

UNIVERSIDADE SANTA CECÍLIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SUSTENTABILIDADE
DE ECOSISTEMAS COSTEIROS E MARINHOS

VICTÓRIA MASSON

**Entre o mar e a Serra: padrão estrutural e
heterogeneidade florística em Florestas Altas de Restinga
ao longo de uma planície costeira do Estado de São Paulo**

SANTOS

2026

VICTÓRIA MASSON

Entre o mar e a Serra: padrão estrutural e heterogeneidade florística em Florestas Altas de Restinga ao longo de uma planície costeira do Estado de São Paulo

Dissertação apresentada a Universidade Santa Cecília como parte dos requisitos para obtenção de título de Mestre em Ecologia, sob a orientação da Profa. Dra. Mara Angelina Galvão Magenta e coorientação do Prof. Dr. Paulo de Salles Penteado Sampaio.

SANTOS

2026

581.73
M372e

Masson, Victória.

Entre o mar e a Serra: padrão estrutural e heterogeneidade florística em Florestas Altas de Restinga ao longo de uma planície costeira do Estado de São Paulo / Victória Masson.

2026.

51 f.

Orientador: Dra. Mara Angelina Galvão Magenta.

Coorientador: Dr. Paulo de Salles Penteado Sampaio.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Santa Cecília, Programa de pós-graduação em Mestrado em Ecologia, Santos, SP, 2026.

1. Biodiversidade. 2. Ecossistemas costeiros. 3. Conservação. 4. Ecologia Tropical. I. Magenta, Mara Angelina Galvão. II. Entre o mar e a Serra: padrão estrutural e heterogeneidade florística em Florestas Altas de Restinga ao longo de uma planície costeira do Estado de São Paulo.

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Cristina e Sérgio, por sempre incentivarem a educação e por terem me proporcionado a oportunidade de escolher trilhar este caminho. À minha querida e amada Vó Maria (*In memoriam*).

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Mara Angelina Galvão Magenta, pela orientação, dedicação e por todo o esforço depositado nesta pesquisa. Agradeço por sempre manter as portas abertas e disponibilizar os equipamentos do Laboratório de Pesquisas em Ecologia Costeira (LPECosteira).

Ao coorientador, Prof. Dr. Paulo de Salles Penteado Sampaio, por acreditar no trabalho, pelo entusiasmo e pela confiança, por sempre disponibilizar os materiais do Herbário da Universidade Santa Cecília (HUSC) e por toda a atenção em garantir o acesso a tudo o que foi necessário para as atividades de campo.

A ambos, agradeço imensamente pelas muitas horas dedicadas à identificação do material botânico e por todo o conhecimento compartilhado. Foi um grande aprendizado!

Ao pesquisador Marcos Vinicius Nakasato, agradeço pelo desafio de mergulhar nas florestas de restinga e na ecologia desse ecossistema e de suas tantas complexidades. Sou grata pelas inúmeras reuniões, inclusive em feriados e depois do expediente, pela constante disposição e paciência em ensinar e aprimorar este trabalho. Muito obrigada, Sato!

À curadora do Herbário da Universidade Santa Cecília (HUSC), Zélia Rodrigues de Mello, minha amiga, que sempre incentivou dar esse próximo passo, desde a época da graduação. Sou eternamente grata por todo o apoio, parceria e por estar ao meu lado, sempre me ajudando a seguir em frente.

À Profa. Dra. Laís Samira Correia Nunes, pelos ensinamentos passados nas disciplinas, saídas de campo e também por todo o incentivo ao longo dessa trajetória. À Profa. Dra. Milena Ramires, pela troca em sala de aula, pelas conversas e conselhos tão importantes. À Prof. Dra. Ursulla Pereira de Souza, nossa coordenadora por todo acompanhamento, atenção e cuidado mesmo muito, muito ocupada.

Ao corpo docente do PPG-ECOMAR, deixo minha gratidão por todo o conhecimento transmitido e compartilhado. À Secretaria da Pós-Graduação, agradeço pela disponibilidade constante em esclarecer dúvidas e pela atenção em garantir que cada etapa fosse cumprida. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível

Superior (CAPES), pelo apoio concedido. Aos meus colegas de turma, que com toda certeza deixaram o caminho mais leve e divertido, muito obrigada!

Aos membros das bancas de Qualificação e Apresentação Final, Prof. Dr. Fábio Giordano e Dra. Laís Samira Correia Nunes, agradeço pelas valiosas contribuições e por toda a seriedade dedicado às avaliações. Ao Prof. Dr. João Vicente Coffani Nunes, pela disponibilidade e por aceitar contribuir de maneira significativa para este estudo.

À gestão do Parque Estadual Restinga de Bertiooga (PERB), por todo o suporte ao desenvolvimento deste trabalho, e às monitoras e aos monitores da unidade, pelo auxílio no agendamento das atividades de campo e pela constante disponibilidade em ajudar. Muito obrigada!

Em especial, às monitoras autônomas e aos monitores autônomos de Bertiooga. Sem a participação, dedicação e esforço de vocês nas coletas, este trabalho não teria sido possível. A cada um, deixo meu sincero agradecimento. Vocês são fantásticos!

Às minhas queridas amigas e aos meus queridos amigos, que ao longo desses dois anos estiveram sempre ao meu lado, apoiando e incentivando, agradeço por todo acolhimento. À minha psicóloga Laura, que foi fundamental para eu ingressar no mestrado e também para concluí-lo (risos).

À minha família, minha mãe Cristina, meu pai Sérgio, meu irmão Gustavo, minha Tia Taci e minha cunhada Sayuri, agradeço, simplesmente, por serem a minha torcida da sorte. Eu amo muito vocês!

Obrigada!

EPÍGRAFE

“A imensidão da floresta, um incessante murmúrio de vida.”

Margaret Mee

RESUMO

As restingas, são ecossistemas costeiros associados à Mata Atlântica, sendo ambientes complexos nos quais variações geológicas, geomorfológicas, pedológicas e edáficas moldam diferentes comunidades vegetais. Em São Paulo, Bertioga abriga parte expressiva da restinga florestal, e o Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB) representa um dos principais remanescentes desse ecossistema, mas ainda há poucos estudos que integrem estrutura, diversidade e composição florística de Florestas Altas de Restinga (FaR) associadas a distintas unidades quaternárias (UQ) como LPTb (Terraços Marinheiros baixos Pleistocênicos), Cx LPTa/LCD (Complexo Terraço Marinho Alto Pleistocênico associado a Depressões Paleolagunares Holocênicas) e LMP (Depósitos Mistos Holocênicos). Este estudo avaliou esses três atributos em três áreas de FaR do PERB (A1, A2 e A3) com 10 parcelas de 100m² por área, totalizando 3.000 m² de amostragem; onde todos os indivíduos arbóreos e palmeiras arborescentes com circunferência à altura do peito (CAP) ≥ 10 cm foram incluídos. Uma nova ocorrência da espécie endêmica do Brasil *Tetrastylidium grandifolium* (Baill.) Sleumer, foi registrada para Bertioga. A partir dos parâmetros estruturais (densidade de indivíduos, altura média, estratificação florestal, área basal total e índice de volume dos troncos) a estrutura florestal foi avaliada pela Análise de Componentes Principais (ACP) e testada por PERMANOVA. As métricas de riqueza e diversidade foram comparadas por ANOVA e Kruskal-Wallis. A composição florística foi calculada por duas matrizes de similaridade (Bray Curtis e Jaccard) e avaliada por PERMANOVA. Considerando as variáveis da estrutura da floresta não houve diferença significativa entre as áreas ($P = 0,5417$) sugerindo uma distribuição uniforme de todas as parcelas, indicando um padrão estrutural da floresta nas três áreas de estudo. Ao analisar os valores médios das métricas de riqueza e diversidade houve diferenças entre as áreas avaliadas, em relação a riqueza de espécies (S) (ANOVA, $F = 3,972$; $p = 0,03$), diversidade de Shannon (H') (ANOVA, $F = 4,612$; $p = 0,02$) e Dominância de Simpson (D) (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 7,814$; $p = 0,02$), a partir do Teste de Tukey e Dunn houveram diferenças significativas entre as Áreas 2 e 3. Na composição florística, considerando a abundância de espécies com o índice de similaridade de Bray-Curtis, a PERMANOVA indicou diferenças estatísticas entre as áreas ($F = 9,657$; $P = 0,0001$). Uma segunda PERMANOVA foi realizada para o índice de Jaccard, que leva em consideração a presença ou ausência das espécies vegetais sem a influência das abundâncias, também indicou diferenças significativas entre as áreas ($F = 5,668$;

P = 0,0001). Em relação ao teste de comparações múltiplas todas as áreas mostraram diferenças significativas (P = 0,0001). Pela ANOSIM (R global = 0,89; p = 0,009), as diferenças entre as áreas seguiram o mesmo padrão do índice de Bray-Curtis. Em conjunto, os resultados indicaram que florestas estruturalmente semelhantes podem sustentar composições florísticas distintas quando associadas a UQ distintas. Esse padrão aponta que uma mesma fisionomia pode apresentar heterogeneidade florística, o que reforça a importância de estratégias de conservação que considerem o mosaico geomorfológico-edáfico e suas fitofisionomias como unidades complementares de manejo, assegurando a manutenção da biodiversidade local.

Palavras-chave: biodiversidade, ecossistemas costeiros, conservação, ecologia tropical.

ABSTRACT

Restinga ecosystems are coastal formations associated with the Atlantic Forest and represent complex environments in which geological, geomorphological, pedological, and edaphic variations shape distinct plant communities. In the state of São Paulo, the municipality of Bertioga harbors a substantial portion of forested restinga, and the Restinga de Bertioga State Park (PERB) represents one of the main remnants of this ecosystem. However, few studies have integrated forest structure, diversity, and floristic composition of Tall Restinga Forests (FaR) associated with distinct Quaternary units. This study evaluated these three attributes in three FaR areas within the PERB established on Quaternary units with contrasting characteristics (LPTb, Cx LPTa/LCD, and LMP). Three areas (A1, A2, and A3) were analyzed, each comprising ten 100 m² plots, totaling 3,000 m² of sampled area, in which all arboreal individuals and arborescent palms with circumference at breast height (CBH) \geq 10 cm were included. A new record of the Brazilian endemic species *Tetrastylidium grandifolium* (Baill.) Sleumer was documented for Bertioga. Forest structure was assessed using Principal Component Analysis (PCA) and tested by PERMANOVA based on structural parameters (individual density, mean height, forest stratification, and trunk volume index). Species richness and diversity metrics were compared using ANOVA and Kruskal–Wallis tests, while floristic composition was evaluated using Bray–Curtis and Jaccard similarity matrices and tested by PERMANOVA. No significant differences in forest structural variables were detected among areas ($P = 0.5417$), indicating a uniform distribution of plots and a convergent structural pattern across the three study areas. In contrast, mean values of richness and diversity metrics differed among areas, with significant differences in species richness (S) (ANOVA, $F = 3.972$; $p = 0.03$), Shannon diversity (H') (ANOVA, $F = 4.612$; $p = 0.02$), and Simpson dominance (D) (Kruskal–Wallis, $\chi^2 = 7.814$; $p = 0.02$), with Tukey's and Dunn's test indicating significant differences between Areas 2 and 3. Regarding floristic composition, PERMANOVA based on Bray–Curtis similarity (species abundance) revealed significant differences among areas ($F = 9.657$; $p = 0.0001$), and multiple comparisons indicated significant differences among all three areas. A second PERMANOVA using the Jaccard index, which considers species presence–absence without the influence of abundance, also detected significant differences among areas ($F = 5.668$; $p = 0.0001$), with all pairwise comparisons being significant ($p = 0.0001$). ANOSIM results

(global $R = 0.89$; $p = 0.009$) followed the same pattern observed for the Bray–Curtis index. Overall, these findings indicate that structurally similar forests may support distinct floristic compositions when associated with different Quaternary units. This pattern, coupled with the complexity of the phytophysiognomic mosaic, suggests that a single forest physiognomy may exhibit marked floristic heterogeneity, reinforcing the importance of conservation strategies that consider geomorphological–edaphic mosaics and their associated phytophysiognomies as complementary management units to ensure the maintenance of local biodiversity.

Keywords: biodiversity, coastal ecosystems, conservation, tropical ecology.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1. Mapa de localização da área do Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB), localizado no município de Bertioga no Estado de São Paulo.....14
- Figura 2. Mapa localização das áreas amostrais (1, 2 e 3) no Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB). Área 1: Itaguapé, Bertioga (SP); Área 2: Guaratuba, Bertioga (SP) e Área 3: Guaratuba, Bertioga (SP).....18
- Figura 3. Resultados das análises dos componentes principais das variáveis da estrutura da vegetação nas áreas de estudo. Os quadrados roxos representam as parcelas da Área 1, os círculos laranjas representam as parcelas da Área 2 e, os triângulos verdes representam as parcelas da Área 3. Em que: A. Basal = Área basal e IVT = Índice de volume dos troncos.....24
- Figura 4. Valores médios (\pm erro padrão) da Riqueza (S), Riqueza estimada (Chao1), Diversidade de Shannon (H') e Diversidade de Simpson (D) para as três Áreas de estudo. Letras distintas representam diferenças significativas nas médias conforme os testes de Tukey e Dunn ($p < 0,05$)26
- Figura 5. Ordenação das parcelas das três áreas de estudo por escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) considerando o índice de similaridade de Bray-Curtis e Jaccard.....28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.	Resumo das áreas amostrais (A1, A2 e A3) no Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB), com indicação da localização aproximada na Planície Costeira de Bertioga, em Floresta Alta de Restinga (FaR) sobre diferentes unidades quaternárias (UQ).....	17
Tabela 2.	As cinco famílias mais representativas em número de espécies nas áreas A1, A2 e A3 de Floresta Alta de Restinga no Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB).....	22
Tabela 3.	Espécies identificadas nas áreas (A1, A2 e A3) no Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB) em Floresta Alta de Restinga sobre unidades quaternárias distintas. enquadradas em categorias de extinção pela Portaria MMA Nº 148/2022 e/ou pela Resolução SMA Nº 057/2026. Status de conservação: vulnerável (VU) e em perigo (EN).....	23

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ACP	Análise de Componentes Principais
ANOSIM	Análise de Similaridades
ANOVA	Análise de Variância
APG IV	Angiosperm phylogeny group IV
CAP	Circunferência à altura do peito
CONAMA	Conselho Nacional do Meio Ambiente
Cx-LPTa/LCD	Complexo entre os depósitos LPTa e LCD
DAP	Diâmetro à altura do peito
FaR	Floresta Alta de Restinga
FTr	Floresta de Transição
HUSC	Herbário da Universidade Santa Cecília
IVT	Índice volumétrico de tronco
LCD	Paleolagunas holocênicas
LCR	Ambientes de baixa encosta
LHF	Terraços fluviais e planícies de inundação holocênicos a atuais
LHTa	Cordões litorâneos e terraços marinhos holocênicos superiores
LHTb	Cordões litorâneos e terraços marinhos holocênicos inferiores
LMP	Ambientes de sedimentação mista com depósitos fluviais e colúvios de baixada
LOL	Planícies de maré atuais
LPF	Terraços fluviais e planícies de inundação provavelmente pleistocênicos
LPTa	Terraços marinhos pleistocênicos altos
LPTb	Terraços marinhos pleistocênicos baixos
NMDS	Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico
PERB	Parque Estadual Restinga de Bertioga
PERMANOVA	Análise de Variância Multivariada Permutacional
Pr	Praias Atuais
RMBS	Região Metropolitana da Baixada Santista
SIMPER	Similaridade Percentual
UC	Unidade de Conservação
UQ	Unidade Quaternária

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	9
2	MATERIAIS E MÉTODOS	13
2.1	Caracterização da área de estudo	13
2.2	Delineamento Amostral	17
2.3	Coleta de dados estruturais da vegetação	18
2.4	Identificação de material botânico	19
2.5	Análise de dados	20
3	RESULTADOS	21
4	DISCUSSÃO	28
5	CONCLUSÃO	35
6	REFERÊNCIAS	37
7	APÊNDICES	46

1 INTRODUÇÃO

No cenário global de conservação, a Floresta Atlântica representa um *hotspot* por concentrar elevada diversidade vegetal (20.071 espécies) e alto índice de endemismo (8.366 espécies), mesmo diante da fragmentação intensa de sua paisagem ecologicamente heterogênea e distribuída nos 27,60% restantes da cobertura vegetal original (Mittermeier et al. 2011; Rezende et al. 2018; MapBiomas 2025; Flora e Funga do Brasil 2025). A restinga é um ecossistema costeiro associado ao domínio da Mata Atlântica (Araujo e Pereira 2009; Menezes et al. 2010) e está entre os mais ameaçados, tanto pelo avanço da urbanização sobre zonas costeiras, que intensifica a pressão nesses ambientes, sobretudo no litoral paulista (Pardal et al. 2024), quanto pelas mudanças climáticas e pela invasão biológica (Zamith e Scarano 2006).

A vegetação de Restinga, embora espacialmente restrita às zonas costeiras, constitui um ecossistema complexo com fitofisionomias diversas que formam um mosaico ao longo de toda sua distribuição geográfica (Scarano, 2009; Marques et al. 2015; Rabelo et al. 2024). Entre as fitofisionomias que compõem o mosaico vegetacional das planícies costeiras (Scarano 2002) se destacam as formações florestais de restinga, geralmente vinculadas a depósitos pleistocênicos e holocênicos. Essas formações refletem a interação entre fatores geológicos, pedológicos e hidrológicos, formando comunidades geo-pedológicas diretamente relacionadas à gênese e à evolução do substrato (Souza 2007; Souza et al. 2009; Pinto-Sobrinho et al. 2011).

No Estado de São Paulo, a Restinga Florestal representa cerca de 1% (~ 240 mil ha) do território (~ 24,82 milhões ha). Em Bertioga, essa vegetação corresponde a cerca de 6% (~ 14,5 mil ha) do total estadual o que destaca a relevância local para a conservação das Restingas (MapBiomas 2025). O Parque Estadual Restinga de Bertioga protege em torno de 64% da Restinga Florestal do município (9.312,32 ha), o que o torna um dos principais remanescentes contínuos de restinga florestal do litoral paulista (Fundação Florestal 2018).

Historicamente, a estrutura e a florística das restingas são influenciadas pela geologia e pelas oscilações do nível do mar (Araujo e Henriques 1984). No litoral centro paulista, essas oscilações ao longo do Quaternário resultaram de dois

principais eventos transgressivo-regressivos (Suguio e Martin 1978). O primeiro ocorreu no Pleistoceno, durante o último período interglacial (~ 120 mil anos A.P.), quando o mar atingiu seu nível máximo, entre 5 e 10 metros acima do atual, evento conhecido no Estado de São Paulo como Transgressão Cananéia, em que os depósitos sedimentares correlacionados constituem a Formação Cananéia. O segundo evento, conhecido como Transgressão Santos, ocorreu durante o Holoceno, quando o nível do mar atingiu seu máximo (~ 5.100 anos A.P.). No primeiro máximo transgressivo deste último, o mar alcançou cerca de 4,6 metros acima do nível atual, enquanto no segundo máximo transgressivo holocênico (~ 3.500 anos A.P.) atingiu aproximadamente 4 metros acima desse nível. Os depósitos formados nesse período correspondem à Formação Ilha Comprida (Suguio e Martin 1978; Souza 2015).

As planícies costeiras ao longo do litoral brasileiro constituem superfícies suavemente inclinadas próximas ao nível do mar, compostas por depósitos formados por processos marinhos, lagunares e fluviais associados às flutuações do nível do mar no Quaternário. No estado de São Paulo são formadas por depósitos marinhos e flúvio-lagunares quaternários e possuem diferentes características quanto à sua largura, inclinação, geomorfologia e heterogeneidade ambiental definida pela variação da distância entre a Serra do Mar e o oceano. Na região norte do litoral predominam encostas íngremes e costas recortadas, com planícies litorâneas estreitas e descontínuas, enquanto no setor sul ocorrem extensas planícies de baixa inclinação, amplamente preenchidas por depósitos quaternários (Suguio e Martin 1978; Suguio et al. 2005; Tessler e Goya 2005; Angulo et al. 2006).

O Município de Bertioga, na região centro-sul apresenta características intermediárias entre os padrões observados ao norte e ao sul do estado. Sua planície costeira, com cerca de 45 km de extensão e até 8 km de largura, formada por depósitos pleistocênicos e holocênicos, reflete a sobreposição desses eventos transgressivos e regressivos, compondo um mosaico sedimentar diretamente associado a dinâmica marinha e fluvial (Suguio e Martin 1978).

Na escala local, a planície costeira de Bertioga está inserida em um sistema hidrográfico organizado em três principais bacias hidrográficas: Itapanhaú, Itaguapé e Guaratuba. Esses rios nascem nas encostas da Serra do Mar, fluem em direção ao Oceano Atlântico e atravessam um mosaico de depósitos quaternários marinhos e flúvio-lagunares. Eles drenam as zonas mais baixas da planície, que no passado

corresponderam a antigas lagunas e canais estuarinos sob níveis relativos do mar mais elevados (Suguio e Martin 1978; Suguio et al. 2005; Pinto-Sobrinho et al. 2011; Mucivuna et al. 2017). Ao estudar a Bacia do Rio Guaratuba em Bertioga, Rossi (1999) afirmou que a evolução e o desenvolvimento do solo refletem diretamente as formações vegetais; assim, a paisagem da planície costeira é moldada pelos elementos que condicionam a formação e a evolução do solo, e, conseqüentemente, pelo desenvolvimento da cobertura vegetal local.

Souza et al. (1997), citados em Lopes (2007) propuseram um esquema de distribuição do substrato geológico e das fisionomias de vegetação de restinga do litoral paulista, relacionando os depósitos marinhos pleistocênicos e holocênicos às diferentes formações vegetais associadas. Posteriormente, Souza (2007) mapeou as unidades geológicas quaternárias da planície costeira e da baixa encosta nas bacias dos rios Itaguapé e Guaratuba (Bertioga, SP), indicando a localização das seções geológicas. Estudos prévios da vegetação relacionaram as formações florestais e o substrato geológico, destacando a associação entre os solos, os ambientes sedimentares quaternários e as fitofisionomias (Lopes 2007; Moreira 2007).

O mapeamento destes estudos das unidades quaternárias, de acordo com Souza (2007) resultou em classificações distribuídas no gradiente linha de costa–Serra do Mar, incluindo praias atuais (Pr); planícies de maré atuais (LOL); cordões litorâneos e terraços marinhos holocênicos (LHTb e LHTa); terraços marinhos pleistocênicos (LPTb e LPTa); paleolagunas holocênicas (LCD); terraços fluviais e planícies de inundação holocênicos a atuais (LHF); terraços fluviais e planícies de inundação provavelmente pleistocênicos (LPF); ambientes de sedimentação mista com depósitos fluviais e colúvios de baixada (LMP); ambientes de baixa encosta (LCR) e ainda por outro tipo de unidade quaternária denominada Cx-LPTa/LCD, que corresponde a uma associação indivisa entre LPTa e LCD.

Conforme a Resolução CONAMA nº 07/1996, para o Estado de São Paulo, a Floresta Alta de Restinga representa o estágio mais desenvolvido da sucessão vegetal nesse ecossistema, com fisionomia arbórea e dossel fechado. Em Bertioga, Martins et al. (2008) descreveram formações florestais bem desenvolvidas e estruturalmente contínuas sobre as planícies quaternárias, onde predominam condições ambientais favoráveis à manutenção dessa fisionomia, adotada como foco deste estudo.

Nas Bacias do Rio Guaratuba e Itaipu, a Floresta Alta de Restinga está alocada em três principais unidades quaternárias adotadas para este estudo, a Área 1 em Itaipu sobre LPTb¹, a Área 2 em Guaratuba sobre o complexo LPTa/LCD² e a Área 3 sobre LMP.³

O estudo da estrutura da floresta é um dos principais componentes para compreender a organização e o funcionamento dessas formações. Segundo Bohn e Huth (2017), a estrutura florestal influencia diretamente a produtividade da floresta e indica como a diversidade atua sobre processos ecológicos locais. As variáveis, como diâmetro, altura, área basal e densidade contribuem para o entendimento do funcionamento ecológico e da estabilidade dos ambientes florestais (Forrester et al. 2025). Combinadas a métricas de diversidade e riqueza podem ampliar a compreensão sobre a composição de espécies em comunidades florestais (Chao 1984; Magurran e McGill 2011; Morris et al. 2014). Assim, em conjunto, tanto a organização das comunidades quanto o estágio de desenvolvimento da vegetação podem ser interpretados, o que possibilita uma compreensão ampla sobre os fatores que determinam a configuração local dessas florestas (Chazdon 2014).

A diversidade em florestas de restinga está fortemente relacionada à heterogeneidade do substrato e à disponibilidade de recursos, fatores que influenciam diretamente o estabelecimento e o desenvolvimento da comunidade florestal. A análise da composição florística permite compreender como diferentes espécies se organizam ao longo da planície costeira, refletindo adaptações às condições edáficas e históricas no contexto da heterogeneidade ambiental das planícies costeiras, que favorece o recrutamento diferencial de espécies e reflete a conectividade com ecossistemas adjacentes (Guedes et al. 2006; Martins et al. 2008; Assis et al. 2011; Pinto-Sobrinho et al. 2011; Santos-Filho et al. 2013; Chazdon 2014; Lourenço Jr. et al. 2021; Rabelo et al. 2024).

O conhecimento conjunto desses atributos (estrutura, métricas de diversidade e riqueza e composição florística) fornece subsídios para estratégias de conservação, uma vez que permite compreender como a história geológica e a heterogeneidade

¹ Terraços Marinheiros baixos pleistocênicos.

² Complexo sedimentar formado pela associação de restos de Terraços Marinheiros altos Pleistocênicos e Depósitos Paleolagunares Holocênicos.

³ Depósitos Mistos não individualizados formados por Depósitos Fluviais e Colúvios de Baixada Holocênicos e Atuais.

ambiental contribuem para a manutenção das florestas de restingas. E visto que remanescentes bem preservados restinga mantém maior diversidade florística e estrutural, aspectos que destacam a importância dessas áreas para a conservação da biodiversidade costeira (Agapito et al. 2023) principalmente para espécies raras, ameaçadas e endêmicas (Liebsch et al. 2008).

Na planície costeira de Bertioga, ainda são poucos os estudos que relacionam as características das diferentes unidades quaternárias à variação conjunta da estrutura, da diversidade e da composição florística de Florestas Altas de Restinga estabelecidas em LPTb, Cx LPTa/LCD e LMP. Essa abordagem é relevante porque permite avaliar em que medida unidades geológicas quaternárias distintas, associadas a diferentes condições de drenagem, idade dos depósitos e regimes de inundação, contribuem para a heterogeneidade florística em escala local e para a manutenção da biodiversidade em remanescentes de restinga.

Com o objetivo de analisar e comparar três áreas de Floresta Alta de Restinga do Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB), estabelecidas sobre três unidades geológicas quaternárias distintas, este estudo buscou compreender como essas unidades influenciam estrutura, diversidade e composição florística.

Três questões nortearam as análises e os resultados esperados: (1) se as Florestas Altas de Restinga estabelecidas sobre LPTb, Cx LPTa/LCD e LMP apresentariam diferenças na estrutura florestal, diversidade e composição florística; (2) se a área situada sobre o Cx LPTa/LCD apresentaria diferenças estruturais e florísticas, em razão de sua associação com depressões paleolagunares e de sua maior suscetibilidade a alagamentos periódicos, em comparação às demais áreas; e (3) se a área sobre LMP, por apresentar maior proximidade com a Floresta Ombrófila Densa, tenderia a registrar maior diversidade e maior riqueza florística em relação às demais áreas.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Caracterização da área de estudo

A área de estudo está localizada no Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB) uma Unidade de Conservação (UC) que possui área total de 9.312,32 ha; está situada no município de Bertioga (23°50'47" S e 46°08'21" W) pertencente à Região Metropolitana da Baixada Santista (RMBS), na porção central do litoral do Estado de

São Paulo, alocada no compartimento geomorfológico da Planície Litorânea, em transição com a Serra do Mar (Fundação Florestal 2018) (Figura 1).

Conforme a classificação climática de Köppen, o clima da região estudada é Cfa – clima subtropical úmido. Em nível local, o clima do PERB é classificado como subtropical úmido, dominado pela massa tropical atlântica, com precipitação média anual de 3.130 mm podendo alcançar 5.000 mm, em anos com elevada pluviosidade. O primeiro trimestre do ano concentra os maiores volumes de chuva, com maior intensidade em janeiro. No entanto, ao longo do ano, a unidade não apresenta deficiência hídrica. A temperatura média anual é de 22,3°C (Fundação Florestal 2018).

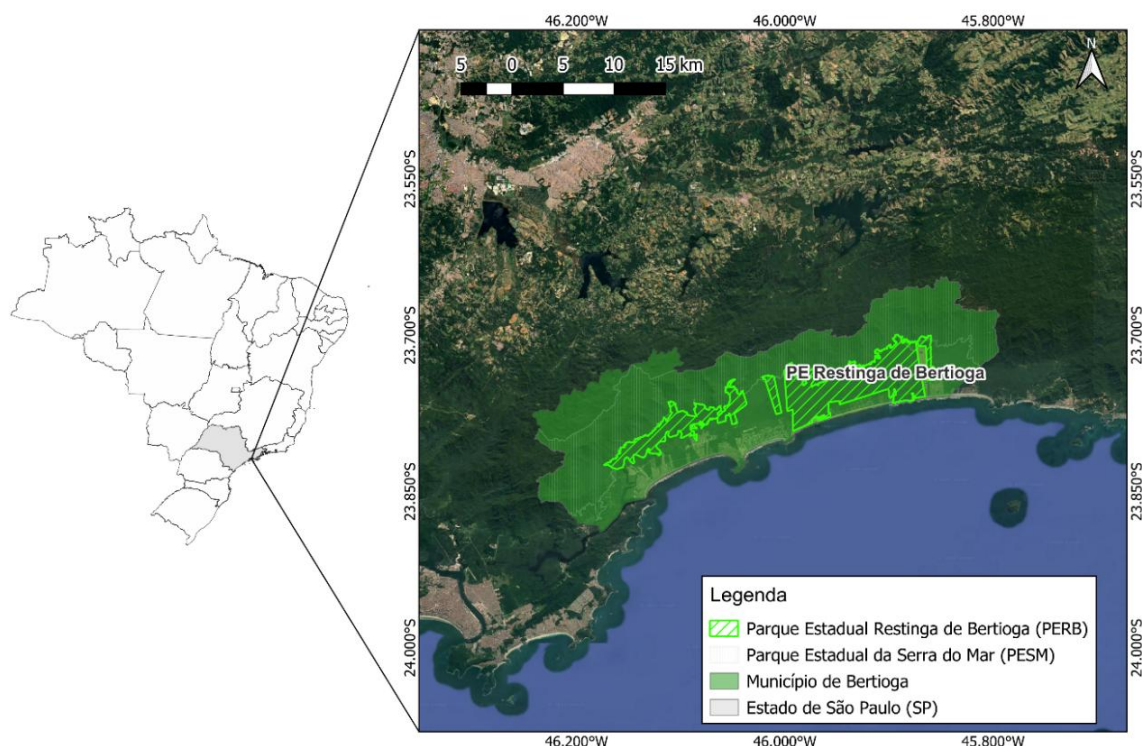


Figura 1. Mapa de localização da área do Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB), localizado no município de Bertioga no Estado de São Paulo (Fonte: *Google Earth e DataGeo*).

Bertioga possui substratos de origem marinha influenciados por significativo aporte de sedimentos quaternários (holocênicos e pleistocênicos) localizados sobre cordões arenosos excessivamente drenados (Fundação Florestal 2018). Esta afirmação está fundamentada em diversos estudos referentes à caracterização geológica e geomorfológica da planície costeira de Bertioga (Suguió et al. 1978; Souza et al. 2009; Pinto-Sobrinho et al. 2011; Souza 2015).

Para caracterização da fitofisionomia e seleção das áreas, foram adotados os parâmetros definidos pela RESOLUÇÃO CONAMA nº 7, de 23 de julho de 1996, vigente no Estado de São Paulo, complementados por vistoria *in loco* que confirmou a classificação das três áreas como Floresta Alta de Restinga (FaR). Esta fitofisionomia é caracterizada por apresentar estrato predominantemente arbóreo com dossel fechado e altura entre 10 e 15 m, incluindo emergentes que alcançam 20 m. O diâmetro médio varia de 12 a 15 cm, com indivíduos que ultrapassam 40 cm. A área mostra elevada diversidade de epífitas, serrapilheira espessa. Martins et al. (2008) indicaram que a camada na Floresta Alta de Restinga em Bertioga, apresenta espessura inferior a 1 cm de altura. Dispõe de sub-bosque bem definido, composto principalmente por regenerantes do estrato arbóreo e por arbustos. O substrato é arenoso, de origem predominantemente marinha, podendo incluir deposições de areia e argila de origem continental, e há ocorrência de inundações ocasionais em determinados trechos constituindo outro tipo de fisionomia de FaR (Lopes 2007; Martins et al. 2008). O mapeamento de fitofisionomias do Plano de Manejo do PERB (Fundação Florestal 2018) também foi considerado na delimitação das áreas de estudo.

A Área 1 (Itaguapé) está localizada aproximadamente a 500 metros da linha da costa. Esse remanescente florestal está associado a sedimentos sobre Unidade Quaternária (UQ) da segunda geração de terraços marinhos pleistocênicos baixos do Pleistoceno (LPTb), formado por areias muito finas e finas, com retrabalhamento eólico local. O lençol freático na estação seca oscila entre 1,0 e 2,7 m, enquanto a elevação do terreno apresenta amplitude de 4,5 a 9 m acima do nível atual do mar. O domínio pedológico de LPTb tende a ocorrer em áreas com Espodossolos (Humilúvicos e Ferri-humilúvicos, com horizontes ortstein e evolução poligênica), ou localmente, com Arenossolos (Moreira 2007; Souza et al. 2009; Souza 2015).

Na Área 1, a proximidade entre UQ pleistocênicas (LPTb), com o terraço marinho holocênico (LHTa) favorece a formação de fitofisionomias mistas nas faixas de transição entre estes dois depósitos. Sobre a formação holocênica, ocorre a Floresta Baixa de Restinga (FbR), conforme a mudança da UQ para LPTb, temos a fitofisionomia da Floresta Alta de Restinga (FaR) (Souza 2007; Souza et al. 2009). Para evitar que a alocação das parcelas na área 1 estivesse em Floresta Baixa de

Restinga (FbR) ou na transição, foi realizada vistoria em campo para a alocação precisa desta área em local recoberto por FaR.

A Área 2 (Guaratuba), situada cerca de 1.500 m da linha da costa, compreende a Floresta Alta de Restinga (FaR) sobre um complexo (Cx LPTa/LCD) formado por depósitos marinhos altos do Pleistoceno mais antigo, composto por areias muito finas, com depósitos eólicos não diferenciados. O nível do lençol freático na estação seca oscila entre 1,0 até > 3,0m, e a elevação do terreno apresenta amplitude de 4,5 – 8,0 m acima do nível do mar atual. A presença de LPTa nesses ambientes ocorre a partir de remanescentes isolados e irregulares podendo estar margeados ou entremeados por pequenas e rasas depressões paleolagunares-estuarinas-lacustres (Cx LPTa/LCD). O domínio pedológico de LPTa tende a ocorrer em áreas com Espodossolos (Humilúvicos e Ferri-humilúvicos, com horizonte ortstein e evolução poligênica), Arenossolos (paleoespodossolos com estruturas de desmantelamento) (Moreira 2007; Souza et al. 2009; Souza 2015). Neste trecho, a implantação das parcelas priorizou áreas com FaR, de melhor drenagem, preferencialmente sobre os terraços marinhos pleistocênicos altos (LPTa).

A Área 3 está situada aproximadamente 3.800 metros da linha da costa, posicionada sobre depósitos continentais mistos (LMP) associado a depósitos fluviais (aluviais) e coluviais de baixada holocênicos a atuais, originados de fluxos de detritos e fluxos de lama (enchentes repentinas extremas) que recobre os ambientes mais distais e planos da planície costeira. Caracterizado pela ocorrência de pequenos canais de drenagem. O lençol freático na estação oscila entre 0,20 – 1,10m, e a elevação do terreno apresenta amplitude de 5,0 – 7,0 m acima do nível do mar atual. O domínio pedológico de LMP tende a ocorrer em áreas com Neossolos Flúvicos, Gleissolos (Háplicos e Melânicos, localmente) e Cambissolos (Moreira 2007; Souza et al. 2009; Souza 2015). Para evitar que a alocação das parcelas na área 3 estivesse em Floresta de Transição (FTr) foi realizada vistoria em campo para a alocação precisa desta área em local recoberto por Floresta Alta.

Tabela 1. Resumo das áreas amostrais (A1, A2 e A3) no Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB), com indicação da localização aproximada na Planície Costeira de Bertioga, em Floresta Alta de Restinga (FaR) sobre diferentes unidades quaternárias (UQ).

Área	Localização PERB	Localização aproximada na Planície Costeira de Bertioga	Fisionomia (Brasil 1996)	Unidade Quaternária (UQ)	
				Sigla	Definição (Souza 2007, 2015)
A1	Itaguapé	500m	Floresta Alta de Restinga (FaR)	LPTb	Terraços Marinheiros baixos pleistocênicos.
A2	Guaratuba	1.500m	Floresta Alta de Restinga (FaR)	Cx LPTa/ LCD	Complexo sedimentar formado pela associação de restos de Terraços Marinheiros altos Pleistocênicos e Depósitos Paleolagunares Holocênicos.
A3	Guaratuba	3.800	Floresta Alta de Restinga (FaR)	LMP	Depósitos Mistos não individualizados formados por Depósitos Fluviais e Colúvios de Baixada Holocênicos e Atuais.

2.2 Delineamento Amostral

Neste estudo, foram analisadas três áreas (A1, A2 e A3) do PERB recobertas por Floresta Alta de Restinga (FaR) localizadas em remanescentes florestais próximos às trilhas (Guaratuba e Itaguapé) utilizadas como pontos de referência para marcação de parcelas.

A alocação de parcelas seguiu duas etapas, com base na delimitação prévia da fitofisionomia da FaR, na localização das áreas e na distribuição casualística das parcelas. Na primeira etapa, foram definidos três locais de amostragem na planície costeira, partindo da linha da costa em direção à Serra do Mar. Na segunda etapa, foi executada a marcação das parcelas. Em cada área, foram alocadas também de maneira casualística 10 parcelas a partir de uma linha de distribuição paralela à linha de costa (Figura 2) (Apêndice A) de 10 x 10 metros (totalizando 3.000 m²) com distâncias variando entre 30 e 100 metros entre elas ao longo das linhas de orientação.

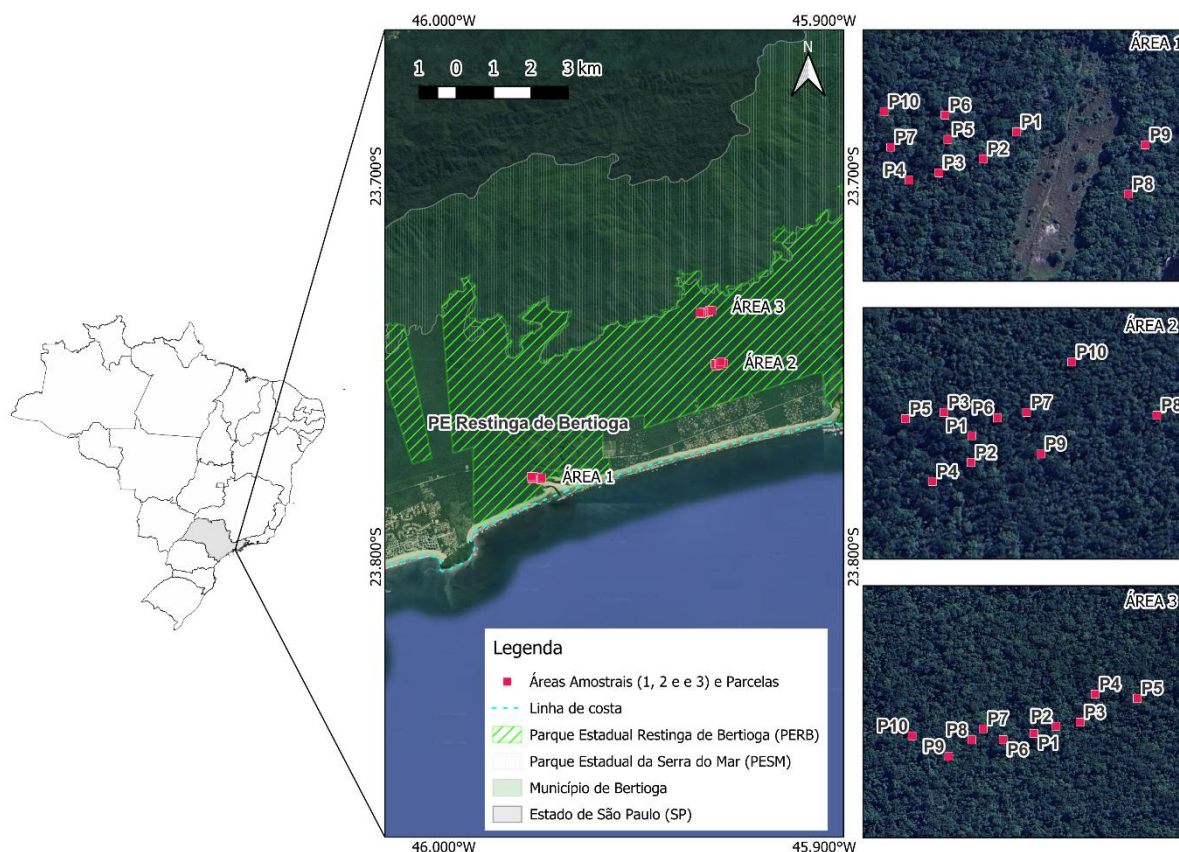


Figura 2. Mapa localização das áreas amostrais (1, 2 e 3) no Parque Estadual Restinga de Bertioga (PERB). Área 1: Itaguapé, Bertioga (SP); Área 2: Guaratuba, Bertioga (SP) e Área 3: Guaratuba, Bertioga (SP) (Fonte: *Google Earth* e *DataGeo*).

2.3 Coleta de dados estruturais da vegetação

Entre agosto de 2024 e março de 2025, foram realizadas 36 expedições de campo para reconhecimento da fitofisionomia de Floresta Alta de Restinga (FaR), marcação de parcelas, coleta de dados e retirada de marcações das áreas naturais, nas quais foram mensurados todos os indivíduos arbóreos e palmeiras arborescentes com circunferência à altura do peito (CAP) ≥ 10 cm, presentes em cada parcela. A altura foi medida com trena eletrônica (Bosch DLE 70 Professional) e a CAP foi com auxílio de fita métrica. A altura das palmeiras foi obtida pela medida do comprimento do estipe, do solo até a inserção da folha mais alta viva (Fisch e Gomes 2015).

A presença de árvores fortemente inclinadas é recorrente em formações de restinga, nessas situações, os indivíduos com a base inserida dentro da parcela e em condição viva foram considerados na amostragem, ainda que uma porção do caule principal se projetasse para fora do limite da parcela. Para as árvores inclinadas em terreno plano a medição do diâmetro a 1,30 m do solo acompanhou a inclinação do

indivíduo. Os fustes múltiplos, foram incluídos, desde que ao menos um dos troncos atingisse o critério mínimo de $CAP \geq 10$ cm.

Para cada parcela, foram estimadas as seguintes variáveis estruturais: densidade (número de indivíduos por unidade de área), altura média (média de altura de todos os indivíduos por unidade de área), estratificação florestal (avaliada por meio do coeficiente de variação da altura de todos os indivíduos), área basal total (calculada como a soma das áreas basais dos indivíduos lenhosos, estimadas a partir da circunferência à altura do peito – CAP – por analogia com a fórmula da circunferência), e o Índice Médio de Volume de Tronco (IVT) obtido pela multiplicação do DAP^2 (diâmetro à altura do peito ao quadrado) pela altura da árvore. O IVT foi utilizado por apresentar alta correlação com a biomassa aérea das plantas (Kohyama 1987; Kohyama e Hotta 1990; Baltzer e Thomas 2007).

2.4 Identificação de material botânico

Todas as árvores e palmeiras arborescentes existentes no interior das parcelas foram registradas. Pelo menos uma amostra de cada táxon representado nas parcelas foi coletada sempre que os indivíduos apresentavam condições de coleta, com ramos ao alcance da tesoura de poda manual ou da tesoura de poda em altura; nos casos em que a coleta não foi possível, foram realizados registros fotográficos com câmera semiprofissional. As amostras coletadas foram herborizadas seguindo os métodos tradicionais (Fidalgo e Bononi 1989; Peixoto e Maia 2013). Posteriormente o material foi identificado com o uso de bibliografia especializada (Couto 2005; Martins et al. 2008; Cordazzo et al. 2006; Sampaio et al. 2005; Souza et al. 2024), como também, foram feitas comparações com exsicatas e imagens digitalizadas no Re flora-Herbário Virtual (2025) e *SpeciesLink* (2025).

Parte do material coletado estava em estado vegetativo (ausência de flores e frutos). Quando a identificação não foi possível por bibliografia especializada ou pela comparação direta com exsicatas, o material passou por uma triagem criteriosa baseada em semelhanças morfológicas com o restante do material amostrado. As amostras que não apresentaram correspondência segura com nenhum material já identificado foram mantidas como indeterminadas, codificadas e enumeradas. Esse procedimento garantiu uma comparação consistente entre elas e evitou superestimar o número de espécies registradas (Apêndice B).

A classificação das famílias seguiu o APG IV (2016) e a validação dos nomes científicos conforme a plataforma Flora e Funga do Brasil (2025). Todo o material coletado foi depositado no acervo do herbário da Universidade Santa Cecília (HUSC).

2.5 Análise de dados

A Análise de Componentes Principais (ACP) foi aplicada para avaliar as relações entre as variáveis que caracterizam a estrutura da floresta em cada área estudada. Para descrever a estrutura florestal, foram consideradas as seguintes variáveis: densidade de indivíduos, área basal total, altura média, estratificação florestal e índice de volume dos troncos (IVT), todas utilizadas como parâmetros estruturais da vegetação. A ACP contemplou as 30 parcelas amostradas. Apenas os eixos com autovalores superiores a 1 foram considerados significativos, conforme o critério de Kaiser (1958).

A normalidade dos dados foi checada por Shapiro-Wilk, e as variáveis de área basal e Índice de Volume do Tronco (IVT) foram normalizados por logaritmo natural e para avaliar se houve diferença significativa entre as estruturas florestais das três áreas foi realizada a Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA).

Para comparar a estrutura vegetal das áreas, foi analisada a riqueza de espécies por parcela. Considerando as diferenças de abundância encontradas entre parcelas, usamos o estimador Chao1 para a riqueza de espécies. Para avaliar o grau de dominância de uma ou poucas espécies em cada área, foram usados o índice de Dominância de Simpson (D) e de Diversidade de Shannon (H') (Magurran e Mc Gill 2011).

Nas análises das métricas de riqueza, foram analisadas Riqueza (S) e Riqueza estimada de Chao (S_{Chao}), enquanto para métrica de diversidade foi calculada a Diversidade de Shannon (H') e para métrica de dominância foi realizado a Dominância de Simpson (D). Entre as áreas, os indicadores que apresentaram distribuição normal (riqueza, diversidade e riqueza estimada) foram comparados por meio de ANOVA. A dominância, por não atender à normalidade, foi analisada pelo teste de Kruskal-Wallis. Para identificar quais áreas diferiram significamente entre si foi aplicado o teste de Tukey para riqueza e diversidade e, o teste de Dunn para dominância (Zar 1996).

Para avaliar se a composição florística da comunidade arbórea difere entre as três áreas, foi usado um modelo PERMANOVA (Anderson 2001) sobre duas matrizes

de similaridade, a partir dos coeficientes de similaridade de Bray-Curtis (quantitativo) e Jaccard (qualitativo). A aplicação da similaridade de Bray-Curtis é recomendada em estudos ecológicos por capturar com precisão variações composicionais em comunidades com espécies comuns e raras (Hardersen e La Porta 2023). Enquanto, Jaccard é adequado para detectar padrões de composição florística sem influência das abundâncias (Magurran e Mc Gill 2011). Para visualizar os padrões foi usada a técnica de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) (Clark 1993). Com o propósito de verificar se havia desequilíbrios na composição entre as três áreas dos grupos ordenados pela NMDS, realizou-se uma Análise de Similaridade (ANOSIM) para as duas matrizes (qualitativa e quantitativa) (Anderson 2001). A partir das matrizes, para indicar quais espécies foram responsáveis pelas diferenças entre as três áreas foi usada a Análise de Quebra de Similaridades (SIMPER), que decompõe as similaridades médias (Bray-Curtis ou Jaccard) entre os pares de amostras de cada área de acordo com a contribuição relativa (em porcentagem) de cada espécie considerando representativa as espécies com soma de contribuição até 50%. Assim, pode-se determinar qual a contribuição média de cada espécie para as diferenças de composição das comunidades entre as áreas (Clarke 1993).

As análises vinculadas a estrutura florestal e variáveis relacionadas foram conduzidas pelo software OriginPro 2018 (May e Stevenson 2009). Para as métricas de riqueza e diversidade, como também para composição florística as análises associadas foram realizadas no software Primer/Permanova 6 (Anderson et al. 2008).

3 RESULTADOS

Entre os 890 indivíduos de árvores e palmeiras arborescentes mensurados nas três áreas, foram registradas 155 espécies (Apêndice B), distribuídas em 73 gêneros e 37 famílias botânicas. Uma nova ocorrência foi registrada para o município de Bertioxa: *Tetrastylidium grandifolium* (Baill.) Sleumer (Strombosiaceae), endêmica do Brasil.

As cinco famílias mais representativas dentre as registradas neste estudo foram Myrtaceae (42 espécies), Lauraceae (10 espécies), Fabaceae (10 espécies), Arecaceae (7 espécies) e Rubiaceae (5 espécies). Dos 42 táxons de Myrtaceae registrados, 17 foram identificados em nível de espécie e 25 em nível de família (Apêndice B).

Em relação à quantidade de espécies identificadas por área, a área 3 apresentou o maior número de espécies (97), seguida pela Área 1 (63 espécies); a Área 2 teve a menor diversidade específica, com 49 espécies. As cinco famílias mais representativas em número de espécies nas três áreas estão indicadas na Tabela 02.

Tabela 2. As cinco famílias mais representativas em número de espécies em três áreas de 1000 m² cada (A1, A2 e A3) de Floresta Alta de Restinga no Parque Estadual Restinga de Bertiooga (PERB) sobre unidades quaternárias distintas.

ÁREA	Localização PERB	Unidade Quaternária	Nº	Famílias	Número de Espécie
A1	Itaguaré	LPTb ⁴	1	Myrtaceae	15
			2	Lauraceae	6
			3	Sapotaceae	3
			4	Rubiaceae	3
			5	Arecaceae	3
A2	Guaratuba	Cx LPTa/LCD ⁵	1	Myrtaceae	9
			2	Arecaceae	3
			3	Rubiaceae	3
			4	Meliaceae	2
			5	Annonaceae	2
A3	Guaratuba	LMP ⁶	1	Myrtaceae	26
			2	Fabaceae	8
			3	Lauraceae	6
			4	Arecaceae	5
			5	Rubiaceae	5

No contexto das espécies enquadradas em categorias de ameaça de extinção, de acordo com a Portaria MMA nº 148/2022, de 17 de junho de 2022, referente à atualização da Lista Nacional de Espécies Ameaçadas de Extinção, e Resolução SMA nº 057, de 5 de junho de 2016, que corresponde à segunda revisão da lista oficial das espécies da flora ameaçadas no estado de São Paulo, os táxons identificados neste estudo estão indicados na Tabela 03.

⁴ Terraços Marinheiros baixos pleistocênicos.

⁵ Complexo sedimentar formado pela associação de restos de Terraços Marinheiros altos Pleistocênicos e Depósitos Paleolagunares Holocênicos.

⁶ Depósitos Mistos não individualizados formados por Depósitos Fluviais e Colúvios de Baixada Holocênicos e Atuais.

Tabela 3. Espécies identificadas nas áreas (A1, A2 e A3) no Parque Estadual Restinga de Bertiooga (PERB) em Floresta Alta de Restinga sobre unidades quaternárias distintas, enquadradas em categorias de extinção pela Portaria MMA Nº 148/2022 e/ou pela Resolução SMA Nº 057/2026. Status de conservação: vulnerável (VU) e em perigo (EN).

Família	Espécie	Status de Conservação	
		Portaria MMA Nº 148/2022	Resolução SMA nº 057/2016
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng	VU	-
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart	VU	VU
Bignoniaceae	<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC	VU	EN
Fabaceae	<i>Inga praegnans</i> T.D.Penn	EN	VU
Myrtaceae	<i>Eugenia disperma</i> Vell	EN	VU
Myrtaceae	<i>Myrcia flagellaris</i> (D.Legrand) Sobral	-	VU
Nyctaginaceae	<i>Guapira nitida</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	-	VU
Polygonaceae	<i>Coccoloba fastigiata</i> Meisn	EN	-
Rubiaceae	<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg	-	VU

Em relação aos resultados da estrutura florestal, a Análise de Componentes Principais (ACP) aplicada às três áreas estudadas indicou que, os dois primeiros eixos explicaram 75,02% da variação total dos dados (Figura 3). O primeiro eixo (autovalor = 2,37) foi correlacionado positivamente com a área basal ($r = 0,963$), com o I.V.T ($r = 0,851$) e com a densidade ($r = 0,740$), enquanto o segundo eixo (autovalor = 1,38) foi correlacionado positivamente com a altura média ($r = 0,829$) e negativamente com a estratificação ($r = -0,789$). As parcelas referentes às três áreas estudadas se distribuíram entre os eixos 1 e 2 da ACP sem a formação de agrupamentos bem definidos por área. O resultado da PERMANOVA testada com os dados da ACP não revelou diferenças significativas ($p = 0,5417$) entre as parcelas.

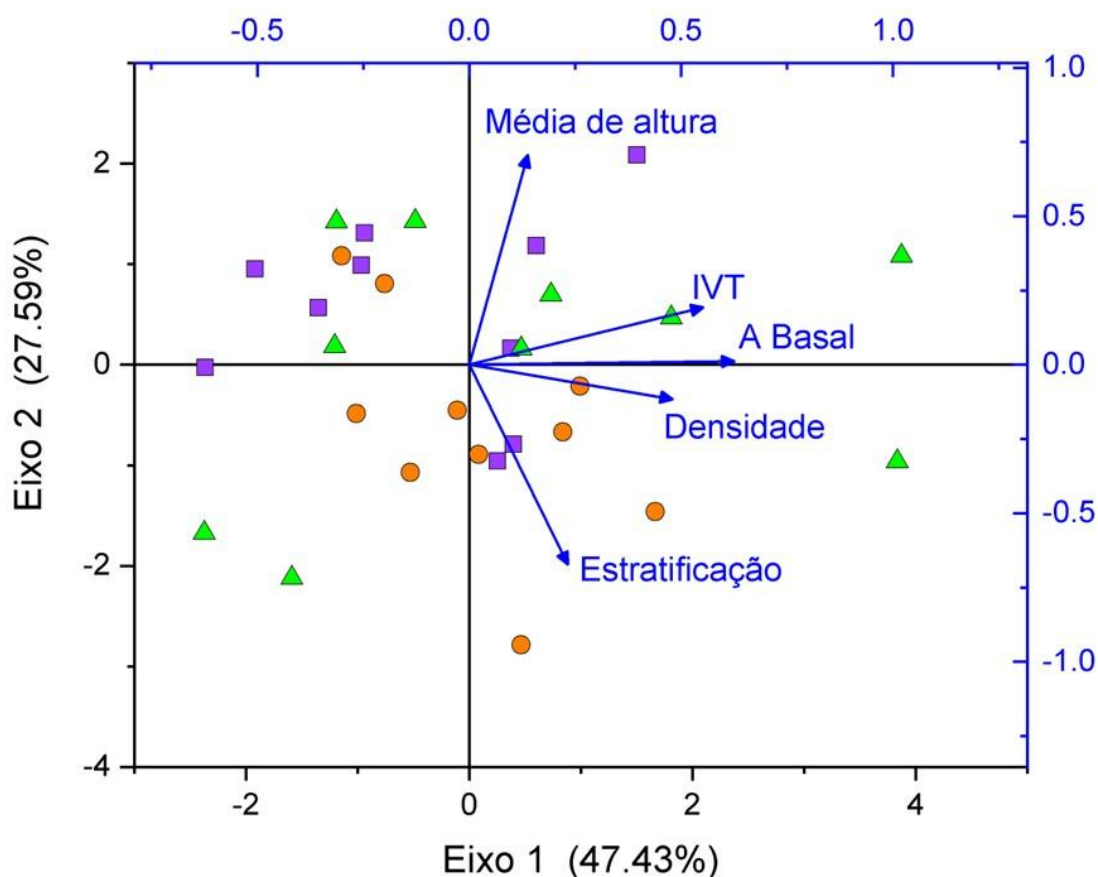


Figura 3. Resultados das análises dos componentes principais das variáveis da estrutura da vegetação nas áreas de estudo. Os quadrados roxos representam as parcelas da Área 1, os círculos laranjas representam as parcelas da Área 2 e, os triângulos verdes representam as parcelas da Área 3. Em que: A. Basal = Área basal e IVT = Índice de volume dos troncos.

A análise dos valores médios das métricas de riqueza e diversidade indicaram diferenças entre as áreas avaliadas. A riqueza (S) de espécies foi calculada para cada área e a análise de variância indicou diferença significativa entre as amostras (ANOVA, $F = 3,972$; $p = 0,030$). A partir do teste de Tukey foi verificada maior riqueza na Área 3 ($S = 19,5$) quando comparada com a Área 2 ($S = 14,30$), com valores intermediários na Área 1 ($S = 16,50$) (Figura 4), sendo essa diferença significativa apenas entre as Áreas 2 e 3 (Tukey; $p = 0,024$). Em relação à riqueza estimada (Chao 1) a análise não indicou diferenças significativas (ANOVA, $F = 1,285$; $p = 0,293$). Os valores médios corresponderam a Área 1 ($S_{\text{Chao}} = 41,65$), Área 2 ($S_{\text{Chao}} = 28,05$) e Área 3 ($S_{\text{Chao}} = 43,45$). Sendo a única métrica de riqueza que não apresentou diferenças significativas entre as áreas e na comparação de áreas.

A diversidade de Shannon (H') apresentou padrões similares à riqueza de espécies (S) na comparação entre áreas (ANOVA, $F = 4,612$; $p = 0,020$) de forma que

a ANOVA revelou diferenças significativas entre as áreas avaliadas. A diversidade (H') foi calculada para cada área, sendo os valores médios da Área 1 ($H' = 2,83$), Área 2 ($H' = 2,58$) e Área 3 ($H' = 3,05$). De acordo com o teste de Tukey, a Área 3 foi mais diversa ($H' = 3,05$) do que a Área 2 ($H' = 2,58$) com valores intermediários na Área 1 ($H' = 2,83$) sendo essa diferença significativa apenas entre as Áreas 2 e 3 (Tukey; $p = 0,014$).

Para dominância (D), o teste de Kruskal-Wallis apontou diferença significativa entre as áreas (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 7,814$; $p = 0,020$). Os valores médios obtidos por área foram: Área 1 ($D = 0,07$), Área 2 ($D = 0,10$) e Área 3 ($D = 0,05$) em que as espécies presentes na Área 2 se mostraram mais dominantes quando comparadas às outras áreas. O teste de Dunn mostrou que a Área 2 ($D = 0,10$) teve um valor médio maior que a Área 3 ($D = 0,05$), e a Área 1 mostrou um valor intermediário quando comparado com as outras áreas ($D = 0,07$) sendo essa diferença significativa apenas entre as Áreas 2 e 3 (Dunn; $p = 0,009$) (Figura 4).

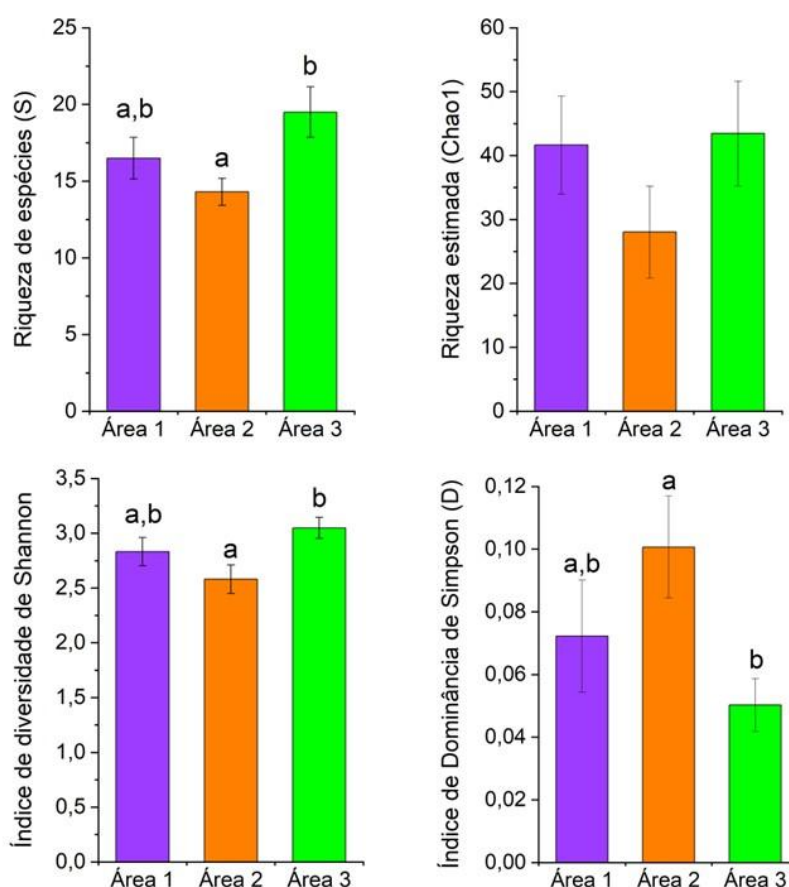


Figura 4. Valores médios (\pm erro padrão) da Riqueza (S), Riqueza estimada (Chao1), Diversidade de Shannon (H') e Diversidade de Simpson (D) para as três Áreas de estudo. Letras distintas representam diferenças significativas nas médias conforme os testes de Tukey e Dunn ($p < 0,05$).

A análise da composição florística baseada na abundância das espécies e no índice de similaridade de Bray–Curtis revelou diferenças significativas entre as áreas, conforme indicado pela PERMANOVA ($F = 9,657$; $p = 0,001$) em concordância com a ordenação NMDS (Figura 5). O teste de comparações múltiplas mostrou diferenças significativas entre as Áreas 1 e 2 ($P = 0,0001$), Áreas 1 e 3 ($P = 0,0002$) e Áreas 2 e 3 ($P = 0,0001$). Essas diferenças foram corroboradas pela análise ANOSIM (R global = $0,90$; $p = 0,009$) indicando que as três áreas apresentaram composições florísticas distintas. As maiores dissimilaridades foram observadas entre as Áreas 2 e 3 ($R = 0,968$; $p = 0,001$) seguida pelas Áreas 1 e 3 ($R = 0,892$; $p = 0,001$) e pelas Áreas 1 e 2 ($R = 0,859$; $p = 0,001$) sugerindo que a Área 3 é a mais heterogênea entre as áreas estudadas (Figura 5).

Para a matriz de abundância, o valor médio de similaridade dentro das parcelas pela SIMPER na Área 1 foi de 29,55% e, as espécies que mais contribuíram foram *Eriotheca pentaphylla* (14,72%), *Eugenia sulcata* (10,86%), *Ocotea aciphylla* (9,94%) e *Guapira opposita* (8,72%). Na Área 2, a similaridade média foi de 46,54%, valor consideravelmente mais alto em relação à Área 1 e 3, sugerindo uma maior homogeneidade florística, sendo *Myrcia glomerata* (19,42%), *Geonoma schottiana* (16,68%) e *Bactris setosa* (11,54%) as responsáveis pelos resultados. Na Área 3, o valor da similaridade foi de 28,90%, semelhante ao encontrado para a Área 1, e as espécies mais representativas foram *Euterpe edulis* (23,97%), *Guarea macrophylla* (14,78%) e *Chrysophyllum flexuosum* (10,95%).

Uma segunda PERMANOVA foi realizada para o índice de Jaccard, que considera a presença ou ausência das espécies vegetais sem a influência das abundâncias e que também indicou diferenças significativas entre as áreas ($F = 5,668$; $p = 0,0001$). O teste de comparações múltiplas confirmou diferenças significativas entre todas as áreas ($P = 0,0001$). Pela ANOSIM (R global = $0,89$; $p = 0,009$) as diferenças entre as áreas seguiram o mesmo padrão do índice de Bray-Curtis. Houve uma alteração nas diferenças entre as áreas em relação à matriz de abundância, onde a maior diferença se manteve entre as Áreas 2 e 3 ($R = 0,957$; $p = 0,001$) seguido agora pelas Áreas 1 e 2 ($R = 0,885$; $p = 0,001$) e, por último pelas Áreas 1 e 3 ($R = 0,853$; $p = 0,001$) (Figura 5).

Para a matriz de presença e ausência, o valor médio de similaridade dentro das parcelas pela SIMPER na Área 1 foi de 32,36% e as espécies que mais contribuíram foram *Eugenia sulcata* (11,98%), *Ocotea aciphylla* (11,33%), *Eriotheca pentaphylla* (8,42%), *Didymopanax angustissimus* (8,26%) e *Guapira opposita* (7,20%). Na Área 2, a similaridade média foi de 46,88%, corroborando o índice de diversidade de Simpson (D), mostrando uma uniformidade florística em comparação com as outras áreas, sendo *Myrcia glomerata* (15,15%), *Geonoma schottiana* (12,29%), *Myrcia multiflora* (12,29%) e *Tabebuia cassinoides* (9,65%) as maiores responsáveis pelos resultados. Na Área 3, o valor da similaridade foi de 28,60%, e as três espécies mais representativas foram *Euterpe edulis* (18,41%), *Chrysophyllum flexuosum* (11,63%) e *Guarea macrophylla* (11,36%).

Considerando as espécies que mais contribuíram para a similaridade, tanto na matriz de abundância quanto na matriz de presença e ausência, os resultados indicaram que não há sobreposição entre os táxons principais das três áreas florestais, visto que, cada área apresentou um conjunto distinto de espécies como principais contribuintes.

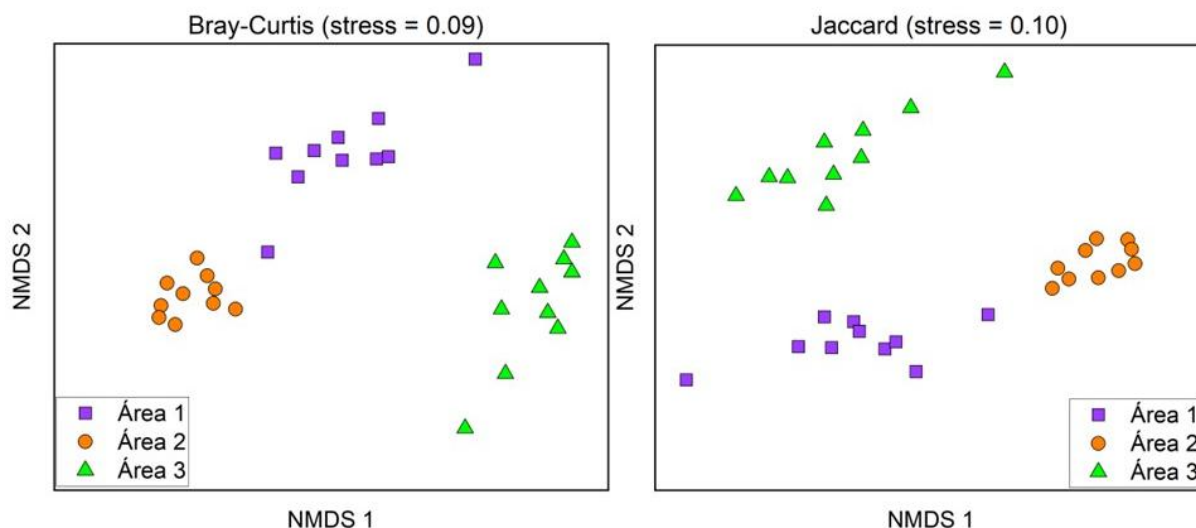


Figura 5. Ordenação das parcelas das três áreas de estudo por escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) considerando o índice de similaridade de Bray-Curtis e Jaccard.

4 DISCUSSÃO

A Planície Costeira de Bertioga foi estruturada por dois principais eventos transgressivos-regressivos durante o Quaternário (Suguio e Martin 1978), como resultado, as UQ se formaram com distintos históricos geológicos geomorfológicos e pedológicos (Souza 2007; Souza et al. 2009). Considerando o histórico deposicional e as datações dos períodos de oscilação do nível do mar e o tempo necessário para estabilização das florestas de restinga (Suguio e Martin 1978; Suguio et al. 1985; Martin et al. 2003) era esperado que nossos resultados indicassem diferenças estruturais entre as áreas, sobretudo em função das particularidades de cada uma das três áreas de Floresta Alta de Restinga sobre diferentes unidades quaternárias:

- **Área 1** (Itaguapé): sobre Terraços Marinheiros baixos pleistocênicos (LPTb);
- **Área 2** (Guaratuba): sobre complexo sedimentar formado pela associação de restos de Terraços Marinheiros altos Pleistocênicos e Depósitos Paleolagunares Holocênicos (Cx LPTa/LCD);
- **Área 3** (Guaratuba): sobre Depósitos Mistos não individualizados formados por Depósitos Fluviais e Colúvios de Baixada Holocênicos e Atuais (LMP).

Em Bertioga, estudos prévios apontaram que a estrutura florestal pode variar conforme o contexto sedimentar e hidrológico. Pinto-Sobrinho et al. (2011) encontraram maior maturidade estrutural em áreas sobre substratos pleistocênicos, ao comparar depósitos distintos. Guedes et al. (2006) também relataram diferenças estruturais entre florestas inundáveis e não inundáveis. Contudo, nossos resultados indicaram que a estrutura das três áreas de Floresta Alta de Restinga mostrou um padrão homogêneo, o que sugere que, neste recorte espacial e sucessional, a estrutura pode se estabilizar mesmo sob UQ diferentes.

Cabe destacar que alguns autores, como Angulo et al. (2006) e Guedes et al. (2017), apresentam interpretações divergentes em relação aos estudos pioneiros sobre a geologia e a geomorfologia da planície costeira de Bertioga (Suguio e Martin 1978; Souza 2015), adotados como referência neste trabalho. Esses autores defendem uma origem holocênica para os depósitos associados à Área 1 (Itaguapé). Apesar dessas divergências quanto à cronologia de formação das unidades, a

variação entre unidades quaternárias de diferentes idades não alterou o padrão estrutural observado nas áreas estudadas. Isso indica que, independentemente das particularidades geomorfológicas e cronológicas das UQ, essas florestas apresentaram trajetórias que convergiram para uma estrutura fitofisionômica semelhante.

Esse padrão de estabilização estrutural em intervalos relativamente curtos também foi descrito por Scheel-Ybert (2000) na região Sudeste, ao demonstrar que a vegetação costeira atingiu estabilidade ecológica entre ~5.500 e ~1.400 anos AP, durante o Holoceno Tardio. De forma semelhante, Kuhn et al. (2023) observaram que, na região Sul, a estabilização da planície costeira no Holoceno Tardio permitiu o estabelecimento da floresta de restinga estruturalmente semelhante à vegetação atual. Esses resultados apontaram para uma tendência de convergência estrutural de florestas quando as condições geomorfológicas estão estabilizadas.

Outros autores relataram estabilização estrutural em áreas de Floresta Alta de Restinga: na Ilha do Cardoso (SP), sobre solos holocênicos (~5.000 anos A.P) (Lima et al. 2011) e em Caraguatatuba, em vegetação sobre planície arenosa alagável em Pansonato et al. (2018) onde o autor ressalta que o alagamento não restringiu o desenvolvimento estrutural, situação semelhante à observada na Área 2 deste estudo.

Esse padrão pode ser explicado pelo tempo desde a última inundação desta área e regressão do mar (a cerca de 2.000 anos) (Angulo et al. 2006), o que teria sido suficiente para a estabilização da estrutura florestal. Estudos recentes em restauração ecológica reforçam essa interpretação ao indicarem que atributos estruturais tendem a se estabilizar antes da recuperação plena da complexidade ecológica e das redes de interação, que podem demandar escalas de centenas de anos (Moreno-Mateos et al. 2020). Além disso, Cole et al. (2013) indicaram que ecossistemas florestais tropicais na América do Sul podem levar em torno de 300 anos para atingir uma condição estrutural próxima da maturidade.

Em contraste com Melo Júnior e Boeger (2015), que observaram uma relação direta com estrutura e diversidade, nossos resultados mostraram que, enquanto a estrutura das três áreas analisadas tende à convergência estrutural, diversidade florística permanece heterogênea, moldada por restrições ambientais e pela trajetória

histórica da vegetação, confirmando o caráter de mosaico dos ecossistemas de restinga (Brasil 1996; Scarano 2009; Araujo e Pereira 2009).

Em florestas de restinga, a diversidade está relacionada à heterogeneidade do substrato e à disponibilidade de recursos. As variações nesses fatores influenciaram diretamente o estabelecimento e o desenvolvimento das comunidades florestais, como observado nas três áreas estudadas. Essas diferenças refletem adaptações às condições edáficas e históricas em um de heterogeneidade das planícies costeiras, cujo cenário favoreceu o recrutamento diferencial de espécies, como observado em outros trabalhos (Guedes et al. 2006; Martins et al. 2008; Assis et al. 2011; Pinto-Sobrinho et al. 2011; Santos-Filho et al. 2013; Chazdon 2014; Lourenço Jr. et al. 2021; Rabelo et al. 2024).

Os menores valores de diversidade e riqueza da Área 2 em relação às demais eram esperados (Figura 4), visto que a área possui depressões paleolagunares rasas (LCD), onde o lençol freático está próximo da superfície, podendo chegar a 0,20m. Diversos autores (Guedes et al. 2006; Menezes et al. 2010; Magnagno et al. 2013) afirmaram que a diversidade florística tende a ser menor em ambientes sujeitos a maior frequência de alagamento, já que o caráter seletivo das inundações periódicas, ou mesmo da proximidade a essas áreas, pode atuar como filtro sobre a composição florística. Essa condicionante favorece táxons com estratégias reprodutivas e fisiológicas adaptadas a condições de saturação hídrica, ao mesmo tempo em que restringe a ocorrência daquelas sem adaptações específicas (Scarano et al. 1997). Além disso, os valores médios de dominância observados refletem a especialização das espécies arbóreas a solos mais úmidos e à maior incidência de alagamentos periódicos.

Os maiores índices de maiores riqueza e diversidade observados na Área 3 podem estar associados à sua proximidade com a Floresta Ombrófila. Tal fato, além de proporcionar maior aporte de sedimentos, favorece o fluxo de propágulos provenientes de áreas conservadas, como observado por De Oliveira et al. (2014). Esse padrão é consistente com os resultados de Magnago et al. (2010) que destacaram a proximidade entre diferentes fisionomias como fator determinante para a manutenção da diversidade em restingas.

O padrão de maior riqueza e diversidade em florestas de restinga próximas à encosta é corroborado por vários estudos (Assis et al. 2011; Magnago et al. 2013; Melo Júnior e Boeger 2015). Por outro lado, Lopes (2007) encontrou padrão contrário, em que a floresta de transição para a encosta apresentou menor diversidade do que as florestas de planície. De acordo com Araujo e Pereira (2009) a composição florística geral da vegetação de planície costeira é influenciada pelo tipo de vegetação adjacente com cerca de 80% das espécies ocorrendo também na floresta pluvial atlântica contígua. Reforçando a influência das formações de encosta na riqueza e diversidade dessas florestas.

Ao contrário do resultado obtido para a estrutura florestal, a composição florística diferiu significativamente entre as áreas. Esse resultado indica que a heterogeneidade florística das três Florestas Altas de Restinga (FaR), estabelecidas sobre UQ distintas, reflete respostas diferenciadas às peculiaridades geológicas, geomorfológicas e pedológicas de cada área avaliada. Esse padrão é consistente com a formação da composição florística a partir de grupos de espécies distintos ao longo de escalas temporais que podem alcançar séculos ou milênios, sobretudo no caso de espécies raras ou endêmicas que sustentam a singularidade florística do ambiente (Liebsch et al. 2008; Fine e Kembel 2011).

Além disso, como apontam Hulshof e Spasojevic (2020), a heterogeneidade edáfica e, de forma mais ampla geológica, cria possibilidades para especiação, o que influencia o conjunto regional de espécies a partir do qual as comunidades locais se estruturaram. Esses processos podem contribuir para a heterogeneidade florística mesmo em estágios sucessionais similares estruturalmente, indicando que condições ambientais específicas podem direcionar composições de espécies distintas em escalas temporais mais longas (Jakovac et al. 2022).

Nesse contexto, as diferenças encontradas entre as três áreas de estudo indicaram que essa diferenciação florística, além de estar associada às Unidades Quaternárias, também está relacionada às variações na drenagem, na profundidade do lençol freático, na idade do depósito, no aporte colúvio-fluvial, no tipo e na qualidade do substrato (Souza 2007; 2015; Souza et al. 2009). Essas características edáficas atuam como condicionantes ambientais capazes de selecionar conjuntos distintos de espécies (Melo Júnior e Boeger 2015; Lourenço Jr. et al. 2021).

Conforme esse padrão, a vegetação de restinga é reconhecida como uma formação vegetal de clímax edáfico, marcado por forte heterogeneidade pedológica, no qual pequenas variações no relevo, no solo e na umidade do substrato são suficientes para gerar mudanças expressivas na composição florística mesmo em pequenas distâncias (Rossi 1999; Lopes, 2007; Scarano 2009; Santos-Filho et al. 2013; Melo Júnior e Boeger 2015). Nesse sentido, nossos resultados indicaram que esse padrão pode ocorrer inclusive dentro da mesma fitofisionomia, como a Floresta Alta de Restinga. Ademais, as diferenças observadas entre as áreas podem estar relacionadas às características adaptativas das espécies mais representativas frente às condições edáficas específicas de cada local.

Além disso a literatura indica que além do histórico sedimentar e da idade de estabilização da floresta, variáveis edáficas como fertilidade, textura, regime hídrico e grau de desenvolvimento do solo influenciam a diversidade e a composição em florestas de restinga (Guedes et al. 2006; Gomes et al. 2007; Assis et al. 2011; Melo Júnior e Boeger 2015; Lourenço Jr. et al. 2021). Esses fatores podem levar, inclusive, à exclusão local de espécies, quando os solos não favorecem seu estabelecimento e persistência (Assis et al. 2011), além de estruturarem a distribuição e a organização das espécies em nível local por meio da disponibilidade de recursos abaixo do solo (John et al. 2007).

De acordo com Lobo e Joly (2000), solos de florestas de restinga inundáveis, de maneira geral, apresentam maior teor de matéria orgânica (MO) em relação a solos de restinga bem drenados. Na planície costeira de Bertioga, existe uma diferenciação nas unidades quaternárias onde o LPTb⁷ mais arenoso e bem drenado, com uma baixa retenção de água e baixa quantidade de matéria orgânica. Nas depressões mal drenadas e de sedimentos finos do Cx-LPTa/LCD⁸, há um forte acúmulo de MO com valores elevados (5.25 – 8.33%). Já no LMP⁹, associado a aporte alúvio-coluvial, a matéria orgânica concentra-se na superfície (51.27%) e diminui acentuadamente com a profundidade (Moreira 2007).

⁷ Terraços Marinheiros baixos pleistocênicos.

⁸ Complexo sedimentar formado pela associação de restos de Terraços Marinheiros altos Pleistocênicos e Depósitos Paleolagunares Holocênicos.

⁹ Depósitos Mistos não individualizados formados por Depósitos Fluviais e Colúvios de Baixada Holocênicos e Atuais.

Esse padrão foi descrito para restingas paulistas por Coelho et al. (2010), que associam esses ambientes a solos muito arenosos, ácidos e de baixa disponibilidade de nutrientes, fortemente dependentes da matéria orgânica superficial. Em escala local, Pinto Sobrinho et al. (2011) mostraram que no Itaguapé as variações na restinga acompanham mudanças nas variáveis químicas que afetam a disponibilidade de nutrientes e evolução dos solos ao longo dos depósitos, reforçando a influência de condicionantes edáficos na heterogeneidade florística.

A Área 1 não apresenta depósitos coluviais nem depressões lagunares; suas condições edáficas, associadas ao LPTb, exercem papel central na seleção de espécies. Trata-se de um substrato composto por areias finas a muito finas, com baixa capacidade de retenção de água e baixa fertilidade natural (Moreira 2007; Coelho et al. 2010; Souza 2015).

Nesse contexto, a presença de solos arenosos bem drenados na Área 1, em comparação às demais áreas, sugere que a disponibilidade de água e nutrientes pode atuar como uma condicionante determinante para a ocupação por espécies lenhosas de restinga. Desta forma, ocorre o predomínio de espécies com estratégias conservativas de uso de recursos, associadas a crescimento lento, maior longevidade e maior densidade foliar nos ramos, características que reduzem a perda de água e favorecem a retenção de nutrientes por mais tempo no dossel (Aerts 1995; Scarano 2002; Rosado e Mattos 2007) selecionando espécies tolerantes a ambientes com solos pobres e com baixa retenção de água (Kuster et al. 2018). Isso pode estar refletido nas principais espécies indicadas pela análise SIMPER para a Área 1 (*Eugenia sulcata*; *Ocotea aciphylla*, *Eriotheca pentaphylla*, *Didymopanax angustissimus* e *Guapira opposita*).

Florestas com alagamentos periódicos, por constituírem ambientes com maior teor de matéria orgânica, argila e influência flúvio-marinha, apresentam limitações ao estabelecimento de espécies vegetais (Magnagno et al. 2010). Nesse sentido, a associação da UQ da Área 2 com paleolagunas lacustres pode ter influenciado a composição de espécies, devido ao solo mal drenado e à variação do lençol freático que promove inundação. Tal condição pode ampliar o efeito de condicionante ambiental (Lourenço et al. 2021) uma vez que florestas sujeitas à inundação tendem a se restringir à presença de espécies adaptadas à saturação hídrica (Scarano 1997; Menezes et al. 2010; Cornell e Harrison 2014).

A inunda o, mesmo que peri dica, ao causar an xia e hip xia no solo, conduz a adapta es nas ra zes para lidar com a falta de oxig nio e, por meio de mudan as na arquitetura do sistema radicular, que aumentam a difus o interna de O₂ e favorecem esp cies tolerantes ao alagamento (Lobo e Joly 2000; De Simone et al. 2003; Parolin 2009; Pedersen et al. 2021). Da mesma forma, a germina o flutuante permite que esp cies arb reas de restinga se estabele am sobre substratos m veis e pouco estruturados em  reas alagadas, favorecendo sua perman ncia em ambientes fisicamente inst veis (Kolb e Joly 2010).

Assim, oscila es sazonais de satura o h drica ocorrentes na  rea 2 atuam na sele o de esp cies, refor ando o papel do alagamento como condicionante ambiental (Sztutman e Rodrigues 2002; Guedes et al. 2006; Magnagno et al. 2010; Pansonato et al. 2018). Isso pode estar refletido nas principais esp cies indicadas pela an lise SIMPER para a  rea 2 (*Myrcia glomerata*, *Myrcia multiflora*, *G. schottiana*, *Bactris setosa* e *Tabebuia cassinoides*) uma vez que essas esp cies s o tolerantes   satura o h drica de solos  midos (Martins et al. 2008; Magnagno et al. 2012; Pansonato et al. 2018; Ribeiro et al. 2021). Esse padr o corrobora evid ncias previamente descritas na literatura, que indicam a influ ncia das depress es lagunares como fator determinante na diferencia o flor stica em florestas de restinga (Menezes et al. 2010; Magnagno et al. 2012; 2013).

A  rea 3 est  localizada em uma zona de transi o geomorfol gica e geol gica pr xima   Serra do Mar e ocorre sobre LMP. Essa proximidade favorece o dep sito de sedimentos coluviais e aluviais, contribuindo para a heterogeneidade sedimentar e ed fica local (Coelho et al. 2010; Assis et al. 2011) e para o aumento do teor de argila e da disponibilidade de nutrientes no solo, caracter sticas t picas de substratos influenciados por aporte continental (Corr a et al. 2008; Assis et al. 2011). Isso resulta em solos diferentes daqueles t picos das restingas (Rossi e Neto 2001; Souza 2015; Vidal-Torrado et al. 2023). Assim, essa localiza o pode favorecer maior similaridade flor stica com forma es de encosta (Souza e Luna 2008; Assis et al. 2011; Ivanauskas et al. 2024). Rabelo et al. (2024) demonstram que as restingas compartilham maior n mero de esp cies com a mata de encosta do que com qualquer outro dom nio fitogeogr fico. Tais fatos podem explicar a diferen a na composi o flor stica em rela o  s demais  reas, mais afastadas da encosta e associadas a dep sitos predominantemente marinhos. Isso pode estar refletido nas principais esp cies

indicadas pela análise SIMPER para a Área 3 (*Euterpe edulis*, *Chrysophyllum flexuosum* e *Guarea macrophylla*)

Para a Área 3, cabe ressaltar que *Euterpe edulis* foi a espécie que mais contribuiu para a composição florística local. Trata-se de um táxon dependente de florestas conservadas e bem estruturadas, associadas a ambientes sombreados e solos úmidos (Souza e Prevedello 2019; Baggio et al. 2023), condição que favorece seu estabelecimento e desempenho populacional. Nesse contexto, Castro et al. (2007) apontaram elevados valores de densidade e produção de frutos da espécie em florestas de planície costeira. A expressividade de *E. edulis* na Área 3 sugere, portanto, a atuação de fatores locais, possivelmente relacionados a solos mais argilosos e estáveis (Moreira 2007; Souza et al. 2009). Esses ambientes tendem a favorecer a ocorrência da espécie, uma vez que *E. edulis* se associa a solos menos arenosos, com maior retenção hídrica e nutricional, nos quais teores mais elevados de potássio e argila se correlacionam positivamente com sua distribuição e estrutura populacional (Bevilaqua et al. 2025). Padrões semelhantes já foram relatados em florestas de planícies próximas à encosta, onde a espécie também se destacou entre as mais importantes (Assis et al. 2011; Lima et al. 2011; Pansonato et al. 2018).

5 CONCLUSÃO

Em relação as respostas das três perguntas que nortearam este estudo: (1) os resultados indicaram que as três áreas de Floresta Alta de Restinga (FaR) analisadas apresentaram o mesmo padrão estrutural florestal e heterogeneidade na composição florística. Enquanto os parâmetros estruturais não diferiram significativamente entre as áreas, diversidade (H'), riqueza (S) e dominância (D) variaram e apresentaram uma diferença significativa entre as Áreas 2 e 3. A Área 1, manteve valores intermediários com ambas indicando que o maior distanciamento da diversidade ocorreu entre as formações associadas ao Cx-LPTa/LCD e ao LMP; (2) a área 2 sobre Cx-LPTa/LCD não apresentou diferenças estruturais significativas em relação as demais áreas, mas diferiu quanto a composição florística, em que as espécies presentes na Área 2 se mostraram mais dominantes quando comparadas às outras áreas. A presença de espécies tolerantes às variações hídricas sazonais na Área 2 indicou que as características florísticas demonstraram adaptação ao alagamento periódico e que os valores médios de dominância observados refletem a especialização dessas espécies

arbóreas; (3) a maior diversidade e riqueza ocorreu na Área 3, estabelecida sobre o LMP, em que a origem mista e o aporte de sedimentos continentais coluviais, associados à proximidade com a Floresta Ombrófila Densa, pareceram favorecer a ocorrência de espécies típicas de floresta de encosta em relação às Áreas 1 (LPTb) e 2 (Cx-LPTa/LCD). Assim, os resultados confirmaram a relação positiva entre proximidade da encosta e maiores diversidade e riqueza florística em relação às demais áreas

O padrão observado indica que a estrutura florestal se estabilizou e convergiu para uma similaridade entre as três áreas, enquanto a composição florística seguiu trajetórias distintas, sugerindo respostas diferentes às condições impostas pelo histórico geomorfológico e pedológico das UQ. Para a composição florística, a maior divergência se concentrou entre as Áreas 2 e 3, o que evidencia a influência de filtros ambientais locais.

Dessa forma, enquanto a Área 2 expressa o efeito das depressões paleolagunares e da maior frequência de alagamentos periódicos, a Área 3 incorpora a influência de aportes coluviais e da proximidade com a floresta de encosta, e a Área 1 representa um setor de restinga alta sobre LPTb, em condições mais bem drenadas e associadas a sedimentos mais arenosos.

Esse contexto pode estar menos relacionado à idade dos depósitos de forma isolada e mais à interação entre processos deposicionais, drenagem e conectividade com a Floresta Ombrófila. Comparações entre nossos resultados e estudos prévios sugerem que o histórico sedimentar e a posição das UQ exercem maior influência sobre a composição florística do que sobre a estrutura, com contribuição adicional de conectividade, dispersão e filtros edáficos, que devem ser testados em investigações futuras com dados edáficos detalhados.

Este estudo ressalta a necessidade de considerar a heterogeneidade geológica e edáfica das planícies costeiras no planejamento de estratégias de conservação para ecossistemas de restinga. Embora essas formações florestais possam apresentar similaridade estrutural aparente, sua composição florística demonstra alta sensibilidade às variações ambientais locais. Essa dinâmica evidencia que a preservação de unidades quaternárias distintas é importante não apenas para

preservar a biodiversidade, mas também para assegurar a resiliência ecológica desses ecossistemas tão ameaçados por pressões antrópicas.

6 REFERÊNCIAS

Aerts R (1995) The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution* 10(10), 402–407. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89156-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89156-9)

Agapito, BDP, De Sá, CFC, De Andrade, ACS, De Araujo, DSD (2023) The conservation value of forest fragments in a coastal “Restinga” forest in southeastern Brazil. *Journal of Coastal Conservation* 27, 38. <https://doi.org/10.1007/s11852-023-00964-w>

AGP (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), pp. 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26, 32–46. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x>

Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008). *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. PRIMER-E: Plymouth, UK

Angulo, R, Lessa, G, Souza, M (2006) A critical review of mid- to late-Holocene sea-level fluctuations on the eastern Brazilian coastline. *Quaternary Science Reviews* 25, 486–506. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2005.03.008>

Araujo DSD, Pereira MC (2009) Sandy coastal vegetation, Tropical biology and conservation management (Eds Del Claro, K, Oliveira, PS, Rico-Gray, V), pp. 173–189. (EOLSS Publications: Oxford, Reino Unido).

Araujo, DD, Henriques, RPB (1984) Análise florística das restingas do estado do Rio de Janeiro. *Restingas: origem, estrutura e processos*. (Eds Lacerda, LD, Araujo, DSD, Cerqueira, R, Turcq, B) pp. 150–193. (CEUFF: Niterói, Rio de Janeiro, Brasil).

Assis, MA, Prata, EMB, Pedroni, F, Sanchez, M, Eisenlohr, PV, Martins, FR, Santos, FAMD, Tamashiro, JY, Alves, LF, Vieira, SA, Piccolo, MDC, Martins, SC, Camargo, PBD, Carmo, JBD, Simões, E, Martinelli, LA, Joly, CA (2011) Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do sudeste do Brasil: vegetação e heterogeneidade ambiental. *Biota Neotropica* 11 (2), 103–121. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000200012>

Baggio, KA, Giehl, ELH, Cândido-Júnior, JF (2023) Population structure, aggregation, and dispersal of *Euterpe edulis* Mart. at two sites of interior atlantic forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 95, e20220695. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202320220695>

Baltzer, JL, Thomas, SC (2007) Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *Journal of Ecology*, 95(6), 1208–1221. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01286.x>

Bevilaqua, PHC, Da Silva, EV, De Araújo, EJG, Sansevero, JBB, Ataíde, DHS, (2025) Estrutura da população de *Euterpe edulis* Mart. e sua relação com características do solo na mata atlântica. *Revista Floresta* 55, e95576. <https://doi.org/10.5380/rf.v55i1.95576>

Bohn, FJ, Huth, A (2017) The importance of forest structure to biodiversity–productivity relationships. *Royal Society Open Science* 4, 160521. <https://doi.org/10.1098/rsos.160521>

Brasil (1996) Conselho Nacional do Meio Ambiente (CONAMA) Resolução nº 07, de 23 de julho de 1996. Define parâmetros básicos, orientadores e limitantes para o uso e a conservação das áreas de restinga. *Diário Oficial da União*, Brasília.

Brasil (2022). Ministério do Meio Ambiente. Portaria MMA nº 148, de 7 de junho de 2022. Atualiza a Lista Nacional Oficial de Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção. *Diário Oficial da União: seção 1*, Brasília, DF.

Castro, ER, Galetti, M, Morellato, LPC (2007) Reproductive phenology of *Euterpe edulis* (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. *Australian Journal of Botany* 55, 725–735. <https://doi.org/10.1071/BT07029>

Chao, A (1984) Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, Copenhagen, v. 11, 265-270. <https://doi.org/10.2307/4615964>

Chazdon, RL (2014) *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*, 1ª edição. (The University of Chicago Press: Chicago, IL, EUA).

Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>

Coelho, MR, Martins, VM, Vidal-Torrado, P, Souza, CRDG, Perez, XLO, Vázquez, FM (2010) Relação solo-relevo-substrato geológico nas restingas da planície costeira do estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 34, 833–846. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832010000300025>

Cole, LES, Bhagwat, SA, Willis, KJ (2014) Recovery and resilience of tropical forests after disturbance. *Nature Communications* 5, 3906. <https://doi.org/10.1038/ncomms4906>

Cordazzo CV, Paiva JB, Seeliger U (2006) *Plantas das dunas da costa sudoeste atlântica*. Coleção Manuais de Campo. (Editora da Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, RS, Brasil).

Cornell, HV, Harrison, SP (2014) What Are Species Pools and When Are They Important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45, 45–67. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091759>

Corrêa ACB, Silva DG and Melo JS (2008) Utilização de depósitos de encostas dos brejos pernambucanos como marcadores paleoclimáticos do Quaternário tardio no semiárido nordestino. *Mercator – Revista de Geografia da Universidade Federal do Ceará* 7(14), 99–125.

Couto OS (2005) Manual de espécies vegetais de restinga do estado de São Paulo. (Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção de Recursos Naturais (DEPRN): São Paulo, SP, Brasil).

De Oliveira, AA, Vicentini, A, Chave, J, Castanho, CDT, Davies, SJ, Martini, AMZ, Lima, RAF, Ribeiro, RR, Iribar, A, Souza, VC (2014) Habitat specialization and phylogenetic structure of tree species in a coastal Brazilian white-sand forest. *Journal of Plant Ecology* 7, 134–144. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt073>

De Simone O, Junk WJ, Schmidt W (2003) Central Amazon floodplain forests: root adaptations to prolonged flooding. *Russian Journal of Plant Physiology* 50, 848–855. <https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000003285.70058.4c>

Fidalgo, O, Bononi, VLR (1989) Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. São Paulo: Instituto de Botânica, Série Documentos, 62.

Fine, PVA, Kembel, SW (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography* 34, 552–565. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06548.x>

Fisch, STV; Gomes, EPC (2015) Métodos de amostragem de palmeiras (Arecaceae) e estudo de caso na restinga de Ubatuba, Estado de São Paulo, Brasil. (Eds (Eds JM Felfili, PV Eisenlohr, MMRF Melo, LA Andrade, JAA Meira-Neto) pp. 97–114. (Editora UFV, Viçosa, MG, Brazil).

Flora e Funga do Brasil (2025) Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> . Acesso 08 dez. de 2025.

Forrester, DI, Plaga, BNE, Bauhus, J (2025) The Effects of Tree Size, Stand Density, and Tree-Species Mixing on Stand Level and Tree Level Light Absorption and Light-Use Efficiency: A Review. *Current Forestry Reports* 11, 15. <https://doi.org/10.1007/s40725-025-00247-7>

Fundação Florestal (2018) Plano de Manejo do Parque Estadual Restinga de Bertiooga. São Paulo. Estado de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil.

Gomes, FH, Vidal-Torrado, P, Macías, F, Gherardi, B, Perez, XLO (2007) Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso (SP): I - Caracterização e classificação. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 31, 1563–1580. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832007000600033>

Guedes, CCF, Mendes, VR, Giannini, PCF, Sawakuchi, AO, Nogueira, L, Buchmann, FS (2017) Idades de deposição dos sedimentos da falésia de Itaguapé (Bertioga-SP) determinadas por luminescência opticamente estimulada. *ABEQUA* 8. <https://doi.org/10.5380/abequa.v8i2.52474>

Guedes, D, Barbosa, LM, Martins, SE (2006) Composição florística e estrutura fitossociológica de dois fragmentos de floresta de restinga no Município de Bertioga, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20, 299–311. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000200006>

Hardersen, S, La Porta, G (2023) Never underestimate biodiversity: how undersampling affects Bray–Curtis similarity estimates and a possible countermeasure. *The European Zoological Journal* 90, 660–672. <https://doi.org/10.1080/24750263.2023.2249007>

Hulshof, CM, Spasojevic, MJ (2020) The edaphic control of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography* 29, 1634–1650. <https://doi.org/10.1111/geb.13151>

Ivanauskas, NM, Moura, CD, Kameyama, C, Shirasuna, RT, Arzolla, FARDP, Costa, JP, Kanashiro, MM, Martins, TP, Baitello, JB, Aguiar, OTD, Prado, J, Simão-Bianchini, R, Rossi, L, Fernandes, UG (2024) Caracterização da vegetação do Parque Estadual Lagamar de Cananéia, Litoral Sul, Estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 51, e342023. <https://doi.org/10.1590/2236-8906e342023>

Jakovac CC, Meave JA, Bongers F, Letcher SG, Dupuy JM, Piotto D, Poorter L (2022) Strong floristic distinctiveness across Neotropical successional forests. *Science Advances* 8(26), eabn1767. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abn1767>

John, R, Dalling, JW, Harms, KE, Yavitt, JB, Stallard, RF, Mirabello, M, Hubbell, SP, Valencia, R, Navarrete, H, Vallejo, M, Foster, RB (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 864–869. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104>

Kaiser HF (1958) The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika* 23(3), 187–200. <https://doi.org/10.1007/BF02289233>

Kohyama, T (1987) Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology*, 1(4), 399–404. <https://doi.org/10.2307/2389797>

Kohyama, T, Hotta, M (1990) Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology*, 4(4), 515–521. <https://doi.org/10.2307/2389319>

Kolb, RM, Joly, CA (2010) Germination and anaerobic metabolism of seeds of *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC subjected to flooding and anoxia. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205, 112–117. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.01.001>

Kuhn, LA, Zonneveld, KAF, Souza, PA, Cancelli, RR (2023) Late Quaternary palaeoenvironmental evolution and sea level oscillation of Santa Catarina Island (southern Brazil). *Biogeosciences* 20, 1843–1861. <https://doi.org/10.5194/bg-20-1843-2023>

Kuster, VC, Da Silva, LC, Meira, RMSA, Azevedo, AA (2018) Structural adaptation and anatomical convergence in stems and roots of five plant species from a “Restinga” sand coastal plain. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 243, 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.03.017>

Liebsch, D, Marques, MCM, Goldenberg, R (2008) How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation* 141, 1717–1725. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.013>

Lima, RAFD, Oliveira, AAD, Martini, AMZ, Sampaio, D, Souza, VC, Rodrigues, RR, (2011) Structure, diversity, and spatial patterns in a permanent plot of a high Restinga forest in Southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 25, 633–645. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062011000300017>

Lobo PC, Joly CA (2000) Aspectos ecofisiológicos da vegetação de mata ciliar do sudeste do Brasil. In *Matas ciliares: conservação e recuperação* (Eds RR Rodrigues, HF Leitão Filho) pp. 143–167. (Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil).

Lopes, E (2007) Formações florestais de planície costeira e baixa encosta e sua relação com o substrato geológico nas bacias dos rios Itaguapé e Guaratuba (Bertioga-SP). Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Lourenço, J, Newman, EA, Ventura, JA, Milanez, CRD, Thomaz, LD, Wandekoken, DT, Enquist, BJ (2021) Soil-associated drivers of plant traits and functional composition in Atlantic Forest coastal tree communities. *Ecosphere* 12, e03629. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3629>

Magnago, LFS, Martins, SV, Schaefer, CEGR, Neri, AV (2010) Gradiente fitofisionômico-edáfico em formações florestais de Restinga no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24, 734–746. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300017>

Magnago, LFS, Martins, SV, Schaefer, CEGR, Neri, AV (2012) Restinga forests of the Brazilian coast: richness and abundance of tree species on different soils. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84, 807–822. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652012000300023>

Magnago, LFS, Martins, SV, Schaefer, CEGR, Neri, AV (2013a) Structure and diversity of restingas along a flood gradient in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27, 801–809. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400020>

- Magnago, LFS, Martins, SV, Schaefer, CEGR, Neri, AV (2013b) Structure and diversity of restingas along a flood gradient in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 27, 801–809. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400020>
- Magurran, AE and McGill, BJ (2011) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, 1ª edição. (Oxford University Press (OUP): Oxford, Reino Unido).
- MapBiomas (2025). Projeto MapBiomas. Coleção 10 da Séria Anual de Mapas de Cobertura Uso da Terra no Brasil. <https://brasil.mapbiomas.org/map/colecao-10/>. Acesso 14 nov. de 2025.
- Marques, MCM, Silva, SM, Liebsch, D (2015) Coastal plain forests in southern and southeastern Brazil: ecological drivers, floristic patterns and conservation status. *Brazilian Journal of Botany* 38, 1–18. <https://doi.org/10.1007/s40415-015-0132-3>
- Martin, L, Dominguez, JML, Bittencourt, ACSP (2003) Fluctuating Holocene Sea Levels in Eastern and Southeastern Brazil: Evidence from Multiple Fossil and Geometric Indicators. *Journal of Coastal Research* 19, 101–124.
- Martins, SE, Rossi, L, Sampaio, PDSP, Magenta, MAG (2008) Caracterização florística de comunidades vegetais de restinga em Bertioga, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22, 249–274. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000100024>
- May RA, Stevenson KJ (2009) Software review of Origin 8. *Journal of the American Chemical Society* 131(2): 872–872. <https://doi.org/10.1021/ja809638f>
- Melo Júnior, JCFD, Boeger, MRT (2015) Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea* 42, 207–232. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-40/2014>
- Menezes, LFTD, Araujo, DSDD, Nettesheim, FC (2010) Estrutura comunitária e amplitude ecológica do componente lenhoso de uma floresta de restinga mal drenada no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24, 825–839. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300025>
- Mittermeier, RA, Turner, WR, Larsen, FW, Brooks, TM, Gascon, C (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots, in: Zachos, F.E., Habel, J.C. (Eds.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 3–22. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1
- Moreira, MG (2007) Associações entre os solos, os ambientes sedimentares quaternários e as fitofisionomias de planície costeira e baixa encosta nas bacias dos rios Itagarapé e Guaratuba (Bertioga-SP). Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Moreno-Mateos, D, Alberdi, A, Morriën, E, Van Der Putten, WH, Rodríguez-Uña, A, Montoya, D (2020) The long-term restoration of ecosystem complexity. *Nature Ecology & Evolution* 4, 676–685. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1154-1>

- Morris, EK, Caruso, T, Buscot, F, Fischer, M, Hancock, C, Maier, TS, Meiners, T, Müller, C, Obermaier, E, Prati, D, Socher, SA, Sonnemann, I, Wäschke, N, Wubet, T, Wurst, S, Rillig, MC (2014) Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and Evolution* 4, 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>
- Mucivuna, VC, Garcia, MDGM, Del Lama, EA (2017) Inventário e avaliação quantitativa do patrimônio geológico de Bertioga (SP, Brasil). *Pesquisas em Geociências* 44 (2), 293. <https://doi.org/10.22456/1807-9806.78281>
- Pansonato, MP, Lima, RAFD, Oliveira, AAD, Bertencello, R, Martini, AMZ (2018) Community structure and species composition of a periodically flooded Restinga forest in Caraguatatuba, São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 19. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2017-0477>
- Pardal, A, Christofolletti, RA, Martinez, AS (2024) Urbanisation on the coastline of the most populous and developed state of Brazil: the extent of coastal hardening and occupations in low-elevation zones. *Anthropocene Coasts* 7, 15. <https://doi.org/10.1007/s44218-024-00048-8>
- Parolin, P (2009) Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 103, 359–376. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn216>
- Pedersen O, Sauter M, Colmer TD, Nakazono M (2021) Regulation of root adaptive anatomical and morphological traits during low soil oxygen. *New Phytologist* 229, 42–49. <https://doi.org/10.1111/nph.16811>
- Peixoto AL, Maia LC (2013) Manual de procedimentos para herbários. Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Recife, PE, Brasil. http://inct.florabrasil.net/wp-content/uploads/2013/11/Manual_Herbario.pdf. Acesso 15 ago. de 2024.
- Pinto Sobrinho, FDA, Souza, CRDG, Mogollón, JEDJB (2011) Análise estrutural de florestas de restinga associadas a depósitos marinhos pleistocênicos e holocênicos na Bacia do Rio Itaguapé, Bertioga (SP). *Revista do Instituto Geológico, São Paulo* 32, 27–40. <https://doi.org/10.5935/0100-929X.20110003>
- Rabelo, ST, Fernandes, MF, Moro, MF (2024) Biogeography of restinga vegetation in Northern and Northeastern Brazil and their floristic relationships with adjacent ecosystems. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 96, e20230925. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202420230925>
- Reflora – Herbário Virtual (2024) Herbário Virtual. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual>. Acesso 15 ago. de 2024.
- Rezende, CL, Scarano, FR, Assad, ED, Joly, CA, Metzger, JP, Strassburg, BBN, Tabarelli, M, Fonseca, GA, Mittermeier, RA (2018) From hotspot to hopespot: An

opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation* 16, 208–214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>

Ribeiro, KFO, Martins, VF, Wiegand, T, Santos, FAM (2021) Habitat filtering drives the local distribution of congeneric species in a Brazilian white-sand flooded tropical forest. *Ecology and Evolution* 11, 1797–1813. <https://doi.org/10.1002/ece3.7169>

Rosado, BHP, Mattos, EAD (2007a) 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. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300020>

Rosado, BHP, Mattos, EAD (2007b) 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. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300020>

Rossi, M (1999) Fatores formadores da paisagem litorânea: a Baía do Guaratuba, São Paulo, Brasil. Dissertação de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Rossi, M, Queiroz Neto, JP (2001) Os solos como indicadores das relações entre sedimentos continentais e marinhos na planície costeira: Rio Guaratuba (SP). *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 25, 113–120. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832001000100012>

Sampaio D, Souza VC, Oliveira AA, Paula-Souza J, Rodrigues RR (2005) Árvores da restinga: guia ilustrado para identificação das espécies da Ilha do Cardoso. (Neotrópica: São Paulo, SP, Brasil).

Santos-Filho, FS, Almeida Jr, EB, Zickel, CS (2013) Do edaphic aspects alter vegetation structures in the Brazilian restinga? *Acta Botanica Brasilica*. 27, 613–623. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000300019>

São Paulo (2016). Resolução SMA Nº 057, de 05 de junho de 2016. Publica a segunda revisão da lista oficial das espécies da flora ameaçadas de extinção no Estado de São Paulo. São Paulo, SP.

Scarano, FR (2009) Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: Rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation* 142, 1201–1208. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.027>

Scarano, FR, (2002) Structure, Function and Floristic Relationships of Plant Communities in Stressful Habitats Marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90, 517–524. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf189>

Scarano, FR, Ribeiro, KT, Moraes, LFD, Lima, HC (1997) Plant Establishment on Flooded and Unflooded Patches of a Freshwater Swamp Forest in Southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 13, 793–803.

Scheel-Ybert, R (2000) Vegetation stability in the Southeastern Brazilian coastal area from 5500 to 1400 14C yr BP deduced from charcoal analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology* 110, 111–138. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(00\)00004-X](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(00)00004-X)

Souza CRG (2007) Ambientes sedimentares de planície costeira e baixa-média encosta em Bertioga (SP). In: *Proceedings of the 11st Congresso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário*, Belém, 4–11.

Souza CRG, Lopes EA, Moreira MG (2009) Coastal plain and low–medium slope sub-biomes: a new approach based on native vegetation–quaternary unit–soil associations. *Journal of Coastal Research, Special Issue* 56, 1551–1555.

Souza VC, Sampaio D, Toledo C, Flores T, Dalla Colletta G (2024) *Guia das plantas das dunas e restingas*. (Liana Produções Editoriais: São Paulo, SP, Brasil).

Souza VC, Sampaio D, Toledo CP, Flores TB, Colleta GD (2024). *Guia de plantas das dunas e restingas*. (Liana Produções Editoriais: Piracicaba, SP, BR).

Souza, ACD, Prevedello, JA (2019) Geographic distribution of the threatened palm *euterpe edulis* mart. In the atlantic forest: implications for conservation. *Oecologia Australis* 23, 636–643. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2303.19>

Souza, CRDG, Luna, GDC (2008) Unidades quaternárias e vegetação nativa de planície costeira e baixa encosta da Serra do mar no litoral norte de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico* 29, 1–18. <https://doi.org/10.5935/0100-929X.20080001>

Souza, CRG (1997) *As células de deriva litorânea e a erosão nas praias do Estado de São Paulo*. Tese Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

Souza, CRG (2015) The Bertioga Coastal Plain: an example of morphotectonic evolution. *Landscapes and landforms of Brazil*. (Eds Vieira, BC, Salgado, AAR, Santos, LJC) pp 115–134. (Springer Dordrecht: Cham, Zug, Suíça).

SpeciesLink (2025) SpeciesLink – Sistema de Informação Distribuído para Coleções Biológicas. <https://specieslink.net/search/>. Acesso 08 dez. de 2025

Suguio K, Martin L (1978) Quaternary marine formations of the states of São Paulo and Southern Rio de Janeiro. In: *International symposium on coastal evolution in the quaternary*, vol 1. São Paulo, p 1 – 67.

Suguio, K, Angulo, RJ, Carvalho, AM, Corrêa, ICS, Tomazelli, LJ, Willwock, JA and Vital, H (2005) Paleoníveis do mar e paleolinhas de costa. *Quaternário do Brasil*. (Eds Souza, CRG, Suguio, K, Oliveira, MAS, Oliveira, PE) pp 114–129. (Holos Editora: Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil).

Suguio, K, Martin, L, Bittencourt, ACSP, Dominguez, JML, Flexor, JM, Azevedo, AEGD (1985) Flutuações do nível relativo do mar durante o quaternário superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. *Revista Brasileira de Geociências* 15, 273–286. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.1985273286>

Sztutman, M, Rodrigues, RR (2002) O mosaico vegetacional numa área de floresta contínua da planície litorânea, Parque Estadual da Campina do Encantado, Pariquera-Açu, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 25, 161–176. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002000200005>

Tessler, MG, Goya, SC (2005) Processos Costeiros Condicionantes do Litoral Brasileiro. *Revista do Departamento de Geografia* 17, p 11–23. <https://doi.org/10.7154/RDG.2005.0017.0001>

Vidal-Torrado P, Buurman P, Martinez P, Lopes-Mazzetto JM, Schellekens J, Coelho MR and Gomes FH (2023) Soils of restingas. In *The soils of Brazil* (Eds Carlos E. G. R. Schaefer) pp. 393–410. (Springer: Cham, Switzerland).

Zamith, LR, Scarano, FR (2006) Restoration of a Restinga Sandy Coastal Plain in Brazil: Survival and Growth of Planted Woody Species. *Restoration Ecology* 14, 87–94. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00108.x>

Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*, 3rd edn. (Prentice Hall: Upper Saddle River, NJ, EUA).

7 APÊNDICES

Apêndice A – Localização das parcelas nas áreas de estudo de Floresta Alta de Restinga no Parque Estadual Restinga de Bertiooga (PERB). Área 1 (Itaguaré), Área 2 (Guaratuba) e Área 3 (Guaratuba).

Parcelas	Sirgas - 2000	
	X (Long.)	Y (Lat.)
ÁREA 1		
P1	-23,779	-45,9756
P2	-23,7793	-45,976
P3	-23,7795	-45,9764
P4	-23,7795	-45,9767
P5	-23,7791	-45,9763
P6	-23,7789	-45,9764
P7	-23,7792	-45,9769
P8	-23,7797	-45,9745
P9	-23,7792	-45,9769
P10	-23,7788	-45,977
ÁREA 2		
P1	-23,7494	-45,9281
P2	-23,7496	-45,9281
P3	-23,7491	-45,9283
P4	-23,7498	-45,9284
P5	-23,7492	-45,9287
P6	-23,7492	-45,9279
P7	-23,7491	-45,9276
P8	-23,7492	-45,9264
P9	-23,7495	-45,9275
P10	-23,7487	-45,9272
ÁREA 3		
P1	-23,7357	-45,931
P2	-23,7356	-45,9307
P3	-23,7355	-45,9304
P4	-23,7351	-45,9301
P5	-23,7352	-45,9296
P6	-23,7358	-45,9314
P7	-23,7356	-45,9317
P8	-23,7358	-45,9319
P9	-23,736	-45,9322
P10	-23,7357	-45,9327

Apêndice B – Lista de espécies registradas nas Áreas 1 (Itaguaré), 2 (Guaratuba) e 3 (Guaratuba), classificadas em ordem alfabética por família, com informações sobre suas respectivas ocorrências.

FAMÍLIAS/ ESPÉCIES	ÁREA 1	ÁREA 2	ÁREA 3
Anacardiaceae R. Br			
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	X	X	X
Annonaceae Juss.			
Annonaceae sp.01	X		
<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.		X	
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.		X	
Aquifoliaceae Bercht. & J.Presl			
<i>Ilex dumosa</i> Reissek.			X
<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek.	X		X
Araliaceae Juss.			
<i>Didymopanax angustissimum</i> Marchal.	X	X	X
Arecaceae Bercht. & J.Presl.			
Arecaceae sp.01			X
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret.	X		
<i>Attalea dubia</i> (Mart.) Burret	X		X
<i>Bactris setosa</i> Mart.		X	X
<i>Euterpe edulis</i> Mart.		X	X
<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	X	X	
<i>Syagrus</i> sp.01			X
Bignoniaceae Juss.			
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	X		X
<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	X	X	X
Calophyllaceae J.Agardh			
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	X	X	
Celastraceae R.Br.			
<i>Monteverdia gonoclados</i> (Mart.) Biral		X	
Chrysobalanaceae R.Br.			
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.		X	X
<i>Licania nitida</i> Hook.f.	X		
Clusiaceae Lindl.			
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi.	X		X
Combretaceae R.Br.			
<i>Terminalia januariensis</i> DC.			X
Cordiaceae R.Br. ex Dumort.			
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	X		
Elaeocarpaceae Juss.			
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	X	X	X
Erythraliaceae Miq.			
<i>Heisteria silvianii</i> Schwacke.			X
Erythroxylaceae Kunth.			
<i>Erythroxylum umbu</i> Costa-Lima		X	
Euphorbiaceae Juss.			
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	X	X	
<i>Algernonia riedelii</i> (Müll.Arg.) G.L.Webster			X
Fabaceae Lindl.			
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	X	X	
<i>Hydrochorea pedicellaris</i> (DC.) M.V.B.Souares, Iganci & M.P.Morim	X		X
<i>Inga capitata</i> Desv.			X

FAMÍLIAS/ ESPÉCIES	ÁREA 1	ÁREA 2	ÁREA 3
<i>Inga marginata</i> Willd.			X
<i>Inga praeagnans</i> T.D.Penn.	X		X
<i>Inga sellowiana</i> Benth.			X
<i>Inga</i> sp.01			X
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	X		
<i>Swartzia langsdorffii</i> Raddi			X
<i>Zygia selloi</i> (Benth.) L.Rico			X
Humiriaceae A.Juss.			
<i>Humiriastrum dentatum</i> (Casar.) Cuatrec.	X		
Lauraceae Juss.			
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F.Macbr.	X	X	X
Lauraceae sp.01	X		X
Lauraceae sp.02	X		
Lauraceae sp.03			X
<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.			X
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	X	X	
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees & Mart.) Mez.	X		X
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees & Mart.) Mez			X
<i>Ocotea pulchra</i> Vattimo-Gil.			X
<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Baitello	X		
Malvaceae Juss.			
<i>Eriotheca pentaphylla</i> (Vell.) A.Robyns	X		X
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns			X
Melastomataceae A.Juss.			
<i>Miconia flammea</i> Casar.		X	
<i>Miconia formosa</i> Cogn.			X
Meliaceae A.Juss.			
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.		X	X
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	X	X	X
Monimiaceae Juss.			
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	X	X	X
<i>Mollinedia triflora</i> (Spreng.) Tul.			X
Moraceae Gaudich.			
<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	X		
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudich.			X
Myrtaceae Juss.			
<i>Eugenia astringens</i> Cambess.	X		X
<i>Eugenia disperma</i> Vell.			X
<i>Eugenia fusca</i> O.Berg.		X	X
<i>Eugenia stigmatorosa</i> DC.	X	X	
<i>Eugenia subavenia</i> O.Berg.			X
<i>Eugenia subglomerata</i> (Kuntze) Sobral.			X
<i>Eugenia sulcata</i> Spring ex Mart.	X		X
<i>Myrcia brasiliensis</i> Kiaersk.		X	X
<i>Myrcia cf florida</i> Lem.	X		
<i>Myrcia flagellaris</i> (D.Legrand) Sobral.			X
<i>Myrcia glomerata</i> (Cambess.) G.P.Burton & E.Lucas.	X	X	
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	X	X	
<i>Myrcia neolucida</i> A.R.Lourenço & E.Lucas.			X
<i>Myrcia racemosa</i> (O.Berg) Kiaersk.	X		
<i>Myrcia spectabilis</i> DC.			X
<i>Myrcia vellozoi</i> Mazine.			X
Myrtaceae sp.01	X		X
Myrtaceae sp.02			X

FAMÍLIAS/ ESPÉCIES	ÁREA 1	ÁREA 2	ÁREA 3
Myrtaceae sp.03			X
Myrtaceae sp.04			X
Myrtaceae sp.05			X
Myrtaceae sp.06			X
Myrtaceae sp.07			X
Myrtaceae sp.08			X
Myrtaceae sp.09			X
Myrtaceae sp.10	X		
Myrtaceae sp.11			X
Myrtaceae sp.12			X
Myrtaceae sp.13			X
Myrtaceae sp.14			X
Myrtaceae sp.15		X	
Myrtaceae sp.16		X	
Myrtaceae sp.17			X
Myrtaceae sp.18	X		
Myrtaceae sp.19	X		
Myrtaceae sp.20	X		
Myrtaceae sp.21	X		
Myrtaceae sp.22	X		
Myrtaceae sp.23			X
Myrtaceae sp.24		X	
Myrtaceae sp.25	X		
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine		X	
Nyctaginaceae Juss.			
<i>Guapira hirsuta</i> (Choisy) Lundell			X
<i>Guapira nitida</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	X		X
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	X	X	
Peraceae Klotzsch			
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	X	X	
Polygonaceae A. Juss.			
<i>Coccoloba fastigiata</i> Meisn.		X	X
Primulaceae Batsch ex Borkh.			
<i>Myrsine venosa</i> A.DC.	X	X	
Primulaceae sp.01	X		
Rubiaceae Juss.			
<i>Amaioua intermedia</i> Mart. ex Schult. & Schult.f.	X	X	X
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	X	X	X
<i>Psychotria</i> sp.01	X	X	X
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.			X
<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Schltdl.) Klotzsch			X
Salicaceae Mirb.			
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.			X
Sapindaceae Juss.			
<i>Cupania furfuracea</i> Radlk.			X
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.		X	
Sapotaceae Juss.			
<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.			X
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	X		X
<i>Manilkara subsericea</i> (Mart.) Dubard	X	X	X
<i>Pouteria beaurepairei</i> (Glaz. & Raunk.) Baehni	X	X	
Solanaceae A.Juss.			
<i>Cestrum schlechtendalii</i> G.Don	X		
Strombosiaceae Tiegh.			

FAMÍLIAS/ ESPÉCIES	ÁREA 1	ÁREA 2	ÁREA 3
<i>Tetrastylidium grandifolium</i> (Baill.) Sleumer	X		
Thymelaeaceae A.Juss.			
<i>Daphnopsis racemosa</i> Griseb.	X	X	X
Urticaceae Juss.			
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul			X
<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini		X	
Indeterminadas			
Indeterminada sp.01			X
Indeterminada sp.02			X
Indeterminada sp.03			X
Indeterminada sp.04			X
Indeterminada sp.05			X
Indeterminada sp.06			X
Indeterminada sp.07			X
Indeterminada sp.08	X		X
Indeterminada sp.09			X
Indeterminada sp.10			X
Indeterminada sp.11			X
Indeterminada sp.12			X
Indeterminada sp.13			X
Indeterminada sp.14			X
Indeterminada sp.15			X
Indeterminada sp.16			X
Indeterminada sp.17			X
Indeterminada sp.18		X	
Indeterminada sp.19		X	
Indeterminada sp.20		X	
Indeterminada sp.21		X	
Indeterminada sp.22		X	
Indeterminada sp.23		X	
Indeterminada sp.24	X		
Indeterminada sp.25	X		
Indeterminada sp.26	X		
Indeterminada sp.27	X		
Indeterminada sp.28	X		
Indeterminada sp.29		X	