional/Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica).

- Saldaña, A.; Gianoli, E. & Lusk, C.H. 2005. Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia*, 145: 252-257.
- Sanches, P.A. 2017. Efeito na pressão barométrica no comportamento alimentar de *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepdoptera: Noctuide) e na indução de defesas em plantas de milho(*Zea mays* L.). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
- Santos, MG. 2007. Riqueza, distribuição e conservação das pteridófitas nas restingas fluminenses, Brasil. Tese de Doutorado, Museu Nacional - UFRJ, Rio de Janeiro.
- Sawamura, M; Kawakita, A. & Kato. M. 2009. Fern – spore-feeder interaction in temperate forests in Japan: spring phenology and spore-feeding insect community. *American Journal of Botany*, 96(3): 594–604.
- Scarano, F.R.; Duarte, H.M.; Franco, A.C.; Geßler, A.; de Mattos, E.A.; Rennenberg, H. & Luttge, U. 2015. Physiological synecology of tree species in relation to geographic distribution and ecophysiological parameters at the Atlantic forest periphery in Brazil: an overview. *Trees*, 19: 493–496. DOI 10.1007/s00468-005-0420-9.
- Schmitt, J.L. & Windisch, P.G. 2005. Aspectos ecológicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*, 19: 859-865.
- Schmitt, J.L. & Windisch, P.G. 2007. Estrutura populacional e desenvolvimento da fase esporofítica de *Cyathea delgadii* Sternb. (Cyatheaceae, Monilophyta) no Sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21: 731-740.
- Schmitt, J.L. & Windisch, P.G. 2012. Caudex growth and phenology of *Cyathea atrovirens*(Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) in secondary forest, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 72:397-405.
- Schmitt, J.L.; Schneider, P.H. & Windisch, P.G. 2009. Crescimento do cáudice e fenologia de *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae) no sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 23: 282- 291.
- Silva, F.C. L. 2008. Ecofisiologia de Cyatheaceae (Monilophyta): Fenologia, banco de esporos, anatomia e germinação. Tese (doutorado) apresentada ao programa de pós graduação em biologia vegetal da Universidade Federal de Pernambuco.
- Souza, K.R.S.; Alves, G.D. & Barros, I.C.L. 2007. Fenologia de *Anemia tomentosa* (Sav.) Sw.var. *anthriscifolia* (Schrad.) Mickel em fragmento de Floresta Semidecídua, Nazaré da Mata, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, 5: 486-488.
- Sugita, N.; Ootsuki, R.; Fujita, T.; Murakami, N. e Ueda, K. 2013. Possible spore dispersal of a bird-nest fern *Asplenium setoi* by Bonin flying foxes *Pteropus pselaphon*. *Mammal Study*, 38: 225-229.

- Tanner, E.V.J. 1983. Leaf demography and growth of the tree fern *Cyathea pubescens* Mett. ex Kuhn in Jamaica. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 87: 213- 227.
- Tryon, R.M. & Tryon A.F. 1982. *Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York.
- Uriartt, G.L. 2012. Fenologia de *Cyathea atrovirens* (Langsd & Fisch) Domin (Cyatheaceae) em três habitats com diferentes estágios de sucessão, Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Feevale, Novo Hamburgo.
- Van SChaik, C.P.; Terborgh, J.W. & Wright S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:353-377.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. New Jersey, Pearson, 523p.

ANEXO I – Gráficos de estatística circular para produção de folhas e fertilidade *Serpocaulon triseriale*

Folhas estéreis (Figura 6)

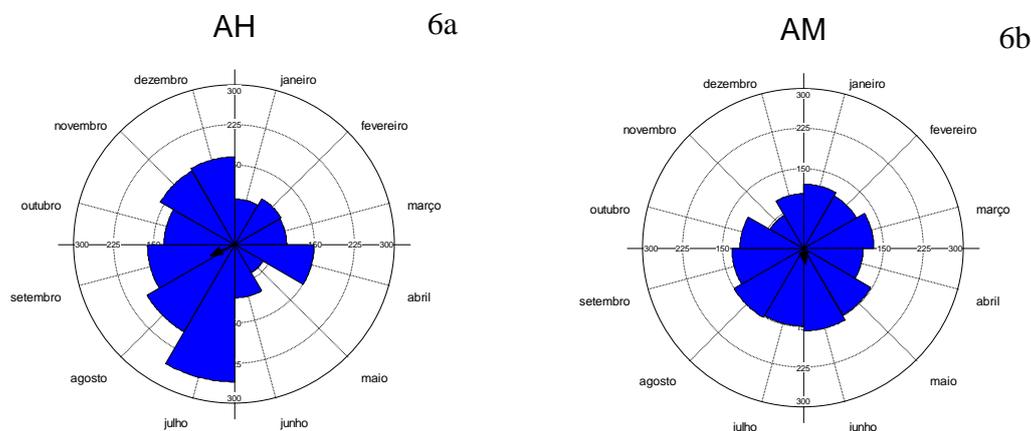


Figura 6. Análise circular das folhas estéreis de *Serpocaulon triseriale*. 6a. Folhas estéreis em AH (ambiente de restrição hídrica). 6b. Folhas estéreis em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folhas férteis com esporos em formação (Figura 7)

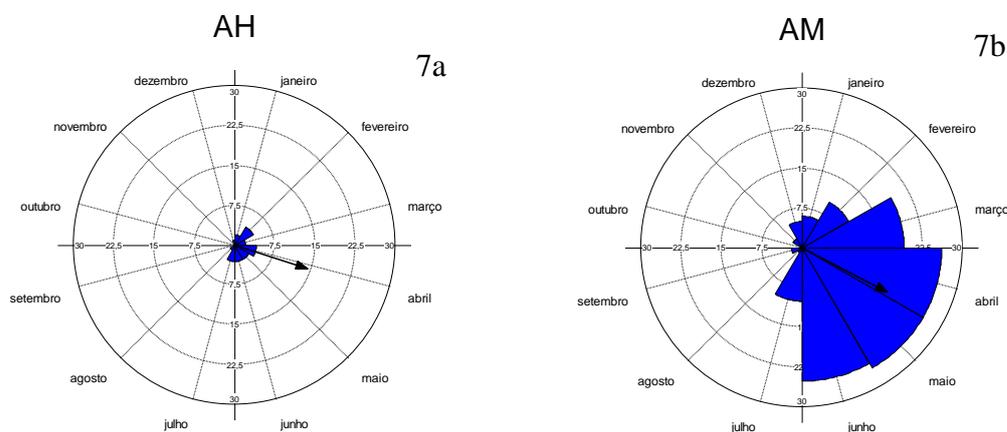


Figura 7. Análise circular das folhas férteis com esporos em formação de *Serpocaulon triseriale*. 7a. Folhas férteis com esporos em formação na categoria AH (ambiente de restrição hídrica). 7b. Folhas férteis com esporos em formação na categoria AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folhas férteis com esporos maduros (Figura 8)

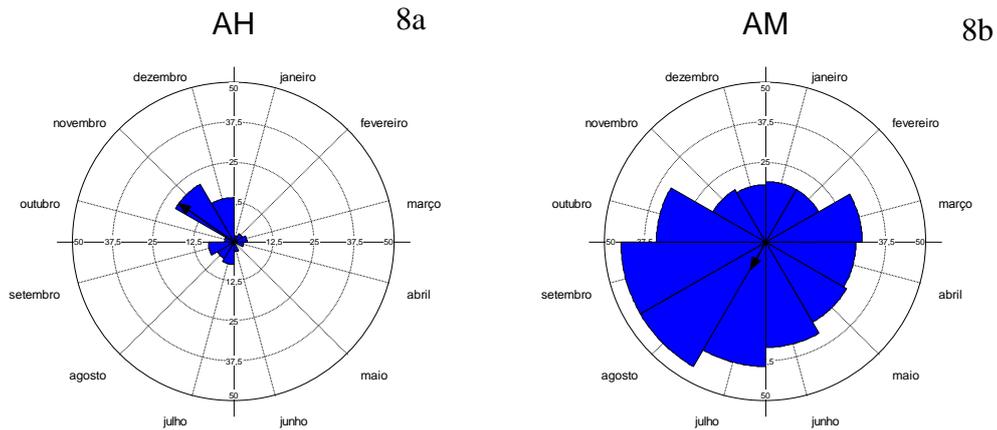


Figura 8. Análise circular das folhas férteis com esporos maduros de *Serpocaulon triseriale*. 8a. Folhas férteis com esporos maduros em AH (ambiente de restrição hídrica). 8b. Folhas férteis com esporos maduros em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folhas férteis com esporos totalmente liberados (Figura 9)

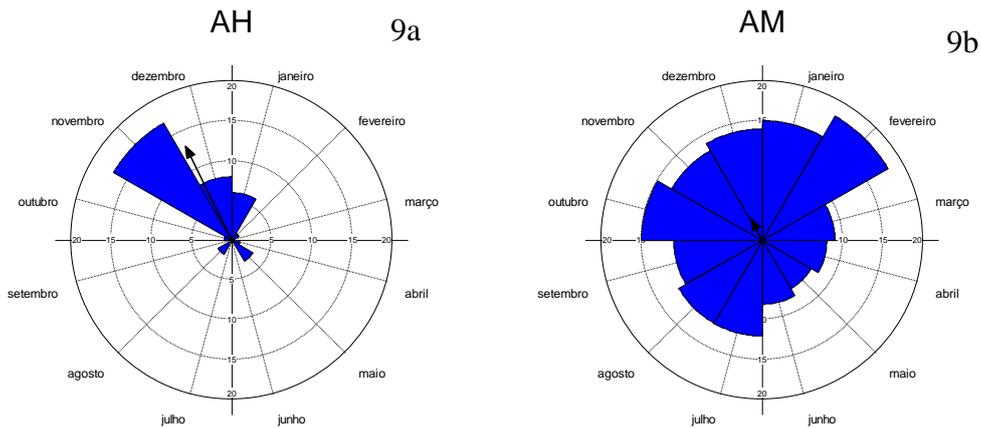


Figura 9. Análise circular das folhas férteis com esporos maduros de *Serpocaulon triseriale*. 9a. Folhas férteis com esporos maduros em AH (ambiente de restrição hídrica). 9b. Folhas férteis com esporos maduros em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folha Senescente estéril (Figura 10)

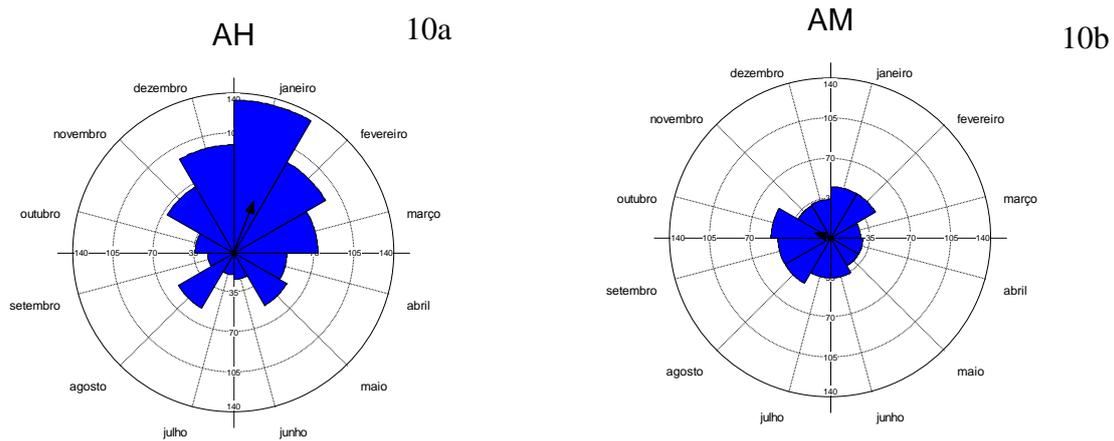


Figura 10. Análise circular das folhas senescentes estéreis de *Serpocaulon triseriale*. 10a. Folhas senescentes estéreis em AH (ambiente de restrição hídrica). 10b. Folhas senescentes estéreis em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folha Senescente fértil (Figura 11)

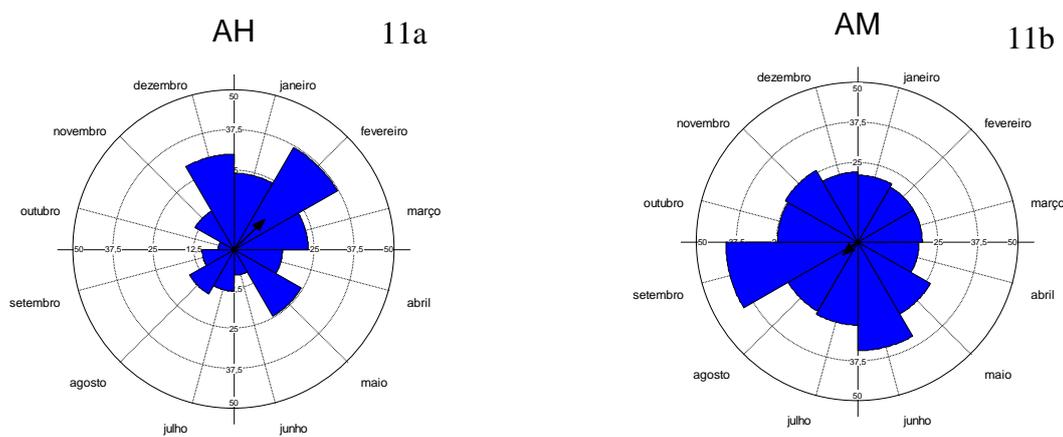


Figura 11. Análise circular das folhas férteis com esporos maduros de *Serpocaulon triseriale*. 11a. Folhas férteis com esporos maduros em AH (ambiente de restrição hídrica). 11b. Folhas férteis com esporos maduros em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folhas em estágio de báculo (figura 12)

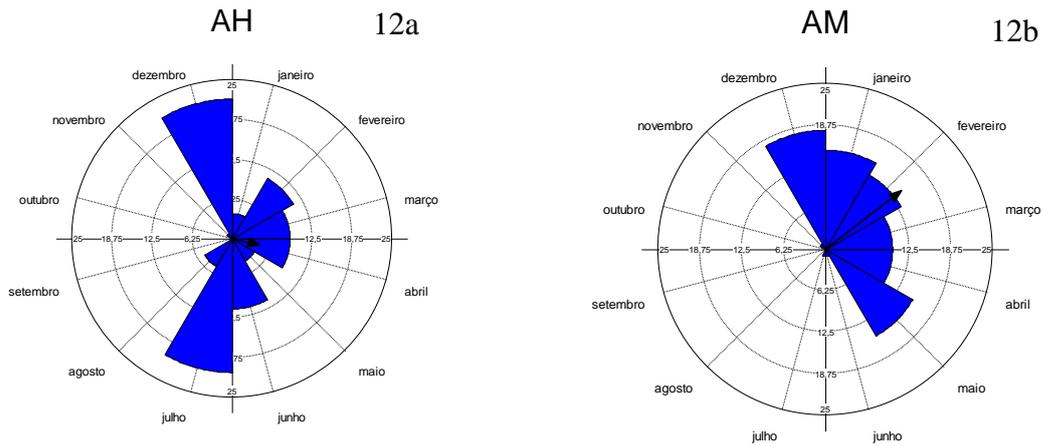


Figura 12. Análise circular das folhas em estágio de báculos de *Serpocaulon triseriale*. 12a. Folhas em estágio de báculos na categoria de formação AH (ambiente de restrição hídrica). 12b. Folhas em estágio de báculos na categoria de formação AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

ANEXO II - Gráficos de estatística circular para produção de folhas e fertilidade
Telmatoblechnum serrulatum

Folha estéril (Figura 13)

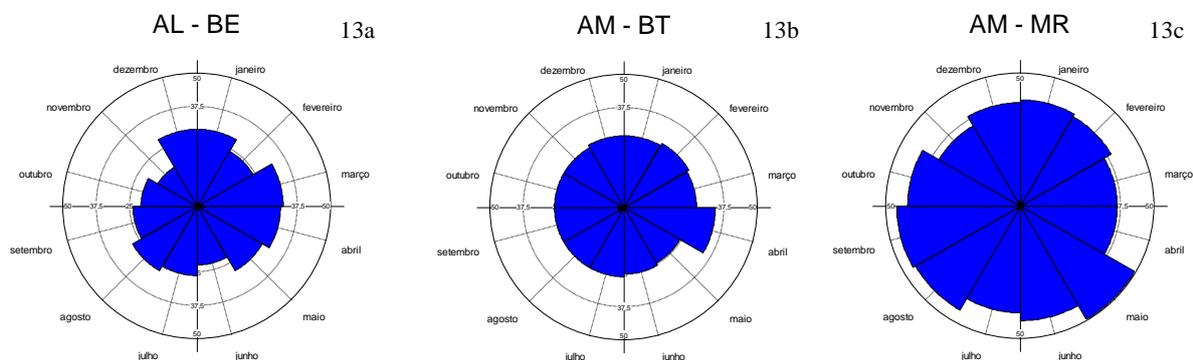


Figura 13. Análise circular das folhas estéreis de *Telmatoblechnum serrulatum*. 13a. Folhas estéreis em AL (ambiente de alta intensidade luminosa) - BE - Brejo seco da mata de ericácea. 13b. Folhas estéreis em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com predomínio de *Bonectia stricta*. 13c. Folhas estéreis AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folha senescente (Figura 14)

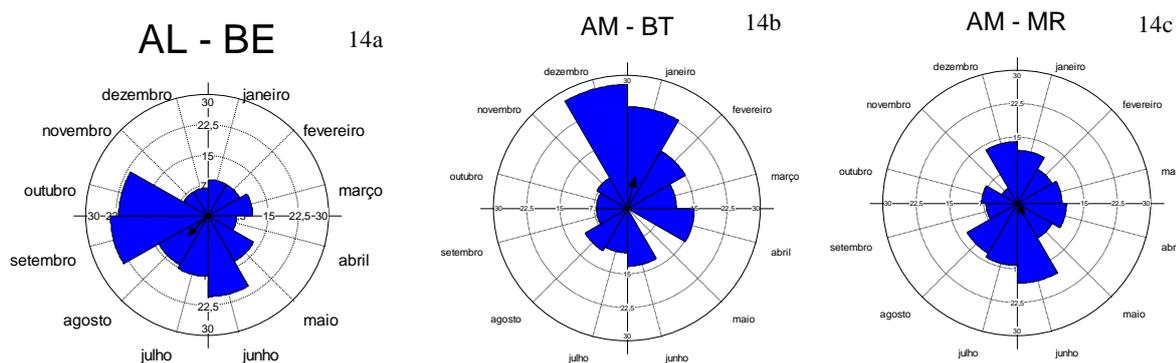


Figura 14. Análise circular das folhas senescentes de *Telmatoblechnum serrulatum*. 14a. Folhas senescentes em AL (ambiente de alta intensidade luminosa) – BE - formação Brejo seco da mata de ericácea. 14b. Folhas senescentes em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. 14c. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folhas férteis com esporos em formação, maduros e totalmente liberados (Figura 15)

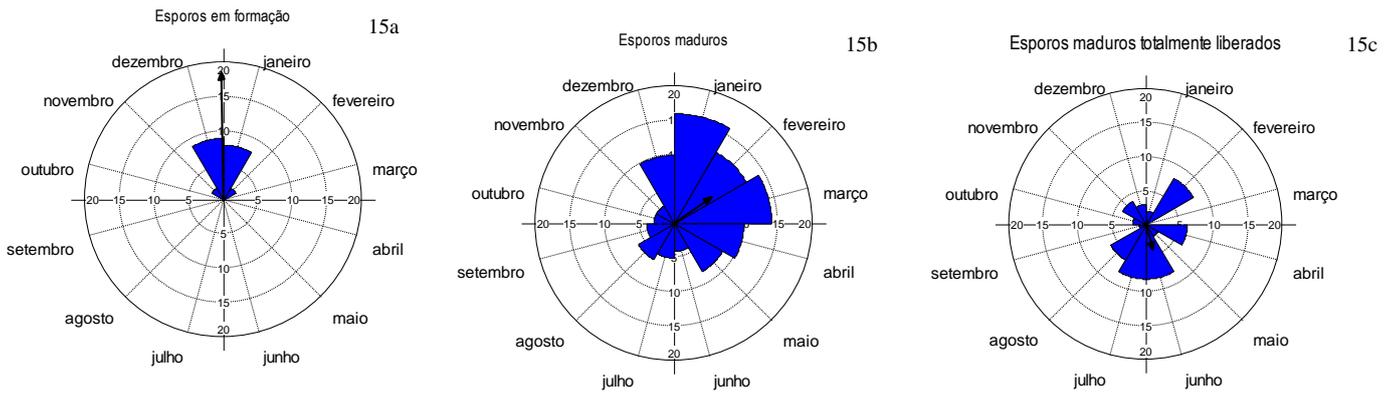


Figura 15. Análise circular das folhas férteis com esporos em formação (16a), maduros (16b) e totalmente liberados (16c) de *Telmatoblechnum serrulatum* em AL (ambiente de alta intensidade luminosa) – BE - formação Brejo seco da mata de ericácea. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

Folhas em estágio de báculo (Figura 16)

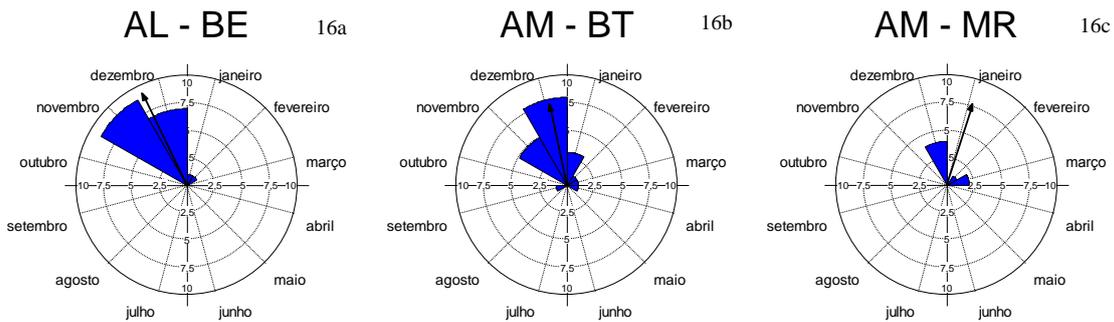


Figura 16. Análise circular das folhas senescentes de *Telmatoblechnum serrulatum*. 16a: folhas senescentes em AL (ambiente de alta intensidade luminosa) – BE - formação Brejo seco da mata de ericácea. 16b: folhas senescentes em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. 16c: folhas senescentes em AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – MR - Mata de Restinga. As barras azuis indicam o índice de atividade (IA). O vetor indica o ângulo médio de ocorrência da fenofase. O comprimento do vetor médio expressa o índice r .

ANEXO III – Resultados dos testes de estatística circular para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil

Resultados dos testes de estatística circular para *Serpocaulon triseriale* e *Telmatoblechnum serrulatum* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. AH (ambiente de restrição hídrica) – AL (ambiente de alta intensidade luminosa) - BE - formação Brejo seco da mata de ericácea. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo) – BT - Herbácea brejosa com *Bonectia stricta*. AM (Ambiente de menor luminosidade e alta umidade do solo). ns – não houve diferença significativa

Espécie/ categoria		Fenofase	Ângulo médio	Teste de Rayleigh (z)	Rayleigh (p)	
<i>S. triseriale</i>	AH	Báculo	102,551°	3	27,6	
	AM		52,158°	ns	Ns	
<i>T. serrulatum</i>	AL		334,025°	15,4	Ns	
	AM (BT)		347,807°	11,4	Ns	
	AM (MR)		17,493°	4,1	Ns	
<i>S. triseriale</i>	AH		Folha Estéril	244,154°	44,8	15,7
	AM	171,468°		ns	Ns	
<i>T. serrulatum</i>	AL	93,934°		1,5	Ns	
	AM (BT)	65,104°		ns	Ns	
	AM (MR)	204,712°		ns	Ns	
<i>S. triseriale</i>	AH	Esporos Imaturos		108,35°	5,2	47
<i>S. triseriale</i>	AM		117,626°	ns	Ns	
<i>T. serrulatum</i>	AL		359,23°	18	Ns	
<i>S. triseriale</i>	AH	Esporos Maduros	305°	12,8	14	
<i>S. triseriale</i>	AM		208,104°	ns	Ns	
<i>T. serrulatum</i>	AL		54,919°	10,4	Ns	
<i>S. triseriale</i>	AH	Esporos liberados	333,908°	16,7	3,1	
<i>S. triseriale</i>	AM		332,859°	ns	Ns	
<i>T. serrulatum</i>	AL		163,813°	1,8	Ns	
<i>S. triseriale</i>	AH	FS	Estéril	20,976°	83,6	4,7
			Fértil	45,603°	15,6	4,5
<i>S. triseriale</i>	AM	FS	Estéril	285,964°	ns	Ns
			Fértil	229,391°	ns	Ns
<i>T. serrulatum</i>	AL	Folha Senescente	223,759°	8,1	Ns	
<i>T. serrulatum</i>	AM (BT)		13,442°	8,6	Ns	
<i>T. serrulatum</i>	AM (MR)		150°	1,5	Ns	

Considerações finais

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nas vegetação de restinga são encontradas padrões de distribuição muito distinto entre as espécies e que mostram relações específicas com as variáveis ambientais e parâmetros fisiológicos. Um destes padrões está na resultante de uma variação fenotípica a vários micro-habitats e o outro padrão, extrema especialização as fitofisionomias. Neste sentido paradoxal *T. serrulatum* e *S.triseriale* apresentam ampla distribuição em gradientes de luz e sombra, seca e umidade do solo. Apresentam ajustes das características morfofisiológicas e dos parâmetros fotossintéticos, bem como elevados valores na utilização dos recursos abióticos água e luz nas distintas categorias ambientais. Mais além, estas espécies possuem ajustes deferenciais das suas fenofases para gradientes ambientais tendo na quantidade de água e temperatura parâmetros determinantes para marcar a sazonalidade.

T. serrulatum e *S.triseriale* apresentaram duas síndromes distintas que possuem congruências morfológicas, ecofisiológicas e fenológicas: alongamento ou encurtamento e invernização ou não invernização foliar. Estas síndromes permitem alterar o desempenho destas espécies nos diferentes micro-habitats. A síndromes de alongamento ocorreram nos espécimes em ambientes sombreados e com alta quantidade de água no solo, tendo estes elevados valores de clorofila *b* e dissipação fotoquímica. Já a síndrome de encurtamento ocorreu em ambientes com alta intensidade luminosa e secos e os indivíduos apresentaram elevados valores de carotenóides totais, massa por unidade de folha, suculência e densidade foliar e maior dissipação não fotoquímica.

Foram encontradas folhas não invernadas para *S. triseriale* e *T. serrulatum* nos ambientes mais restritivos de água ou com alta intensidade luminosa, com maior produção foliar e menor longevidade. Neste ambiente, antes do recrutamento de novas folhas estéreis, há maior quantidade de folhas senescentes em relação às folhas estéreis, destacando a renovação das folhas destas populações frente ao início das estações. Além disso, as folhas não invernadas apresentam características fisiológicas como correlação negativa de A/N e positiva com MFA/N , além de maiores valores de suculência. Já nos ambientes com maiores umidade solo e sombreamento foram observadas folhas invernadas, com menor taxa de produção foliar e maior longevidade. Além disso, espécimes de folhas não invernadas possuem menor quantidade de folhas senescente em relação às folhas estéreis durante todo o período do ano. As características fisiológicas

destas folhas possuem correlação positiva de A/N e negativa com MFA/N e os menores valores de suculência.

Para *T. serrulatum* propomos uma nova categoria de folhas invernadas, as de curto prazo. Em uma das populações de *T. serrulatum* analisadas, a fenologia, devido às pressões bióticas, se caracterizou como a de folha não invernada com menor longevidade, contudo à partir das análises fisiológicas a caracterização desta população seria de folhas invernadas. Destacamos que as classificações de invernização criadas para samambaias de climas temperados, assim como as métricas para a classificação, não abarcam toda a variação fenotípica que as samambaias tropicais que podem apresentar uma maior multiplicidade ambiental.

O desempenho ecofisiológico foi frequentemente, mas nem sempre, relacionado positivamente aos maiores valores de cobertura do solo e extensão de nicho. Tanto *T. serrulatum* quanto *S. triseriale* apresentaram em ambientes intermediários menor cobertura, sugerindo competição por recursos. Estes ambientes se caracterizaram por alta frequência de *sunflex* e de maiores valores de déficit de pressão de vapor. Como mecanismos morfofisiológicos a persistência neste ambiente, além da síndrome de encurtamento e folhas não invernadas, foi encontrada alta dissipação não fotoquímica da fluorescência da clorofila, como mecanismo de regulação e fotoproteção ao estresse da variação rápida da luminosidade. Porém, todos estes ajustes não são suficientes para proteger o PSII de *S. triseriale*, tendo sido observado fotoinibição esta espécie neste ambiente.

S. triseriale que ocorre em áreas sombreadas e de maior conteúdo de água no solo possuem indivíduos com maiores alturas, cobertura relativa e total. Porém, e isto não está refletido em maiores potências de assimilação fotossintética e aquisição de carbono. Para *T. serrulatum* na área de alta iluminação ocorre espécimes de menores alturas, junto de maior cobertura, maior assimilação fotossintética e menor aquisição de carbono. Para estas samambaias as mudanças ecofisiológicas no indivíduo influenciariam mais do que os fatores edáfico para a distribuição destas espécies. As caracterizações populacionais das duas espécies evidencia um efeito de massa em grandes coberturas totais que não refletem necessariamente os melhores locais de desempenho fisiológico, obscurecendo questões de filtragem ambiental.

A amplitude do nicho foi maior em *T. serrulatum* do que para *S. triseriale*. Para *S. triseriale* a correlação positiva entre tamanho e dissipação não fotoquímica (NQP) e correlação negativa entre tamanho e dissipação fotoquímica (qP) e F_v/F_0 , evidenciam

atenuação do estresse fisiológico em algumas formações. Além disso, *S. triseriale* apresenta menores índices de utilização de recurso, e os fatores físico-químicos limitam mais o seu estabelecimento do que a competição.

As duas espécies de samambaias demonstram convergência os atributos foliares (MFA, SUC, DEN e ESP), e os maiores valores de assimilação fotossintética em folhas não invernadas e modulação do tamanho a ajustes ecofisiológicos, apesar destes parâmetros apresentarem valores discrepantes. Entre os ajustes morfofuncionais que mais se destacaram na expressão das características de amplitude do nicho, se destaca a massa por unidade de folha, que foi similar à valores encontrados em outros grupos de samambaias, embora com valores médios menores que as angiospermas. Contudo, as populações de *T. serrulatum* com síndrome de encurtamento apresentaram altos valores de MFA, comparáveis a muitas espécies de angiospermas da restinga. Outro ajuste morfofuncional de destaque é a variação na suculência de todas as populações estudadas, que permitiu a manutenção do estado hídrico foliar tamponando à variação ambiental deste recurso.

Em relação ao esforço reprodutivo, a produção de esporos foi mais intensa em ambientes restritivos, sendo a fenologia influenciada mais por variações micro climática do que endógena. A produção de esporos teve início com maior quantidade de água no ambientes. O período de maturação e liberação variou dentro dos micro-habits, tendo maior ocorrência em períodos mais úmidos, mas com liberação de esporos também ocorrendo em estações mais secas, sendo importante para a formação de banco de esporos. A fenologia de *S. triseriale* e *T. serrulatum* mostram características completamente distintas das angiospermas da restinga com longos períodos reprodutivos. Além disso, o padrão de produção sazonal de folhas estéreis tem como estratégia sobrepujar limitações na baixa capacidade de modificar as estrutura morfofoliar.

Mesmo as restingas sendo ambiente geologicamente recente, o padrão de distribuição espacial das samambaias, mostram que as estratégias ecofisiológicas das divergem, em relação ao grupo das angiospermas, em espacial para a reprodução e produção foliar e converge para alguns atributos morfofuncionais. A tolerância a condições de gradientes ambientais de luz e água podem ser mais difundida nas samambaias tropicais, que se estabelecem em áreas de baixas altitudes, do que se pressupunha e com nuances interessantes a compreensão diversidade ecofisiológica e da história ambiental nos trópicos. A amplitude de distribuição das samambaias devem

incluir características relacionadas à economia de água, pois este aparenta ser um fator essencial para a compreensão da ecofisiologia destas samambaias nos ambientes de baixa retenção hídrica como solos arenosos.

Nossos resultados apresentam novos modelos de comportamentos ecofisiológicos para as espécies de samambaias e diversidade ecológica para um grupo que a muito foi negligenciado no estudo da flora brasileira.

PERSPECTIVAS FUTURAS

As perspectivas no estudo da ecofisiologia de samambaias são amplas para o Brasil. Um dos objetivos deste estudo é estimular a pesquisa investigativa no tema e para tanto, algumas perspectivas são apresentadas.

1 – **Efeito do tamanho da fronde.** Entender com de diferentes classes de tamanho e de respostas ecofisiológicas a diversas da estrutura genética destas populações.

2- **Anatomia foliar.** Avaliar a anatomia ecológica de *S. triseriale* e *T.serrulatum* de forma a esclarecer outras características presente nestas espécies que permitem o estabelecimento nos diferentes habitats de restinga.

3- **Ultra estrutura.** Compreender quais diferenças estão presentes na ultraestrutura de organelas, como cloroplasto, peroxissomas e mitocôndria que permitem a variação ecofisiológica da fotossíntese para as espécies *S. triseriale* e *T.serrulatum*.

4- **Absorção e uso de luz.** Os baixos níveis de qP indicam que as samambaias *S. triseriale* e *T.serrulatum* podem estar usando a via da fotorespiração como recurso de sobrevivência ao ambiente sombreado de restinga. Elucidar este mecanismo e entender se ele é comum ou não as outras espécies de samambaias da restinga.

5- **Regulação estomática.** Para *S. triseriale* houve rápida diminuição na condutância estomática com acentuado aumento do dióxido de carbono, sendo possível para esta espécie, em determinadas condições ambientais, o incremento de ABA devido ao estresse hídrico, sendo a modulação do comportamento passivo/ativo para as

samambaias uma estratégia de sobrevivência as flutuações do déficit de vapor de pressão.

6- **Fenologia de longa duração.** Estudos fenológicos de longo prazo das espécies de samambaia de ampla ocorrência na restinga para averiguar se ocorre repetição destes padrões fenológicos. No período de observação deste estudo as chuvas se estenderam até maio, podendo o prolongamento ter influenciado as fenofases. Além disso, estas espécies de ampla ocorrência na restinga são bons modelos para a compreensão dos efeitos das mudanças climáticas globais na restinga.

7- **Esforço reprodutivo.** A compreensão da dinâmica de produção e estocagem de esporos para samambaias da restinga. Todas as samambaias das restingas possuem sincronia no início da estação chuvosa e longa produção de esporos?

8- **Clonalidade.** A integração fisiológica intraclonal ocorre em vários grupos que possuem rizoma. Esta integração pode influenciar diretamente os parâmetros ecofisiológicos para as espécies de samambaias com rizomas, principalmente na dinâmica de folha estéril e fértil. Teriam as samambaias da restinga divergência ou convergência de respostas da dinâmica folha estéril e folha fértil?

9- **Interações bióticas.** A herbívora possui valor ecológico diferencial para as samambaias frente ao grupo das angiospermas. Sendo assim, porventura samambaias que possam ter distintos ângulos médios de esporulação, possuiria herbívoros heteroespecíficos das demais samambaias? Qual a relação entre tempo de esporulação e ciclo de vida dos herbívoros? Qual impacto das interações bióticas para a biologia das populações de *T. serrulatum* e *S. triseriale*?

10- **Ecologia evolutiva.** Para alguns grupos de plantas a sobrevivência em gradientes de luz e sombra, seca e água são devido à produção de metabolitos secundários associados aos endofíticos. Para o grupo das samambaias, devido às particularidades ecológicas evolutivas, esta associação pode ser mais difundida em ambientes estressantes e podem elucidar estratégias de colonização em ambientes de restinga.