

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA:
DIVERSIDADE E MANEJO DA VIDA SILVESTRE
MESTRADO

CRISTIANE FORGIARINI DA SILVA

PADRÕES DE HISTÓRIAS DE VIDA DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA
COM ARAUCÁRIA DO SUL DO BRASIL

SÃO LEOPOLDO

2011

Cristiane Forgiarini da Silva

PADRÕES DE HISTÓRIAS DE VIDA DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA
COM ARAUCÁRIA DO SUL DO BRASIL

Dissertação apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre, pelo Programa
de Pós-graduação em Biologia (Diversidade e
Manejo da Vida Silvestre) da Universidade do
Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS.

Orientador: Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira

SÃO LEOPOLDO

2011

Ficha catalográfica

S586p Silva, Cristiane Forgiarini da
Padrões de histórias de vida de espécies arbóreas em
uma Floresta com Araucária do Sul do Brasil / Cristiane
Forgiarini da Silva. -- 2011.
49 f. il. ; 30cm.

Dissertação (mestrado) -- Universidade do Vale do Rio dos
Sinos. Programa de Pós-Graduação em Biologia, São Leopoldo,
RS, 2011.

Orientador: Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira.

1. Floresta Ombrófila Mista. 2. *Araucaria angustifolia*. 3.
Espécie - História - Vida - Características Fenotípicas. 4.
Ecologia. I. Título. II. Oliveira, Juliano Morales de.

CDU 582.473

Catálogo na Publicação:
Bibliotecário Eliete Mari Doncato Brasil - CRB 10/1184

Cristiane Forgiarini da Silva

PADRÕES DE HISTÓRIAS DE VIDA DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA
COM ARAUCÁRIA DO SUL DO BRASIL

Dissertação apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre, pelo Programa
de Pós-graduação em Biologia (Diversidade e
Manejo da Vida Silvestre) da Universidade do
Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS.

Aprovado em _____, do mês de _____ de 2011.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira - Universidade do Vale do Rio dos Sinos

Prof^a. Dr^a. Luciane de Oliveira Crossetti - Universidade do Vale do Rio dos Sinos

Prof. Dr. João André Jarenkow - Universidade Federal do Rio Grande do Sul

“Ao meu querido esposo e a todos os ecólogos e cientistas que trabalham incansavelmente para ampliar nossa compreensão sobre os mais diversos processos biológicos existentes no planeta Terra.”

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Energética Barra Grande S.A. (BAESA) pela bolsa de mestrado e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia da Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS) pelo curso de excelente qualidade.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira, por ter me aceitado como orientanda, pelas contribuições para conclusão do estudo e também pelo apoio psicológico, que foi importante para me fazer manter a calma nos momentos difíceis.

Ao Prof. Dr. Alexandre Fadigas de Souza pela oportunidade, por ter me orientado durante um ano e meio na UNISINOS e por, posteriormente, mesmo estando longe, ter continuado me auxiliando. Por acreditar sempre na minha capacidade como pesquisadora, pelo incentivo, pela convivência, mesmo que muitas vezes virtual e pelo exemplo como pesquisador pelo qual tento me espelhar sempre.

Aos funcionários da Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FLONA SFP), Edenice, Soligo, Marcos, Adão, Damiane, Cabo, Beloni, seu Bepe, seu Maneco e todos os demais, obrigada pelas conversas, acomodações e suporte logístico, ainda bem que vocês são as pessoas responsáveis por este lugar que para mim é sagrado.

Aos funcionários da UNISINOS, pelo suporte administrativo, burocrático e de deslocamento, que foi essencial para o desenvolvimento do projeto.

Ao pessoal do Herbário Anchieta – (PACA), em especial à Salete, Denise, Vinícius e Ana pela ajuda com o material depositado na coleção, pelos chás da tarde e pela oportunidade única de manusear exsiccatas do padre Dalduíno Rambo, foi certamente uma experiência emocionante, além da oportunidade de conhecer neste espaço dois botânicos espetaculares como a Curadora Maria Salete Marchioretto especialista em Amaranthaceae e o professor Renato Aquino Záchia especialista em Annonaceae e Malpighiaceae.

Ao Prof. Dr. Solon Jonas Longhi, a Doadi Brena, Marcelo e a todos os colegas do curso de Engenharia Florestal da Universidade Federal de Santa Maria – (UFMS) que há tanto tempo tem se dedicado a coleta desta base de dados tão grande e importante para o estudo da Floresta Ombrófila Mista.

Ao pessoal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul – (URGFS), professor Dr. Leandro Duarte e ao amigo Vanderlei Debastiane pelas dicas e ajudas com as análises filogenéticas. Ao aluno Guilherme Dubal dos Santos Seger que prontamente cedeu dados do seu trabalho de mestrado, mesmo sem me conhecer direito e também a todas as pessoas desta instituição que conheci e que passei a admirar como pessoas e pesquisadores.

Aos amigos do mestrado e aos alunos da graduação da UNISINOS que ajudaram nos trabalhos de campo, pelas conversas, pela ajuda e pelas histórias que passamos e que certamente, levaremos para vida toda, obrigada: Thais Monero, Gustavo Viegas, Erivelton Tomazzoni Gonçalves, Clarissa Moreira, Gerson Hennemann da Silva, Gustavo Simon e em especial a Daniele Uarte de Matos que nestes campos da vida me trouxe palavras de conforto e iluminou meus pensamentos quanto precisei tomar decisões importantes.

Aos colegas e professores em geral pelas conversas, pelas diferentes linhas de trabalho, discussões propostas e pela união que é única desta instituição e a disponibilidade de todos em ajudar no que fosse preciso e em especial ao meu colega e amigo Leonardo Urruth pelas conversas “ecológicas” que contribuíram muito para minha construção como pesquisadora.

A professora Dr^a. Luciane Oliveira Crossetti e ao professor Dr. João André Jarenkow pela disponibilidade e por terem aceitado o convite para participar da banca examinadora desta dissertação.

Aos meus pais, familiares e amigos em geral pelo carinho e compreensão pela minha ausência constante nestes últimos anos nas vossas vidas, sei que deixei de estar por perto muitas vezes, mas tenham certeza que estes poucos momentos que passamos, foram intensos.

Ao meu querido esposo pelo amor incondicional, pelo companheirismo, pelo entendimento e por ter me apresentado o mundo das corridas de rua, pelo qual hoje também sou apaixonada, tenho certeza de que sem este incentivo anti-stress não teria a saúde física e mental que tenho hoje. Agradeço também pela imensa colaboração no trabalho com a macro para os cálculos de fechamento de dossel, que foram fundamentais para o desenrolar do projeto. Peço ainda aqui desculpas pelas férias trabalhadas em campo, pelas picadas de vespas e pelos sustos proporcionados pelas Jararacas da Floresta Nacional de São Francisco de Paula, sei que foi difícil para ti e agradeço duplamente por isso e pela dedicação, sei que só uma pessoa com muito amor no coração seria capaz de fazer algo tão nobre assim por outra pessoa, te amo.

Para terminar agradeço a Deus pelas realizações e pela vida feliz que tenho e antes que os ateus me corrijam ou critiquem, pode ser também ao destino, ao acaso ou como preferirem chamar, sei que o que me conectou a estas pessoas maravilhosas foi algo maior e por isso sempre tenho em mente de que ninguém é capaz de fazer nada sozinho desta vida e que todos os nossos trabalhos e realizações fazem parte da união e troca de conhecimento entre as pessoas que nos cercam.

Obrigada a todos.

“Os que se encantam com a prática sem a ciência são como os timoneiros que entram no navio sem timão nem bússola, nunca tendo certeza do seu destino.”

Leonardo Da Vinci

RESUMO

A história de vida das espécies pode ser contada através de suas características fenotípicas, pois elas são resultantes dos processos ocorridos ao longo do tempo evolutivo. Para definir padrões estruturais e de luminosidade entre as espécies arbóreas de uma Floresta com Araucária do Sul do Brasil, características importantes de história de vida foram utilizadas com o intuito de entender as relações existentes entre as espécies encontradas dentro deste ambiente. A filogenia também foi levada em conta e analisada através de um teste de Mantel entre as características de vida e as distâncias filogenéticas das espécies avaliadas. Os resultados revelaram as relações existentes entre as variáveis de história de vida e os eixos da PCA que foram divididos em 7: retenção de tecidos, crescimento vertical, alcance luminoso, comprimento da semente, “trade-off” da dispersão zoocórica, crescimento rápido e “trade-off” da captura de luz. Já as correlações de Pearson com as posteriores correções através do método de Benjamini & Hochberg apontaram 6 correlações significativas envolvendo os regenerantes 1 e 2. A análise de agrupamento separou as espécies em quatro grupos diferentes: tolerantes à sombra, intermediárias zoocóricas, intermediárias preferencialmente não zoocóricas e espécies com alta intensidade de radiação solar (com destaque para *Araucaria angustifolia*). Este estudo possibilitou a compreensão das estratégias de vida adotadas pelas espécies arbóreas de uma Floresta com Araucária do Sul do Brasil, além de ser uma nova ferramenta para conservação e manejo destas espécies que poderá ser utilizada nos estudos posteriores.

Palavras-chave: Características de vida. Relações de compromisso. Estratégias de vida. *Araucaria angustifolia*. Floresta Ombrófila Mista.

ABSTRACT

The life history of species can be expressed by their phenotype features, because trait characteristics are determined by processes occurring in an evolutionary timescale. In this study I analyzed morphological and demographic traits to reveal life histories of Araucaria forest trees species. Possible influence of phylogeny in life history traits was taken into account by a Mantel test between traits and the phylogenetic distance. Trait patterns were then evaluated through ordination, classification and correlation analyses of species per trait matrixes. The Mantel test showed no significant influence of phylogeny in species traits. Principal Component Analysis showed seven life history axes, named as tissue retention, vertical growth, light range, seed length, zoochory trade-off, fast growth and light capture trade-off. Pearson correlations with Benjamini & Hochberg corrections resulted in 6 significant associations between regenerates 1 and 2. Cluster analysis separated the species in four different groups: shade tolerant, zoochoric intermediaries, non-zoochoric rather intermediaries and species with high intensity of solar radiation (especially to *Araucaria angustifolia*). This study enabled the comprehension of the strategies of life adopted by tree species in the Araucaria Forest, besides becoming a new means of conservation and management of these species.

Key-words: Life history. Trade-offs. Life Strategies. *Araucaria angustifolia*. Ombrophilous Mixed Forest.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1: Área de estudo. Localização das parcelas permanentes na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, segundo Souza et al., (2008).....21
- Figura 2: Ilustração esquemática apresentada no artigo de Lieberman et al. (1995) onde ele apresenta os passos para o cálculo do índice G utilizando as distâncias entre as árvores adultas e regenerantes e suas respectivas diferenças de altura.....23
- Figura 3: Representação gráfica da análise de componentes principais (PCA) realizada entre os dados existentes para 66 espécies e 17 variáveis no estágio de vida adulto, com mais de 5 indivíduos, encontradas nos 10 hectares amostrados de Floresta com Araucária na FLONA de São Francisco de Paula/RS.....29
- Figura 4: Representação gráfica da análise de agrupamento realizada entre os dados existentes para 17 variáveis de 66 espécies no estágio de vida adulto, com mais de 5 indivíduos, encontrados nos 10 hectares amostrados de Floresta com Araucária na FLONA de São Francisco de Paula/RS.....31
- Figura 5: Representação esquemática dos 4 grupos obtidos com a análise de agrupamento: 1º grupo, composto por espécies predominantemente não-zoocóricas, com maiores comprimentos foliares e valores intermediários de alturas e índices de luminosidade; 2º grupo, espécies zoocóricas e com alturas e índices de luminosidade intermediário; 3º grupo, espécies zoocóricas com comprimentos foliar e SLA semelhantes ao primeiro grupo, menores alturas e índices de luminosidade baixos; e 4º grupo, espécies zoocóricas com menores profundidades da copa, coeficientes de assimetria e os maiores índices de luminosidade (*Araucaria angustifolia*: maior altura comprimento da semente e menor SLA em relação à *Symplocos tetrandra*).....34

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Lista com as 27 características utilizadas no trabalho sobre a análise dos padrões nas histórias de vida das espécies arbóreas de uma Floresta com Araucária do Sul do Brasil, siglas utilizadas para representação e unidades de medidas de cada variável.....25

Tabela 2: Correlações formadas entre as variáveis de História de Vida analisadas e os eixos da Análise de Componentes Principais (PCA).....28

SUMÁRIO

1 APRESENTAÇÃO	13
2 INTRODUÇÃO	16
3 MATERIAL E MÉTODOS	19
3.1 ÁREA DE ESTUDO.....	19
3.2 BANCO DE DADOS DEMOGRÁFICO..	20
3.3 CARACTERÍSTICAS DE HISTÓRIA DE VIDA.....	21
3.4 ANÁLISE DOS DADOS.....	26
4 RESULTADOS	27
5 DISCUSSÃO	31
6 CONCLUSÃO	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	36
ANEXO 01: Mapa esquemático da divisão realizada dentro das 10 parcelas de 1 ha. As áreas foram divididas em quadrados menores com 10x10m (totalizando 100 quadrados), em cinza é possível visualizar os quadrados sorteados aleatoriamente para avaliar a regeneração das plantas (regenerantes 2) e em preto a localização das parcelas de regeneração inicial (regenerantes 1).	45
ANEXO 02: Histogramas da distribuição normal dos dados para 26 variáveis quantitativas estudadas.....	46
APÊNDICE 01: Listagem florística das 66 espécies adultas arbóreas, e suas respectivas abreviações, utilizadas no teste de Mantel, na Análise de Componentes Principais (PCA) e na análise de agrupamentos.....	48

1 APRESENTAÇÃO

A partir das idéias evolucionistas propostas por Wallace (1858) e Darwin (1859) e da inclusão dos conhecimentos genéticos na compreensão dos mecanismos da seleção natural através das relações genóticas de variabilidade hereditária e fenotípicas relacionadas à aptidão das espécies, uma nova forma de trabalho surgiu no meio biológico e ficou conhecido como teoria das histórias de vida (Stearns, 1992).

Segundo Stearns (1992), a teoria de história de vida está relacionada diretamente com seleção natural, aptidão, adaptação e pressão de seleção. Esta teoria contribui para o pensamento evolutivo, pois analisa características fenotípicas que avaliam a aptidão dos indivíduos e expõem tensões entre adaptações e pressão seletiva. A teoria da história de vida analisa quais variações nos atributos de histórias de vida dão vantagens adaptativas aos indivíduos, levando em conta a plasticidade fenotípica dos mesmos a diferentes ambientes ao longo do tempo evolutivo.

Estas diferenças nos atributos de história de vida estão diretamente relacionadas com reprodução e sobrevivência dos indivíduos e são compostas principalmente por características como: tamanho de nascimento; padrão de crescimento; idade de maturação; tamanho de maturação; número, tamanho e razão sexual dos descendentes; idade e tamanho específico de investimentos reprodutivos; idade e tamanho específico de mortalidade e longevidade, bem como pelas relações de compromisso (“trade-offs”) entre características de história de vida relacionadas negativamente (Stearns, 1992; Begon et al., 2006).

Uma das teorias ligadas a estes “trade-offs” é a dicotomia entre espécies R e K estrategistas (MacArthur & Wilson, 1967). A variação entre espécies e grupos de “trade-offs” são as razões pelas quais as histórias de vida baseiam-se em combinações de características, tais como: desenvolvimento lento, vida longa e baixa fecundidade dos organismos (fator K) e desenvolvimento rápido, vida curta e alta fecundidade dos organismos (fator r) (Stephen 2007). Este assunto é amplamente discutido na biologia e faz parte da teoria de história de vida, mas é um erro pensar que essas correlações negativas são abundantes na natureza (Begon et al., 2006). Pelo contrário, em geral não podemos esperar ver “trade-offs” pela simples observação de correlações em populações naturais (Lessells, 1991), porque a otimização da combinação entre recursos de crescimento e rendimentos reprodutivos proporciona a todos os indivíduos da população uma aproximação do ótimo, desta forma não

haveria variação nessas características para um “trade-off” (Begon et al., 2006) e sim para uma correlação positiva.

As relações filogenéticas existentes entre as espécies também são importantes na teoria das histórias de vida. Darwin (1859) demonstrou que os caracteres que mostravam uma verdadeira afinidade entre duas ou mais espécies eram aqueles herdados de um ancestral comum, portanto toda classificação verdadeira era genealógica. A partir desta idéia os organismos passaram a ser vistos como produtos de sua história evolutiva ou filogenética. As classificações deixaram de ser apenas informativas (apresentação descritiva das características) e começaram também a serem espelhadas nas relações evolutivas entre os organismos (Raven et al., 2001). Losos (1990a) demonstrou que a distribuição de tamanhos de dois clados, com padrões de tamanho similares, não eram gerados da mesma maneira, pois as espécies destes clados pertenciam a ilhas diferentes e tinham origens evolutivas diferentes, mas em outro caso ele demonstrou que espécies com tamanhos diferentes pertenciam a clados e ilhas iguais, e faziam isso para reduzir a competição direta entre espécies e evitar a sobreposição de nichos (Connel, 1980). Por isso avaliar a filogenia nos estudos de história de vida é importante para considerar a proximidade destas características de vida com a filogenia, levando em conta o peso que essas relações têm dentro dos estudos de história de vida.

O processo de diferenciação revela também a capacidade de adaptação das espécies a diferentes ambientes através de sua plasticidade fenotípica, que é a capacidade que alguns genótipos possuem de responder a alterações do meio ambiente em que se encontram, modificando a sua expressão fenotípica, mediante ajustes morfológicos e/ou fisiológicos (Schlichting, 1986). Espécies com grande potencial para plasticidade em caracteres ligados à sobrevivência apresentam vantagens adaptativas em ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição, visto que as mudanças produzidas podem facilitar a exploração de novos nichos, resultando no aumento da tolerância ambiental (Cardoso & Lomônaco, 2003).

Outro elemento importante que influencia diretamente a teoria das histórias de vida são as relações demográficas encontradas dentro das populações. Segundo Charlesworth (1980) as mudanças nas estruturas de idades e/ou tamanhos das populações podem influenciar significativamente a demografia e o equilíbrio genético da população, sendo que a probabilidade de sobrevivência e a fecundidade dos indivíduos declinam com a idade. Este processo de declínio dos traços de história de vida é reflexo da diminuição do desempenho das diferentes funções fisiológicas com aumento da idade e também por causa da maior

incidência dos organismos a problemas patológicos (Stearns, 1992). Portanto, esses são importantes elementos a serem considerados em análises de história de vida.

A seleção natural favorece àqueles indivíduos que realizam a maior contribuição para o futuro da população a qual pertencem todos os componentes da história de vida que afetam esta contribuição, influenciando, em última instância, a fecundidade e a sobrevivência do indivíduo (Begon et al., 2006). Ou seja, ela favorece os indivíduos com maior aptidão (*fitness*) dentro da população. Para prever as respostas da seleção natural, precisamos saber sobre a variação genética presente nas populações e as conexões entre os traços fenotípicos que caracterizam a espécie (Stearns, 1992). Por isso trabalhos sobre histórias de vida são tão importantes: através de características particulares encontradas nas espécies estudadas podemos obter respostas sobre o comportamento ecológico nas comunidades, e com isso contribuir diretamente para a conservação.

O estudo apresentado a seguir foi baseado na teoria sobre as histórias de vida, sendo que através da medição de 27 características diferentes, padrões de história de vida para as espécies de uma Floresta com Araucária foram definidos juntamente com as relações existentes entre estas características. Nele tentamos explicar, por exemplo, a eficiência relativa das espécies de acordo com seu investimento em potencial fotossintético e as relações deste com características de história de vida, como: densidade da madeira, tamanho da semente, altura máxima das espécies, etc.

2 INTRODUÇÃO

No início do século XX, Clements (1916) idealizou a comunidade como um tipo de *superorganismo*, sugerindo que cada região climática teria um clímax próprio (*monoclimax*) onde as espécies estariam relacionadas evolutivamente e sofreriam mudanças graduais nas suas histórias de vida de maneira conectada ao longo do tempo. Mais tarde Gleason (1926) introduziu o conceito de *individualismo*, propondo que as espécies não possuíam conexões (ou seja, não possuíam histórias evolutivas compartilhadas), apenas coexistiam, sugerindo que estas relações entre espécies poderiam ser aleatórias.

Outras teorias surgiram deste então tentando explicar a complexidade das relações encontrada dentro das comunidades, principalmente em florestas tropicais. Leigh Jr et al. (2004) enumeraram uma série de fatores responsáveis pela coexistência entre espécies de origem simpátrica: a) distúrbios, como a queda de árvores, permitem a coexistência entre espécies dependentes de luz e tolerantes à sombra; b) especializações, nos mais diversos aspectos, como tipo de polinizador, de dispersor, etc; e c) pressão das pragas, causada por pragas e patógenos capazes de prejudicar o desenvolvimento das plantas. Noble & Slatyer (1981) por outro lado, demonstraram a possibilidade de classificar todas as espécies de uma área (simpátricas ou não) utilizando apenas duas características de vida, que eles chamaram de *atributos vitais*, baseados principalmente no modo de regeneração das espécies após uma perturbação e na capacidade de reprodução em fase de competição. Autores como Condit et al. (2006), por sua vez, criaram modelos utilizando variáveis como: recrutamento, crescimento absoluto, altura máxima, tolerância à sombra, longevidade e mortalidade, para tentar entender os processos ecológicos e os mecanismos de coexistência e abundância entre espécies tropicais. Harper (1977) propôs que a eficiência dos organismos pode aumentar com as seleções *K* ou *r* estrategistas que fazem parte das relações de compromisso (“trade-offs”) e compõem as histórias de vida dos organismos, visto que os “trade-offs” são estratégias de história de vida na estrutura ecológica da comunidade que podem contribuir para a coexistência e a manutenção da diversidade local (Bonsall et al., 2004).

As histórias de vida são formadas pelas interações de fatores extrínsecos e intrínsecos. Os fatores extrínsecos têm impacto ecológico sobre a sobrevivência e reprodução dos organismos e os fatores intrínsecos são os “trade-offs” entre os traços de história de vida e os contrastes filogenéticos sobre a variação da expressão genética (Stearns, 2000). A soma das

mudanças genéticas e fenotípicas, que as espécies enfrentaram ao longo do tempo evolutivo estariam representadas nas características de vida de cada espécie, e através destas características, poderíamos encontrar relações importantes entre as espécies, capazes de auxiliar na compreensão dos processos existentes dentro de uma comunidade. Neste sentido, a utilização de características de história de vida para classificação das comunidades ecológicas tornou-se recorrente (Clark & Clark, 1992; Sutherland et al., 2000; Wright et al., 2003; Easdale et al., 2007), pois elas são capazes de descrever de maneira precisa a complexidade das relações existentes entre as espécies no ambiente florestal, embora ainda não tenham sido realizados muitos estudos deste tipo para as florestas brasileiras, talvez por falta de informações ecológicas existentes sobre as espécies.

Características funcionais capazes de estabelecerem relações de compromisso (“trade-offs”) têm sido utilizadas com o intuito de compreender as relações de vida existentes entre as espécies. Vários trabalhos demonstram que características como a área específica foliar (SLA) estão positivamente relacionadas com a taxa relativa de crescimento das plantas, que por sua vez reflete a capacidade das espécies de acumular biomassa no tempo (Pooter & Remkes, 1990; Wilson et al., 1999; Oliveira, 2007). Sendo assim, podemos então relacionar o SLA com a velocidade de crescimento da planta através de seu acúmulo de carbono (Pooter et al., 1988). Outras características frequentemente utilizadas são as relacionadas à morfologia da folha, como largura e comprimento, textura, presença ou não de espinhos e pelos. Essas características podem estar relacionadas com a taxa de transpiração da planta, sua capacidade de defesa contra herbívoros (Pooter et al., 2006) e a captura de luz. Sabe-se também que um dos maiores eixos de variação nas vidas das plantas é o suporte lenhoso. A densidade da madeira é um bom indicador das diferentes estratégias de vida adotadas pelas espécies dentro de um determinado tipo florestal: o crescimento rápido é caracterizado por baixos custos conduzidos aos tecidos lenhosos e por isso de baixa densidade da madeira, priorizando o acesso à luz (ter Steege & Hammond, 2001; Wright et al., 2003 e Muller Landau, 2004).

Características reprodutivas relacionadas à regeneração natural das plantas, como a dispersão de sementes, podem ser consideradas como um procedimento primário em relação à colonização das florestas, desempenhando papel fundamental na evolução das espécies florestais. A dispersão de sementes acaba contribuindo no intercâmbio de materiais genéticos e possibilitando a manutenção da biodiversidade das florestas (Castillo, 1986). O tamanho da semente é outra característica que afeta muitos aspectos da ecologia das plantas, espécies de sementes pequenas são capazes de produzir mais sementes para uma dada quantidade de

energia do que espécies com sementes grandes (Henery & Westoby, 2001; Aarssen & Jordan, 2001), porém espécies com sementes grandes têm plântulas com melhor capacidade de tolerância ao “stress” encontrado durante o seu estabelecimento (Leishman et al., 2000).

Fatores demográficos como o coeficiente de assimetria (g_1), crescimento absoluto e mortalidade também são características importantes que devem ser levadas em conta nas análises de história de vida. O coeficiente de assimetria (g_1) pode ser usado para resumir a simetria de distribuição de tamanhos das plantas (Bendel et al., 1989), sendo que para a distribuição ser positiva a cauda da curva normal deve estar para direita, concentrando poucos valores altos. Para a distribuição ser negativa, a cauda da curva normal deve estar para esquerda, concentrando poucos valores baixos (Bussab & Morettin, 2002). O crescimento relativo, por sua vez, é capaz de resumir as respostas a uma série de fatores ecológicos difíceis de medir ou que podem ser ignorados (Easdale et al., 2007). Espécies pioneiras, por exemplo, podem ter o dobro das razões de crescimento de espécies tolerantes à sombra (Swaine, 1994). A mortalidade por outro lado, tende a ser maior na fase de recrutamento das plantas e geralmente declina com o aumento no tamanho ou na idade da planta (Harcombe, 1987), por isso é um recurso importante para comparar as espécies em diferentes estádios de vida.

Um dos fatores ambientais de grande importância para o estabelecimento de uma plântula é a disponibilidade de luz, pois a competição por este recurso com outros indivíduos é intensa, principalmente, durante seu estabelecimento. A habilidade de algumas espécies em manter populações de plântulas e plantas jovens no sub-bosque de florestas está associada à capacidade das mesmas de incrementar a sobrevivência sob baixas irradiâncias, ou seja, tolerar o sombreamento (Walters & Reich, 2000). Neste sentido a altura potencial das espécies acaba sendo uma importante aliada. Segundo Poorter et al. (2006), espécies com diferenças de altura máxima e disponibilidade de luz diferem também em seus traços arquitetônicos. Relações alométricas conseguem comparar os organismos de diferentes tamanhos aos seus respectivos ambientes (Begon et al., 2006). A altura e diâmetro do caule que registram os tamanhos dos indivíduos de diferentes espécies são particularmente importantes, porque estas medidas revelam as proporções máximas de tamanho alcançadas pelas diferenças filogenéticas ou funcionais dos grupos de espécies, que são cruciais para a variedade ecológica e hipóteses evolutivas (Niklas, 2006). Árvores de dossel, por exemplo, investem fortemente no crescimento do diâmetro do caule para suportar grandes copas, substituem vasos funcionalmente inativos e resistem à pressão do vento, pois possuem uma maior relação assintótica H-D (altura-diâmetro) (Sterck et al., 2005). A profundidade da copa

é outro recurso importante, pois através da sua arquitetura, as plantas são capazes de explorar os gradientes verticais e horizontais de luminosidade (Kohyama, 1993). Algumas espécies só começam a expandir suas copas quando atingem o dossel, já espécies tolerantes à sombra têm copas extensas e compridas que permitem às plantas terem uma área maior de exposição aos recursos luminosos compensando assim este desequilíbrio no plano vertical causado pela competição com as espécies situadas em um estrato superior (Poorter et al., 2006).

Por isso, este trabalho foi realizado para definir padrões de história de vida de espécies arbóreas de uma Floresta com Araucárias do Sul do Brasil, a partir de características fenotípicas importantes, a fim de que estas informações ecológicas encontradas dentro deste ambiente possam ser utilizadas em pesquisas futuras e desta forma contribuir para conservação das espécies avaliadas.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi realizado na Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FLONA-SFP; 29°25'22,4''S; 50°23'11,2''W), localizada no Município de São Francisco de Paula, nordeste do Estado do Rio Grande do Sul. A FLONA-SFP é uma área protegida de 1.606 ha, administrada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Natureza (ICMBio), com vistas ao uso múltiplo e sustentável dos recursos naturais e o estímulo à pesquisa científica (Lei 9.985/00). Sua altitude varia entre 600 e 900 m aproximadamente, abrangendo encostas e o planalto. A vegetação é formada principalmente por espécies da Floresta Ombrófila Mista, reflorestamentos com *Araucaria angustifolia* (347 ha), *Pinus* (222 ha) e *Eucalyptus* (34 ha), e pequenos trechos de campos e banhados. Contudo, a floresta nativa ocupa mais de 900 ha, preservando não só a *Araucaria angustifolia*, como todas as espécies vegetais existentes, a fauna e ecossistemas associados (Dados ICMBio, 2010).

A Floresta Ombrófila Mista (RADAMBRASIL, Veloso & Góes Filho, 1982), formação florestal composta pela maioria das espécies encontradas no local de estudo, é caracterizada pela predominância da *Araucaria angustifolia* no estrato superior e um denso sub-bosque, constituído principalmente por espécies das famílias Lauraceae e Myrtaceae

(Reitz et al., 1983). Recentemente esta formação foi nomeada por Oliveira-Filho (2009) como Floresta Mista Lati-Aciculifoliada, pois possui uma espécie arbórea aciculifoliada, a *Araucaria angustifolia*, que constitui mais de 50% das copas do dossel e alcança alturas de até 30 m. As demais espécies são latifoliadas, exceto *Podocarpus lambertii* que, segundo este autor, também pode ser abundante.

No Brasil, a distribuição geográfica dessa floresta formada por agrupamentos densos de *Araucaria angustifolia* se encontra principalmente na parte leste e central do planalto sul-brasileiro, abrangendo os Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, ocorrendo ainda, como ilhas esparsas, também ao sul do Estado de São Paulo e na Serra da Mantiqueira, internando-se até o sul de Minas Gerais e Rio de Janeiro (Reitz e Klein, 1966). Tem como espécie-chave a *Araucaria angustifolia* que proporciona alimento para mamíferos e pássaros (Paise & Vieira, 2005) através de sua semente, conhecida popularmente como pinhão. Esta espécie foi alvo de intenso processo de extração seletiva de madeira (Guerra et al., 2002) no passado e ainda hoje sofre com a coleta de sementes realizada para consumo humano (Silveira et al., 2007). Além disso, a região é uma das mais úmidas do estado, com pluviosidade superior a 2.000mm e com temperatura média anual de aproximadamente 14,5°C.

3.2 BANCO DE DADOS DEMOGRÁFICO

Desde o ano 2000, o Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD/CNPq) “Conservação e Manejo Sustentável de Ecossistemas Florestais” (COMSEF) realiza monitoramentos anuais de espécies arbóreas em dez parcelas permanentes de 1 ha, em remanescentes de Floresta Ombrófila Mista na FLONA-FSP (Figura 1). Em 10 parcelas de 100 x 100 m foram amostrados os indivíduos com diâmetro do tronco à altura do peito (DAP) igual ou maior do que 10 cm (adultos). Em cada parcela foram selecionadas aleatoriamente 10 quadrados de 5 x 5 m onde foram amostrados os indivíduos com DAP entre 5 e 9,99 cm (regenerantes 2). Dentro destes quadrados de 5 x 5 m, havia ainda outro quadrado menor de 3 x 3 m onde foram amostrados os indivíduos com DAP de 3 a 4,99 cm (regenerantes 1) (Anexo 1). Todos os indivíduos amostrados foram mapeados, determinados ao nível de espécie e avaliados anualmente quanto ao DAP, à altura do fuste e a altura total.

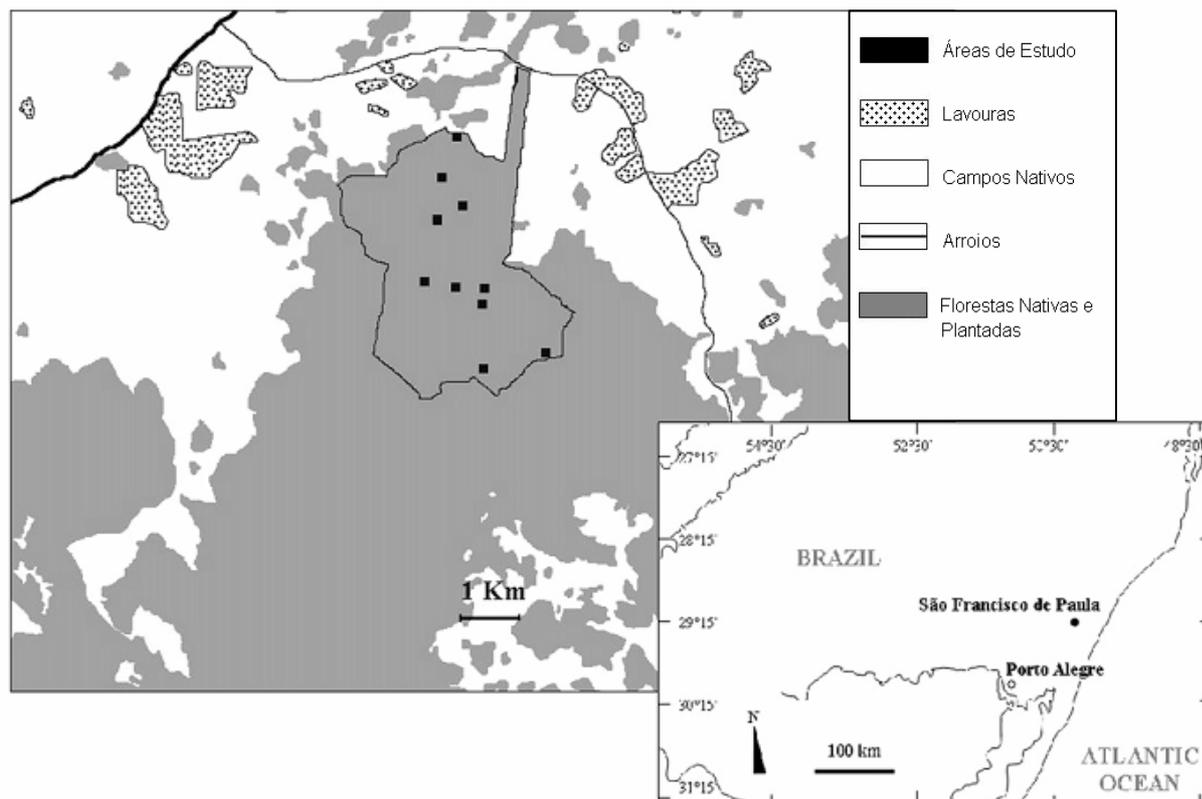


Figura 1: Área de estudo. Localização das parcelas permanentes na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, segundo Souza et al., (2008).

3.3 CARACTERÍSTICAS DE HISTÓRIA DE VIDA

Todas as espécies arbóreas com cinco ou mais indivíduos amostrados no Projeto “Conservação e Manejo Sustentável de Ecossistemas Florestais” (COMSEF) foram consideradas na análise de histórias de vidas. De um total de 95 espécies existentes, 66 foram avaliadas, sendo 66 amostradas no estadiu adulto, 44 no estadiu regenerante 2 e 26 no estadiu regenerante 1. (Apêndice 1)

Foram coletados dados de 27 diferentes características de vida (Tabela 1). O coeficiente de assimetria (g_1) foi calculado a partir dos dados de diâmetro (DAP) existente no banco de dados do projeto. Para os cálculos da relação alométrica (Altura (m) x Diâmetro (cm)); “alometria do tronco”; proposta a partir da relação descrita por Poorter et al. (2003), do inglês, “stem slenderness”, que relaciona a altura média esperada da espécie, quando o diâmetro à altura do peito (DAP) for igual a 15 cm; foram feitas regressões para cada espécie entre a altura e o DAP médio de cada indivíduo, e com a equação de regressão resultante,

calculou-se a altura estimada que cada espécie deveria ter quando o seu diâmetro fosse igual a 15 cm. Já a variável profundidade da copa (m) foi calculada a partir da diferença entre a altura total da planta e seu fuste.

Para variável altura máxima dos indivíduos adultos (m), o cálculo foi feito através da média de todas as alturas máximas encontradas em cada uma das 10 parcelas para todas as espécies avaliadas. Para estimar a mortalidade dos indivíduos adultos e regenerantes 1 e 2, utilizamos o método descrito por Sheil et al. (1995), que utiliza o número de árvores perdidas ao longo dos anos de amostragem.

Mortalidade de Sheil:

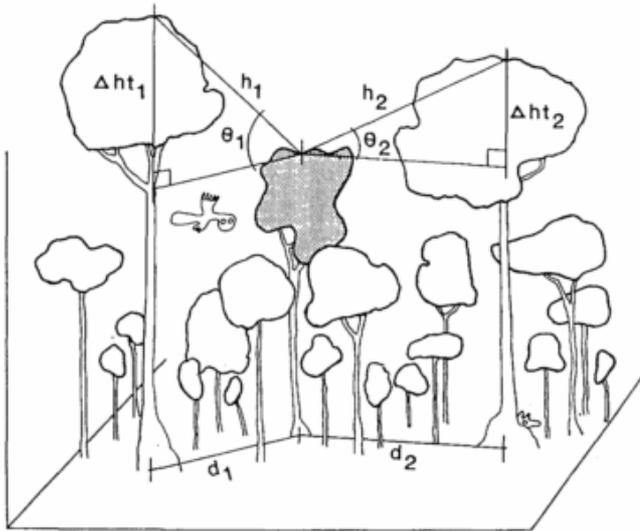
$$m=1-[1-(N0-N1)/N0]^{1/t}$$

(**N0**: número de indivíduos da espécie existente no início da amostragem; **N1**: número de indivíduos da espécie existente no último ano de amostragem e **t**: tempo de acompanhamento realizado sobre os indivíduos).

O crescimento relativo dos indivíduos adultos e regenerantes 1 e 2 (em relação ao tamanho inicial da planta) foi calculado segundo Wright et al. (2003):

$$CRE = (\text{Log DAP}_{\text{final}} - \text{Log DAP}_{\text{inicial}}/\Delta t) / \text{Log DAP}_{\text{inicial}}$$

A variável índice de fechamento de dossel (índice G) foi calculada utilizando a metodologia descrita por Lieberman et al. (1995), que utiliza a soma de todos os senos formados entre um indivíduo central e os demais em um raio de 10 m do mesmo (Figura 2). Neste sentido, quanto menor for o ângulo formado, menor será a diferença das alturas entre as espécies que formam o índice G e quanto maior for este ângulo, maior será a diferença entre as alturas das espécies formadoras do índice.



Legenda:

Δht_1 e Δht_2 : Diferença entre as alturas da árvore focal e as árvores vizinhas.

d_1 e d_2 : Distância da árvore focal para as árvores vizinhas.

θ_1 e θ_2 : Ângulo do seno formado entre a árvore focal e a árvore vizinha.

h_1 e h_2 : Hipotenusas formadas entre a árvore focal e a árvore vizinha.

Figura 2: Ilustração esquemática apresentada por de Lieberman et al. (1995) onde são apresentados os passos para o cálculo do índice G, utilizando as distâncias entre as árvores adultas e regenerantes e suas respectivas diferenças de altura.

Um programa em Visual Basic (MACRO) foi criado, para obter os valores de fechamento de dossel (índice G) de todos os indivíduos adultos e regenerantes (1 e 2). As árvores presentes nas bordas foram espelhadas para que o cálculo do índice G fosse possível para os indivíduos localizados nos limites das parcelas. Posteriormente foi realizado um teste não paramétrico de Mann-Whitney para avaliar a compatibilidade entre os valores de G obtidos nas bordas e no interior das parcelas, o que foi verificado e por isso estes dados também foram utilizados nos cálculos de índice G médio encontrados por espécie nas fases: adulta, regenerantes 1 e regenerantes 2.

Resolvemos incluir também variáveis referentes aos desvios padrões para todas as variáveis onde existiam dados disponíveis, pois o desvio padrão possui propriedade da variância, com a mesma unidade de medida dos dados. Foram incluídas as seguintes variáveis: desvio padrão do comprimento foliar, desvio padrão do SLA, desvio padrão do índice G e desvio padrão do crescimento relativo, sendo que para as duas últimas variáveis foram calculados os valores para indivíduos adultos, regenerantes 1 e regenerantes 2.

Para calcular a área específica foliar (SLA), foram feitas coletas em campo de cinco ramos novos por árvores para cada espécie, e deles separadas 10 folhas em bom estado fitossanitário que foram cortadas com furadores circulares de 3, 10, 14 ou 20 \varnothing mm conforme o tamanho da folha coletada, o material obtido foi prensado e colocado em na estufa à uma temperatura de 45°C por dois dias, para secagem, e após este período todo o material foi

pesado em uma balança de precisão, e com base nestes resultados, os cálculos de SLA (m^2/g), que representa o quanto a folha aloca em área fotossintética em relação à biomassa disponível, foram feitos.

Fórmula utilizada para o cálculo de SLA:

$$\text{SLA} = \frac{\text{Área foliar (m}^2\text{)}}{\text{Peso seco (g)}}$$

Destes cinco ramos coletados para cada espécie foram usadas ainda cinco folhas para medição do comprimento foliar (mm) das mesmas. Medições complementares também foram realizadas no Herbário Anchieta de Pesquisas/UNISINOS – PACA, onde com o auxílio de um paquímetro digital, foram medidas cinco folhas pertencentes a cinco exsicatas diferentes de cada espécie estudada. O tamanho da semente (cm), o tipo de dispersão das sementes (zoocórica, anemocórica e autocórica) e as densidades da madeira (g/cm^3) das espécies encontradas foram avaliados através de referências bibliográficas existentes sobre o assunto. Para tamanho da semente (cm) foram utilizados ainda valores encontrados por Seger (2010) em sua dissertação de Mestrado e valores coletados em herbário (PACA/UNISINOS) onde para cada espécie foram medidas 5 sementes de 5 exsicatas diferentes. Já a variável tipo de dispersão de semente foi dividida, posteriormente, em uma variável binária onde estabelecemos 1 para espécie zoocórica e 0 para espécies anemocóricas e autocóricas.

Tabela 1: Características de história de vida avaliadas para as espécies arbóreas da Floresta com Araucárias, da FLONA-SFP.

Variável de história de vida	Sigla
Geral	
Comprimento da Semente* (cm)	SEM
Densidade da Madeira* (g/cm ³)	MAD
Dispersão de semente*	ZOO
Comprimento Foliar (mm)**	mFOL
Desvio do Comprimento Foliar (mm)**	dFOL
Área Específica Foliar (m ² /g)**	mSLA
Desvio da Área Específica Foliar (m ² /g)**	dSLA
Altura máxima (m)**	ALT
Alometria do tronco (m/cm)**	ALO
Coeficiente de assimetria (g ₁)**	ASS
Adultas	
Mortalidade**	MOR
Crescimento Relativo**	mCRE
Desvio do Crescimento Relativo**	dCRE
Índice de Fechamento de Dossel**	mG
Desvio do Índice de Fechamento de Dossel**	dG
Profundidade de Copa (m) **	mCOP
Desvio da Profundidade de Copa (m) **	dCOP
Regenerantes 2	
Mortalidade**	MOR2
Crescimento Relativo**	mCRE2
Desvio do Crescimento Relativo**	dCRE2
Índice de Fechamento de Dossel (°) **	mG2
Desvio do Índice de Fechamento de Dossel (°) **	dG2
Regenerantes 1	
Mortalidade**	MOR1
Crescimento Relativo**	mCRE1
Desvio do Crescimento Relativo**	dCRE1
Índice de Fechamento de Dossel (°) **	mG1
Desvio do Índice de Fechamento de Dossel (°) **	dG1

* Extraídas de literatura, herbário ou outro banco de dados.

** Extraídas do banco de dados do projeto “Conservação e Manejo Sustentável de Ecossistemas Florestais” (COMSEF).

3.4 ANÁLISE DOS DADOS

Todas as variáveis estudadas foram transformadas na escala logarítmica, com exceção das variáveis crescimento relativo e desvio padrão do crescimento relativo, que já estavam transformadas. A normalidade dos dados foi testada através do teste de Shapiro–Wilk e representada graficamente através de histogramas de distribuição normal (Anexo 2). Foram feitas correlações de Pearson entre as variáveis quantitativas, sendo considerados significativos apenas os valores maiores do que 0,3 (Hair, et al., 2005). Posteriormente foi usado o método de Benjamini & Hochberg (1995), razão de falsos positivos (False Discovery Rate - FDR), para ajustar os valores de p encontrados nas correlações e restringir o limite de significância para $p < 0,01$. Foram consideradas apenas as correlações entre regenerantes 1 e 2 e as variáveis analisadas. Estas análises foram realizadas no programa Systat 12.0 (Systat Software Inc, 2007).

Com as espécies encontradas nos 10 ha estudados, uma matriz de distâncias filogenéticas foi calculada para considerar o parentesco filogenético existente entre as plantas. O comprimento dos ramos entre as espécies foi obtidos através do módulo “branch length adjustment”, seguindo as estimativas de idade mínimas para gêneros e famílias propostas por Wikström et al. (2001). Para esta análise, foi utilizado o software Phylocom 4.1 (Webb et al., 2008), que está de acordo com a classificação APG III (2009), usando a super-árvore R20100701 (disponível em <http://svn.phylodiversity.net/tot/megatrees/R20100701.new>).

O Teste de Mantel (Mantel, 1967) foi realizado para avaliar a importância da filogenia nos padrões de histórias de vida para as 66 espécies amostradas no estágio de vida adulto. Este teste foi realizado entre a matriz de dados de história de vida (dados transformados em distâncias Euclidianas) e a matriz de distâncias filogenéticas das espécies calculada anteriormente no software Phylocom 4.1.

Uma análise de componentes principais (PCA) (Pearson, 1901; Hotelling, 1933) também foi realizada para definir os eixos formados entre as características de vida e possíveis “trade-offs”. De forma adicional, foi realizada uma identificação de grupos formados pelas espécies através de uma análise de agrupamento com os escores dos eixos gerados pela PCA. Estas análises foram realizadas no programa R Project 2.12.2 (R Development Core Team 2011), a PCA foi feito no pacote ‘VEGAN’ 1.17-8 (Dixon, 2003), com uma rotação Varimax (Hair et al., 2005). A análise de agrupamento foi realizada no pacote CLUSTER (Kaufmann & Rousseeuw, 1990), (métrica: euclidiana, método: ward).

4 RESULTADOS

As correlações de Pearson com as posteriores correções através do método de Benjamini & Hochberg revelaram 6 correlações significativas envolvendo os regenerantes 1 e 2. A mortalidade dos regenerantes 1 e o comprimento das sementes foram associadas positivamente ($r=0,665$; $p=0,001$), a mortalidade dos regenerantes 1 também foi associada ao índice G das adultas de forma negativa ($r=-0,565$; $p=0,001$). Já a mortalidade dos regenerantes 2 foi associada positivamente a mortalidade das adultas ($r=0,589$; $p=0,001$) e o crescimento dos regenerantes 2 foi associado positivamente com o crescimento das adultas ($r=0,508$; $p=0,001$). O desvio padrão do crescimento dos regenerantes 2 e a profundidade da copa foram relacionados negativamente ($r=-0,480$; $p=0,001$). Por fim, o desvio padrão do índice G dos regenerantes 2 foi associado positivamente ao desvio padrão do SLA ($r=0,419$; $p=0,001$).

O Teste de Mantel avaliando a relação entre os dados de história de vida e filogenia para as espécies amostradas no estadio de vida adulto não apresentou associação significativa ($r=0,059$; $p=0,173$). Dessa forma, como o grau de parentesco das espécies não influenciou os padrões de história de vida, o pressuposto de independência entre as amostras (espécies) não foi violado nas análises subseqüentes de ordenação e agrupamento.

A análise de componentes principais (PCA) entre as variáveis de história de vida resultou em sete raízes latentes ou autovalores significativos, sendo que estas soluções fatoriais explicaram 73,92% da variância total dos dados.

Percentuais de variância explicada pelos eixos:

1° eixo	2° eixo	3° eixo	4° eixo	5° eixo	6° eixo	7° eixo
20.846%	14.38%	10.93%	8.307%	6.752%	6.499%	6.206%

O primeiro eixo demonstrou a variação das espécies em relação a uma estratégia de crescimento pela absorção de luz, foi chamado de eixo da retenção de tecidos (associando positivamente às variáveis: crescimento relativo ($r=0,840$), desvio padrão do crescimento relativo (0,656), desvio padrão do comprimento foliar ($r=0,658$), comprimento foliar ($r=0,664$), e negativamente a densidade da madeira ($r=-0,698$)). O segundo eixo foi considerado o eixo do crescimento vertical (associando positivamente: altura máxima

($r=0,775$), desvio padrão do índice G ($r=0,739$) e desvio padrão da profundidade da copa($r=0,657$). O terceiro eixo foi relacionado a uma estratégia de alcance preferencial luminoso (associando negativamente o coeficiente de assimetria ($r=-0,790$) e o índice G ($r=-0,695$)). O quarto eixo foi relacionado ao comprimento da semente (associado negativamente ao comprimento da semente ($r=-0,871$)). O quinto eixo representou uma estratégia de dependência para dispersão, trade-off da dispersão zoocórica (associada negativamente com a dispersão ($r=-0,846$) e positivamente com o desvio padrão do SLA ($r=0,494$)). O sexto eixo foi relacionado às estratégias de crescimento rápido (associando positivamente o SLA ($r=0,778$) e a alometria ($r=0,888$)). E por fim, o sétimo eixo foi relacionado a uma estratégia de eficiência de captura luminosa, trade-off da captura de luz (que esta positivamente associado à profundidade da copa (0,688) e negativamente associado à mortalidade ($r=-0,848$)) (Figura 3).

Tabela 2: Correlações formadas entre as variáveis de História de Vida analisadas e os eixos da Análise de Componentes Principais (PCA):

Variável	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5	Eixo 6	Eixo 7
MAD	-0.698	-0.092	-0.187	0.028	0.178	0.081	0.289
SEM	0.022	0.107	0.14	-0.871	0.049	-0.162	-0.001
mFOL	0.664	-0.138	0.079	0.094	0.365	0.234	0.143
ALT	-0.012	0.775	0.109	-0.261	0.104	-0.056	0.284
mSLA	0.18	0.049	0.065	0.319	0.149	0.778	-0.097
mCOP	-0.01	0.369	0.082	0.472	-0.016	0.067	0.688
ASS	0.02	0.139	-0.79	0.056	0.01	0.083	-0.084
ALO	0.111	0.08	-0.128	-0.023	0.069	0.888	0.245
mG	0.012	-0.419	-0.695	0.196	0.059	-0.093	0.311
MOR	-0.072	-0.249	0.09	0.189	-0.032	-0.131	-0.848
mCRE	0.84	0.016	-0.156	-0.004	-0.093	0.241	0.138
dFOL	0.658	-0.112	0.171	0.136	0.461	-0.086	0.071
dSLA	0.102	0.388	-0.149	0.421	0.494	0.158	-0.172
dCOP	0.166	0.657	0.012	0.271	0.17	-0.049	0.321
dG	-0.046	0.739	-0.092	-0.004	-0.068	0.155	0.046
dCRE	0.656	0.16	-0.363	-0.104	-0.001	0.12	0.043
ZOO	0.016	-0.056	0.037	0.100	-0.846	-0.122	-0.053

espécies com comprimento foliar e SLA semelhantes ao primeiro grupo, sendo que os valores de profundidade da copa também não foram significativamente diferentes dos valores encontrados para os dois primeiros grupos. Já o grupo quatro possui os maiores valores de luminosidade, tem as menores profundidades da copa e coeficiente de assimetria e é composto por apenas duas espécies, porém entre elas existem diferenças nos comprimentos de semente, alturas máximas e valores de SLA.

As espécies que compõem o primeiro grupo encontram-se preferencialmente à direita no gráfico do PCA (Figura 3) e apresentam pequena variação no plano vertical. São as espécies: *Dasyphyllum spinescens*, *Gordonia acutifolia*, *Lamanonia ternata*, *Lithraea brasiliensis*, *Lonchocarpus campestris*, *Luehea divaricata*, *Pilocarpus pennatifolius*, *Roupala brasiliensis* e *Sebastiania commersoniana* (9 espécies).

As espécies que compõem o segundo grupo encontram-se preferencialmente na parte superior do gráfico do PCA. São as espécies: *Allophylus edulis*, *Annona salicifolia*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Campomanesia rhombea*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Cinnamomum amoenum*, *Cinnamomum glaziovii*, *Cryptocarya aschersoniana*, *Cryptocarya moschata*, *Cupania vernalis*, *Eugenia involucrata*, *Eugenia psidiiflora*, *Eugenia uruguayensis*, *Hennecartia omphalandra*, *Ilex brevicuspis*, *Ilex dumosa*, *Ilex microdonta*, *Ilex paraguariensis*, *Matayba elaeagnoides*, *Myrcianthes gigantea*, *Myrcianthes pungens*, *Myrciaria floribunda*, *Myrrhinium atropurpureum*, *Myrsine coriacea*, *Nectandra megapotamica*, *Ocotea indecora*, *Ocotea puberula*, *Ocotea pulchella*, *Podocarpus lambertii*, *Prunus myrtifolia*, *Scutia buxifolia*, *Siphoneugena reitzii* e *Solanum pabstii* (33 espécies).

As espécies que compõem o terceiro grupo encontram-se preferencialmente na parte inferior do gráfico do PCA. São as espécies: *Acca sellowiana*, *Annona rugulosa*, *Banara tomentosa*, *Calyptranthes concinna*, *Casearia decandra*, *Casearia obliqua*, *Duranta vestita*, *Inga vera*, *Lonchocarpus nitidus*, *Machaerium paraguariense*, *Maytenus evonymoides*, *Myrceugenia cucullata*, *Myrceugenia miersiana*, *Myrcia oligantha*, *Myrsine umbellata*, *Picramnia parvifolia*, *Sapium glandulosum*, *Sebastiania brasiliensis*, *Solanum cf. pseudoquina*, *Solanum sanctaecatharinae*, *Xylosma pseudosalzmannii* e *Zanthoxylum rhoifolium* (22 espécies).

E para terminar, as espécies que compõem o quarto grupo encontram-se na parte extrema esquerda do gráfico do PCA. São as espécies: *Araucaria angustifolia* e *Symplocos tetrandra* (2 espécies).

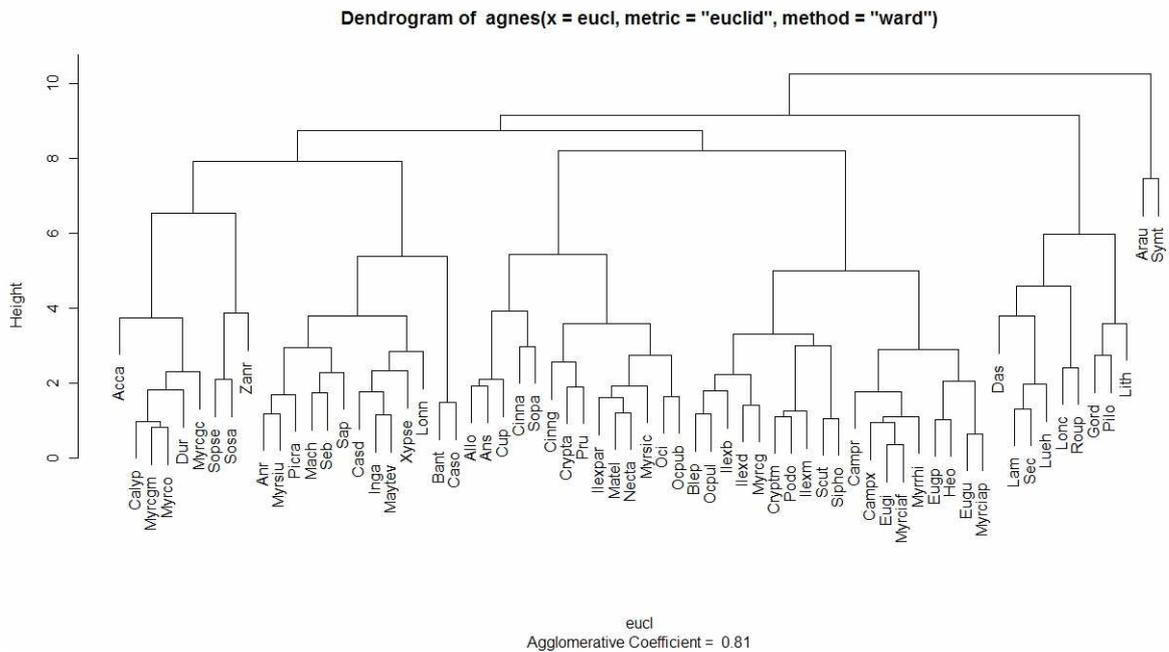


Figura 4: Representação gráfica da análise de agrupamento realizada entre os dados existentes para 17 variáveis de 66 espécies no estadio de vida adulto, com mais de cinco indivíduos, encontrados nos 10 ha amostrados de Floresta com Araucária na FLONA de São Francisco de Paula/RS.

5 DISCUSSÕES

As correlações de Pearson foram importantes para estabelecer relações entre as variáveis de história de vida analisadas e as fases de regeneração 1 e 2, pois foi o único teste realizado com a presença destas fases de vida. Neste teste foi detectado que sementes grandes têm maiores chances de mortalidade na fase inicial de regeneração do que sementes pequenas e que o crescimento nesta fase de vida é prejudicado pelo sombreamento feito pelos indivíduos adultos, além disso, a herbivoria e patógenos reduzem à densidade de plântulas próximas a planta mãe (Connell 1971, Janzen 1970). Segundo Tamura & Shibasaki (1996), estas variáveis estariam correlacionadas, pois a distância de dispersão é inversamente relacionada com o tamanho da semente; sementes grandes geralmente são dispersas gravitacionalmente. O fato das sementes caírem mais próximas à planta mãe acaba dificultando o crescimento destes indivíduos regenerantes, pois o sombreamento das mesmas diminui seu acesso à luz, que juntamente com os recursos presentes no solo são essenciais para o estabelecimento dos regenerantes (Tilman, 1988).

Já o crescimento e mortalidade dos regenerantes 2 ocorre de maneira conjunta com o crescimento e mortalidade dos adultos embora nesta fase de vida as variações de crescimento sejam menores quanto maiores forem as profundidades das copas e as variações nos índices G das plantas ocasione, conseqüentemente, variações nos SLAs. À medida que as plantas crescem, a mortalidade tende a diminuir após um período de estabilidade e posterior competição em ambientes adversos (Clark & Clark, 1992). Além disso, quando jovens as plantas são mais resistentes para se desenvolverem em lugares sombreados (Whitmore, 1989) e acabam tendo um crescimento mais estável porque preferem investir recursos energéticos no desenvolvimento de suas copas e SLA, o que acaba facilitando a absorção da radiação solar (Kohyama, 1993; Poorter et al., 1988; Poorter et al., 2006).

Entre os indivíduos adultos, o primeiro eixo da PCA revelou que as espécies com troncos mais resistentes tendem a ter menores comprimento foliar e crescimento em diâmetro, o que seria explicado pela preferência destas plantas em investirem seus recursos energéticos em melhorias estruturais capazes de aumentar sua sobrevivência à quedas e à patógenos, ao invés de uma estratégia de crescimento rápido e pouca sustentabilidade (Favrichon, 1994; Suzuki, 1999; Bultman & Southwell, 1976; Kitajima, 1994). O segundo eixo demonstrou que espécies que atingem as maiores alturas têm os maiores desvios padrões de índice G e profundidade da copa. Estas variações provavelmente são provocadas pela competição existente entre as plantas e pelas diferentes intensidades de radiação solar que elas recebem e que afetam o crescimento vertical (Poorter, 1998, 2003). Já o terceiro eixo revelou que as espécies com os maiores crescimento em diâmetro são as que recebem maiores quantidades de radiação solar, o que também foi detectado no trabalho de Easdale et al. (2007) para 17 espécies das 24 espécies mais abundantes encontradas nas Florestas da Argentina, embora ele atribua esta característica como sendo um fator subsequente ao aumento do diâmetro das copas em decorrência da radiação solar e não do diâmetro, propriamente dito. O quarto eixo foi o do comprimento da semente, com relações contrárias aos fatores que geram o crescimento, pois o investimento em comprimento da semente desfavorece o investimento em outros recursos de crescimento, embora este recurso ajude no estabelecimento das plantas em ambientes desfavoráveis, pois as torna melhores competidoras (Rees et al., 2001). O sexto eixo por sua vez, revelou que a relação alométrica de crescimento (altura/diâmetro) é dependente do SLA da planta, ou seja, espécies com folhas largas e leves favorecem o crescimento, pois aumentam sua capacidade de absorção luminosa (Poorter et al., 2003).

A PCA além de ter sido importante para explicar as relações descritas acima sobre as estratégias de crescimento das plantas da Floresta com Araucária foi importante para detectar “trade-offs” entre as características de história de vida formadas entre o quinto e o sétimo eixo do PCA. O quinto eixo apontou uma relação inversa entre as variáveis de dispersão e desvio padrão do SLA (quanto menor for à dispersão zoocórica, maior será o desvio padrão do SLA). Westoby et al. (2002) propuseram que a área específica foliar e o tamanho da semente juntamente com a altura seriam os eixos fundamentais para as diferentes estratégias de vida escolhidas pelas plantas (folha-altura-semente), sendo que a escolha preferencial por uma destas estratégias provocaria a diminuição de investimentos nos outros dois recursos (Westoby, 1998). Por isso, espécies com outros tipos de dispersão ou sementes menores, teriam maiores possibilidades de variação do SLA, pois estariam desviando menos recursos para a formação de semente. Já o sétimo eixo detectou outro “trade-off” entre a profundidade da copa e a mortalidade (quanto maior for a profundidade da copa, menor será a mortalidade), pois a amplitude luminosa das espécies aumenta com a área da copa e, conseqüentemente, acaba diminuindo os riscos de mortalidade, principalmente para espécies tolerantes à sombra (Poorter et al. 2006).

A análise de agrupamento entre os escores dos eixos do PCA possibilitou a divisão das espécies em quatro grupos diferentes (figura 3), onde a radiação solar recebida foi a característica primordial para o agrupamento das espécies adultas da Floresta com Araucária, através de suas variáveis de história de vida. Estudos como o de Wright et al. (2003) também chegaram a resultados semelhantes em florestas tropicais, embora tenham verificado a existência de apenas dois grupos, um composto por algumas espécies extremamente tolerantes à sombra e outro por espécies com necessidade de luz intermediária, nas suas histórias de vida. Alguns trabalhos por sua vez, demonstraram que as histórias de vida podem apresentar também outras características primordiais, além da radiação solar, como: frequência de distúrbios, resistência das espécies a adversidades, etc (Sutherland et al., 2000; Easdale et al., 2007).

A análise de agrupamento obtida encontrou dois grupos com índices intermediários de luminosidade, sendo que o primeiro grupo era composto por um grande número de espécies com dispersão não-zoocórica, investindo mais em recursos foliares (e conseqüentemente em SLA) do que o segundo grupo (com sementes maiores do que o primeiro), conforme Westoby et al. (2002) previram no esquema de estratégia ecológica vegetal (EEEV) “folha-altura-semente”, no qual eles afirmaram que as espécies acabam optando por uma destas três

estratégias diferentes. Já no terceiro grupo foram encontradas espécies com estaturas inferiores, mas que também optaram por aumentarem sua capacidade de aproveitamento da energia luminosa através de aumentos foliares e de SLA.

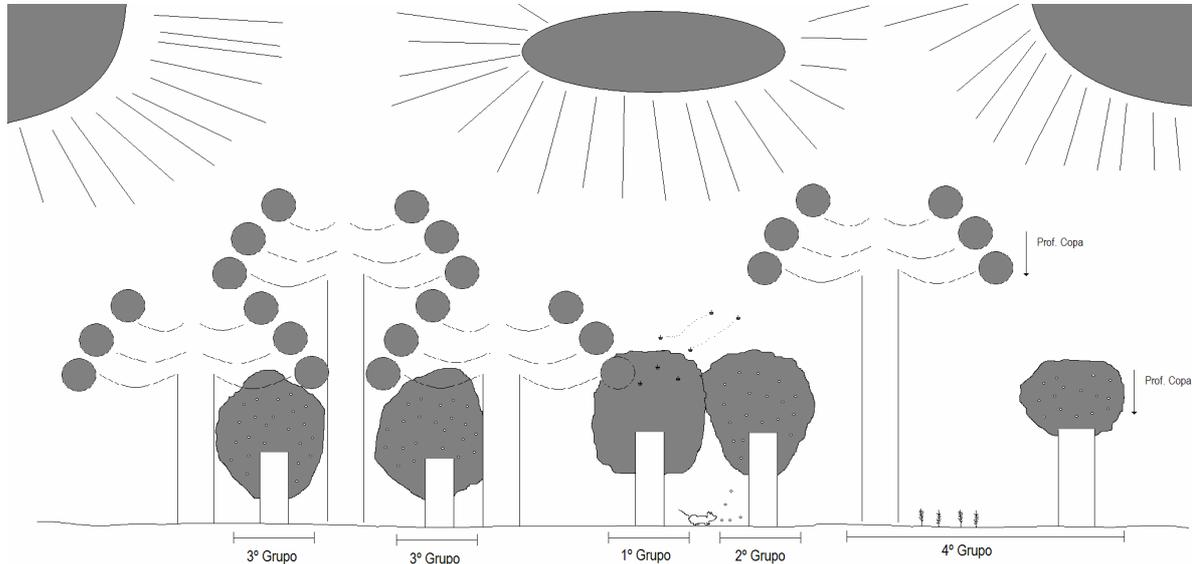


Figura 5: Representação esquemática dos 4 grupos obtidos com a análise de agrupamento: 1º grupo, composto por espécies predominantemente não-zoocóricas, com maiores comprimentos foliares e valores intermediários de alturas e índices de luminosidade; 2º grupo, espécies zoocóricas e com alturas e índices de luminosidade intermediário; 3º grupo, espécies zoocóricas com comprimentos foliar e SLA semelhantes ao primeiro grupo, menores alturas e índices de luminosidade baixos; e 4º grupo, espécies zoocóricas com menores profundidades da copa, coeficientes de assimetria e os maiores índices de luminosidade (*Araucaria angustifolia*: maior altura, comprimento da semente e menor SLA em relação à *Symplocos tetrandra*).

O grupo quatro composto por, *Araucaria angustifolia* e *Symplocos tetrandra* foi uma grande surpresa ecológica, pois é um grupo composto por espécies com respostas demográficas completamente diferentes dentro da Floresta com Araucária, apesar de apresentarem algumas características de vida semelhantes e *S. tetrandra* ser uma espécie de ampla distribuição no Brasil, indo de Minas Gerais ao Rio Grande do Sul e presente na maioria das formações florestais (Sobral et al., 2006). A espécie *Araucaria angustifolia* é dominante dentro da Floresta com Araucária e considerada uma espécie pioneira de vida longa (Souza et al., 2008), pois possui características próprias que a torna uma espécie com vantagens evolutivas, quando comparada a outras espécies. Suas folhas têm área específica foliar reduzida, o que é típico de espécies que optam por folhas com maiores longevidade

(Reich et al. 1997), têm sementes grandes, que a torna capaz de persistir mais tempo, e de ser mais competitiva em ambientes com poucos recursos nutritivos e luminosos (Rees et al., 2001), copas reduzidas que a ajuda a reduzir a mortalidade pelo peso das copas (Poorter et al, 2003), visto que não possui valores elevados de densidade da madeira. É uma espécie que investe muito em crescimento vertical, principal característica que a diferencia dentro do grupo e também fora dele, pois sabe-se que copas em diferentes alturas operam em diferentes intensidades luminosas, temperatura, turbulência e umidade relativas e, portanto, com diferentes custos para sustentar as folhas e transportar água (Givnish, 1995).

6 CONCLUSÕES

Histórias de Vida não são conhecidas para a maioria das espécies (Wright, 2003). Segundo Easdale (2007), a grande variação nas histórias de vida das espécies arbóreas demonstra que os estudos existentes descrevem de maneira pobre a diversidade e dinâmica de processos ocorridos dentro das florestas. Neste sentido estes trabalhos são essenciais para ampliar nossos conhecimentos sobre as espécies, descrever suas variáveis e também as relações existentes entre elas que em conjunto compõem as estratégias de vida adotadas dentro das florestas.

Este estudo foi importante, pois foi capaz de detectar algumas relações e inclusive “trade-offs” entre as características de vida das espécies. O agrupamento separou as espécies em quatro grupos diferentes: tolerantes à sombra, intermediárias zoocóricas, intermediárias preferencialmente não zoocóricas e espécies com alta intensidade de radiação solar (com destaque para *Araucaria angustifolia*) e trouxe algumas respostas novas que poderão auxiliar as próximas pesquisas sobre as espécies arbóreas da Floresta com Araucária. Porém, estudos incluindo as fases de regeneração devem ser ampliados, através de uma maior amostragem dos indivíduos regenerantes pertencentes à Floresta com Araucária, para verificar as estratégias de vida adotadas pelas espécies enquanto regenerantes, que possam, ser ou não, diferentes das estratégias adotadas pela planta na fase de vida adulta, ou trazerem desvantagens capazes de tornar as plantas biologicamente menos competitivas nestas fases.

Contudo, compreender os processos ecológicos e estratégias adotadas pelas plantas continua sendo um grande desafio, pois elas estão expostas a uma gama muito ampla de

recursos nutricionais e do espectro luminoso, além de possuírem longos ciclos de vida. Frente a isso, distúrbios ambientais em prol do desenvolvimento têm sido cada vez mais frequentes, e acabam sendo os principais responsáveis por extinções de espécies ameaçadas. Por isso, conhecer as histórias de vidas das plantas é essencial para tentar evitar o desaparecimento das mesmas sem impedir que avanços tecnológicos aconteçam.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APG III. **An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III.** Botanical Journal of the Linnean Society. v. 161, n. 2, p. 105-121, 2009.

AARSSSEN, L.W.; JORDAN, C.Y. **Between-species patterns of covariation in plant size, seed size and fecundity in monocarpic herbs.** Ecoscience. v. 8, n. 4, p. 471-477, 2001.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J.L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas.** Porto Alegre. Artmed. 4ª ed., 2006. 752 p.

BENDEL, R.B.; HIGGINS, S.S.; TEBERG, J.E.; PYKE, D.A. **Comparison of skewness coefficient, coefficient of variation, and Gini coefficient as inequality measures within populations.** Oecologia. Berlin. v. 78, n. 3, p. 394-400, 1989.

BENJAMINI, Y.; HOCHBERG, Y. **Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing.** Journal of the Royal Statistics Society, v. 57, p. 289-300, 1995.

BONSALL, M.B.V.; JANSEN, A.A.; HASSELL, M.P. **Life history trade-offs assemble ecological guilds.** Science v. 306, n. 5693, p. 111-114, 2004.

BUSSAB, W.O.; MORETTIN, P.A. **Estatística básica.** São Paulo. Saraiva. 5ª Ed. 2002. 175p.

BULTMAN, J. D.; C. R. SOUTHWELL. **Natural resistance of tropical american woods to terrestrial wood-destroying organisms.** Biotropica. v. 8, n. 2, p. 71-95, 1976.

CARDOSO, G.L.; LOMÔNACO, C. **Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda.** Revista Brasileira de Botânica. v. 26 n. 1. p. 131-140, 2003.

CASTILLO, C.A.R. **Dispersão anemocórica das sementes de paineira (*Chorisia speciosa* St. Hil.) na região de Bauru, Estado de São Paulo.** 140 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba. Universidade de São Paulo. 1986.

CHARLESWORTH, B. **Evolution in age-structured populations.** Cambridge University Press, Cambridge. 1980.

CLARK, D.A.; CLARK, D.B. **Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest.** Ecological Monographs v. 62, n. 3, p. 315–344, 1992.

CLEMENTS, F.E. **Plant succession: analysis of the development of vegetation.** Carnegie Intitut of Washington Publication Washington, DC. n. 242, 1916.

CONDIT, R.; ASHTON, P.; BUNYAVEJCHEWIN, S.; DATTARAJA, H.S.; DAVIES, S.; ESUFALI, S.; EWANGO, C.; FOSTER, R.; GUNATILLEKE, I.A.; GUNATILLEKE, C.V.; HALL, P.; HARMS, K.E.; HART, T.; HERNANDEZ, C.; HUBBELL, S.; ITOH, A.; KIRATIPRAYOON, S.; LAFRANKIE, J.; DE LAO, S.L.; MAKANA, J.R.; NOOR, M.N.; KASSIM, A.R.; RUSSO, S. SUKUMAR, R.; SAMPER, C.; SURESH, H.S.; TAN, S.; THOMAS, S.; VALENCIA, R.; VALLEJO, M.; VILLA, G.; ZILLIO, T. **The importance of demographic niches to tree diversity.** Science, v. 313, n .5783, p. 98–101. 2006.

CONNELL, J. H. **Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past.** Oikos, v. 35, p. 131-138, 1980.

CONNELLI, J. H. **On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animal and in rain Forest trees.** In: DEN BOEN, P. J; GRADWELL, P. R. (Eds). Dynamics of populations. Wageningen: Ed.Pudoc , p.298-312. 1971.

DARWIN, C. **The origin of species.** John Murray. London. 1859.

DIXON, P. **VEGAN, a package of R functions for community ecology.** Journal of Vegetation Science. v. 14, n. 6, p. 927-930, 2003.

EASDALE, T.A.; HEALEY, J.R.; GRAU, H.R.; MALIZIA, A. **Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference.** *Journal of Ecology*. v. 95, p. 1234–1249, 2007.

Embasamento Legal da Floresta Nacional de São Francisco de Paula – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio. http://www.gestaoparticipativa.org.br/imagens/oeste-de-scers/flona_saochico/texto_flona_sao_chico.pdf p. 1-3. Acesso em: 30 de jan. 2010.

FAVRICHON, V. **Classification de especes arbores em groupes fontionneis en vue de la realization d'un modele de dynamique de peuplement en foret Guyannaise.** *Revue d'Ecologie Terre et Vie* v. 49, p. 379–402, 1994.

GLEASON, H.A. **The individualistic concept of the plant association.** *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, v. 53, n. 1, p. 7-26, 1926.

GUERRA, M.P.; SILVEIRA, V.; REIS, M.S.; SCHNEIDER, L. **Exploração, manejo e conservação da araucária (*Araucaria angustifolia*).** In: Simões, L.L. Lino, C.F. (Eds.). *Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais*. SENAC. São Paulo. p. 85-102, 2002.

GIVNISH, T. **Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions.** In *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology* (Gartner, B. ed.). Academic Press. 1995. 3–49 p.

HAIR, J.P.J.F.; ANDERSON, R.E.; TATHAN, R.L.; BLACK, W.C. **Análise multivariada dos dados.** Porto Alegre. 6^o Ed. Bookman. 2005. 688 p.

HARCOMBE, P.A. **Tree life tables.** *BioScience* v. 37, p. 557–568, 1987.

HARPER, J.L. **The population Biology of Plants.** Academic Press. London. 1977. 900 p.

HENERY, M.L.; WESTOBY, M. **Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species.** *Oikos*. v. 92, p. 479-490, 2001.

HOTELLING, H. **Review of the triumph of mediocrity in business.** *Journal of the American Statistical Association*. v. 28, n. 184, p. 463-465, 1933.

KAUFMANN, L.; ROUSSEEUW, P.J. **Finding groups in data an introduction to cluster analysis.** New York: John Wiley & Sons, Inc. 1990.

KITAJIMA, K. **Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees.** *Oecologia (Berlin)* v. 98, p. 419–428, 1994.

JANZEN, D. H. **Herbivores and the number of trees species in tropical forests.** *The American Naturalist*, v.104, p.501-528. 1970.

KOHYAMA, T. **Size-structured tree populations in gap-dynamic forest – the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species.** *Journal of Ecology*. v. 81, p. 131–143, 1993.

LEIGH JR, E.G.; DAVIDAR, P.; DICK, C.W.; PUYRAVAUD, J.P.; TERBOGH, J. TER STEEGE H.; WRIGHT, S.J. **Why do some tropical forests have so many species of trees?** *Biotropica*. v. 36, n. 4, p. 447–473, 2004.

LEISHMAN, M.R.; WRIGHT, A.T.; MOLES, A.T.; WESTOBY, M. **The evolutionary ecology of seed size.** In: Fenner, M. (ed.) *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*, 2^a ed. CAB International. Wallingford, UK. p. 31-57, 2000.

LESSELLS, C.M. **The evolution of life histories.** In *Behaviouralecology*. (ed. J. R. Krebs & N. B. Davies). Oxford,UK: Blackwell. 1991. 32-68 p.

LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D.; PERALTA, R.; HARTSHORN, G.S. **Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica.** *Journal of Tropical Ecology*. v. 11, n. 2, p. 161–177, 1995.

LOSOS, J.B. **A phylogenetic analysis of character displacement in Carribbean *Anolis* lizards.** *Evolution*. v. 44, n. 3, p. 558-569, 1990a.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. **Theory of island biogeography.** Princeton University Press. Princeton. 1967. 224 p.

MANTEL, N. **The detection of disease clustering and a generalized regression approach.** *Cancer. Research*. v. 27, n. 2, p. 209–220, 1967.

MULLER-LANDAU, H.C. **Interspecific and intersite variation in wood specific gravity of tropical trees.** *Biotropica*. v. 36, n. 1, p. 20-32, 2004.

NIKLAS, K.J. **A phyletic perspective on the allometry of plant biomass-partitioning patterns and functionally equivalent organ-categories.** *New Phytologist*. v. 171, n. 1, p. 27-40, 2006.

NOBLE, J.C.; SLATYER, R.O. **Concepts and models of succession in vascular plant communities subject to recurrent fire.** In: *Fire and the Australian Biota* (A.M. Gill, R.H. Graves & I. R. Noble, eds). Australian Academy of Science. Canberra. p. 311-335, 1981.

OLIVEIRA, V.F. **Efeito da atmosfera enriquecida em CO₂ no crescimento, na alocação de biomassa e no metabolismo de frutanos em *Vernonia herbácea* (Vell.) Rusby.** Dissertação. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo. p. 79, 2007.

OLIVEIRA-FILHO, A.T. **Classificação das fitofisionomias da América do Sul cisandina tropical e subtropical: proposta de um novo sistema – prático e flexível – ou uma injeção a mais de caos?** *Rodriguésia*. v. 60, n. 2, p. 237-258, 2009.

PAISE, G.; VIEIRA, E.M. **Produção de frutos e distribuição espacial de angiospermas com frutos zoocóricos em uma Floresta Ombrófila Mista no Rio Grande do Sul.** *Brasil. Revista Brasileira de Botânica*. v. 28, p. 615-625, 2005.

PEARSON, K. **On lines and planes of closest fit to systems of points in space.** *Philosophical Magazine*. v. 2, n. 11, p. 559-572, 1901.

POORTER, H.; POT, S.; LAMBER, H. **The effect of an elevated atmospheric CO₂ concentration on the growth, photosynthesis and respiration of *Plantago major*.** *Physiologia Plantarum*. v. 73, n. 4, p. 553-559, 1988.

POORTER, H.; REMKE, C. **Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate.** *Oecologia*. v. 83, n. 4, p. 553-559, 1990.

POORTER, L. **Seedling growth of Bolivian rain forest tree species in relation to light and water availability.** Dissertation. Utrecht University, Utrecht, The Netherlands. PROMAB Scientific Series 1. Programa Maneja de los Bosques de la Amazoni ´a Boliviana, Riberalta, Bolivia. 1998.

POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. **Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs and functional groups.** *Ecology*. v. 87, n. 5, p. 1289-1301, 2006.

POORTER, L.; BONGERS, F. STERCK, F.J.; WÖLL, H. **Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance.** Ecology. v. 84, n. 3, p. 602–608, 2003.

R Core Team Development. **R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing.** Vienna. Austria. (Available at: <http://www.vR-project.org>). v. 2.9.1, 2011.

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. **Biologia vegetal.** 6ª ed. Guanabara Koogan S.A. Rio de Janeiro. 2001. 906 p.

REES, M.; CONDIT, R.; CRAWLEY, M.; PACALA, S.; TILMAN, D. **Long-term studies of vegetation dynamics.** Science. v. 293, n. 5530, p. 650 – 655, 2001.

REICH, P.B.; WALTER, M.B.; ELLSWORTH, D.S. **From tropics to tundra: global convergence in plant functioning.** Proceedings of National Academy of Sciences (USA). v. 94, n. 4, p. 13730–13734, 1997.

REITZ, R.; KLEIN, R.M. **Araucariaceae. Flora ilustrada catarinense.** Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues. 1966. 29 p.

REITZ, R.; KLEIN, R.M.; REIS, A. **Projeto madeira do Rio Grande do Sul.** Sellowia. v. 34-35, p. 1-525, 1983.

SCHLICHTING C.D. **The evolution of phenotypic plasticity in plants.** Annual Review of Ecology and Systematics v. 17, n. 1, p. 667-693, 1986.

SEGER, G.D.S. **Efeitos filogenéticos em atributos reprodutivos de espécies endozoocóricas em uma floresta com araucária no sul do Brasil.** 47 f. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. 2010.

SILVEIRA, C.F.B.; RODRIGUES, G.G.; GUERRA, T. **A coleta de pinhão na floresta nacional de São Francisco de Paula, RS, uso potencial sustentável.** Revista Brasileira de Biociências. v. 5, p. 93-95. 2007.

SHAPIRO, S.S.; WILK, M.B. **An analysis of variance test for normality (complete samples).** Biometrika. v. 52, n. 3-4, p. 591–611, 1965.

SHEIL, D. BURSLEM, D.F.R.P. & ALDER, D. **The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures.** *Journal of Ecology*. v. 83, p. 331- 333, 1995.

SOUZA, A.F.; FORGIARINI, C.; LONGHI, S.J.; BRENA, D.A. **Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America.** *Acta Oecologica*. v. 34, p. 221 – 232, 2008.

SOBRAL, M.; JARENKOW, J.A.; BRACK, P.; IRGANG, B.; LAROCCA, J.; RODRIGUES, R.S. **Flora arbórea arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil.** São Carlos: Rima/Novo Ambiente. 2006.

STEARNS S.C. **Life history evolution: successes, limitations, and prospects.** *Naturwissenschaften*. v. 87, n. 11, p. 476–486, 2000.

STEARNS S.C. **The evolution of life histories.** Oxford University Press, New York. 1992. 248 p.

STEPHEN, F.D. **A lifestyle view of life-history evolution.** *PNAS*. France. v. 104, n. 45, p. 17565–17566, 2007.

STERCK, F.J.; SCHIEVING, F.; LEMMEN, A.; PONS. T.L. **Performance of trees in forest canopies: explorations with a bottom-up functional-structural plant growth model.** *New Phytologist*. v. 166, n. 3, p. 827–843, 2005.

SUTHERLAND, E.K.; HALE, B.J.; HIX, D.M. **Defining species guilds in the central hardwood forest.** USA. *Plant Ecology*. v. 147, p. 1–19, 2000.

SUZUKI, E. **Diversity in specific gravity and water content of wood among Bornean tropical rainforest trees.** *Ecological Research*. v. 14, n. 3, p. 211–224, 1999.

SWAINE, M.D. **Long term studies of tropical forest dynamics.** Long Term Experiments in Agricultural and Ecological Sciences (eds R. A. Leigh & A. E. Johnston). CABI, Wallingford. p. 305-316, 1994.

SYSTAT 12.0. Version 12. **Systat Standard Version.** SPSS. Chicago. 2007.

TAMURA, N.; SHIBASAKI, E. **Fate of walnut seeds, *Juglans airanthifolia*, hoarded by Japanese squirrels, *Sciurus lis*.** *Journal of Forest Research*. v. 1, n. 4, p. 219–222. 1996.

TER STEEGE H.; HAMMOND D.S. **Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana.** *Ecology*. v. 82, n. 11, p. 3197–3212. 2001.

TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.** Princeton University Press. Princeton. New Jersey. USA. 1988. 376 p.

VELOSO, H.P.; GÓES-FILHO, L. **Fitogeografia brasileira – Classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical.** Boletim Técnico do Projeto RADAMBRASIL. IBGE. Série Vegetação 1. 1982. 85p.

WALLACE, A. R. **On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type.** *Proceedings of the Linnean Society of London*. v. 3, .p 53-62, 1858.

WALTERS, M.B.; REICH, P.B. **Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade.** *Ecology*. v. 81, n. 7, p. 1887-1901, 2000.

WEBB, C.O.; ACKERLY, D.D.; KEMBEL, S.W. **Phylocom: software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution.** Version 4.1. *Bioinformatics*. v. 24, p. 2098–2100, 2008. Acesso em: 10 dez. 2010. <http://www.phylodiversity.net/phylocom>.

WESTOBY M. **A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme.** *Plant and Soil*. v. 199, p. 213–27, 1998.

WESTOBY M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. **Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species.** *Annual Review of ecology and Systematics*. v. 33, p. 125 – 129, 2002.

WIKSTRÖM, N.; SAVOLAINEN, V.; CHASE, M.W. **Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree.** *Proceedings of the Royal Society, Series B*. v. 268, p. 2211–2220, 2001.

WILSON, P.J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G. **Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies.** *New Phytologist*. v. 143, n. 1, p. 155-162, 1999.

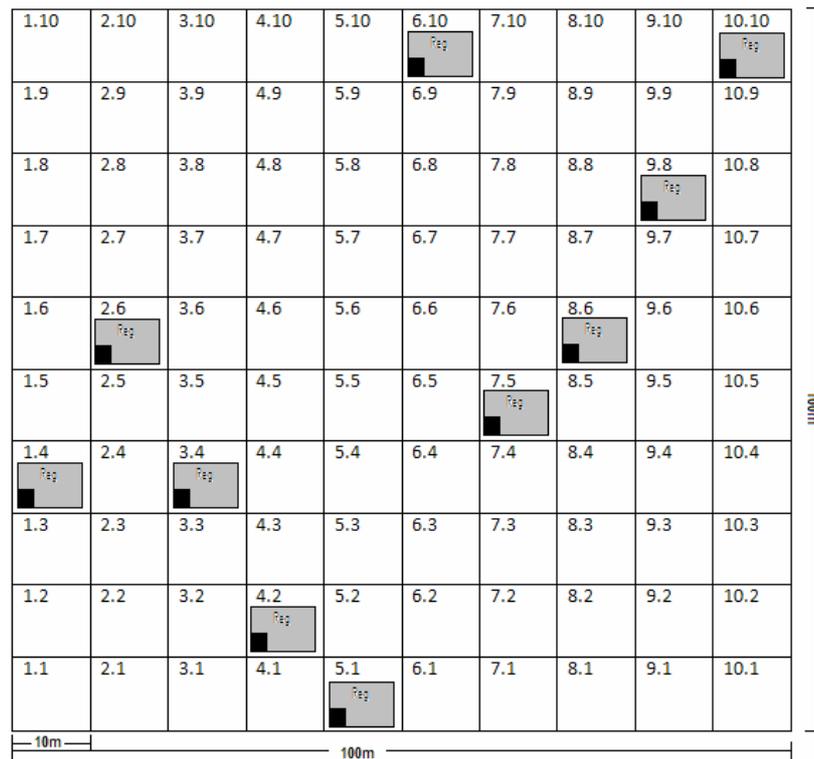
WHITMORE, T.C. **Canopy gaps and the two major groups of forest trees.** *Ecology*. v. 70, n. 3, p. 536–538, 1989.

WRIGHT, S. **Correlation and causation.** *Journal of Agricultural Research.* v. 20, n. 7, p. 557–585, 1921.

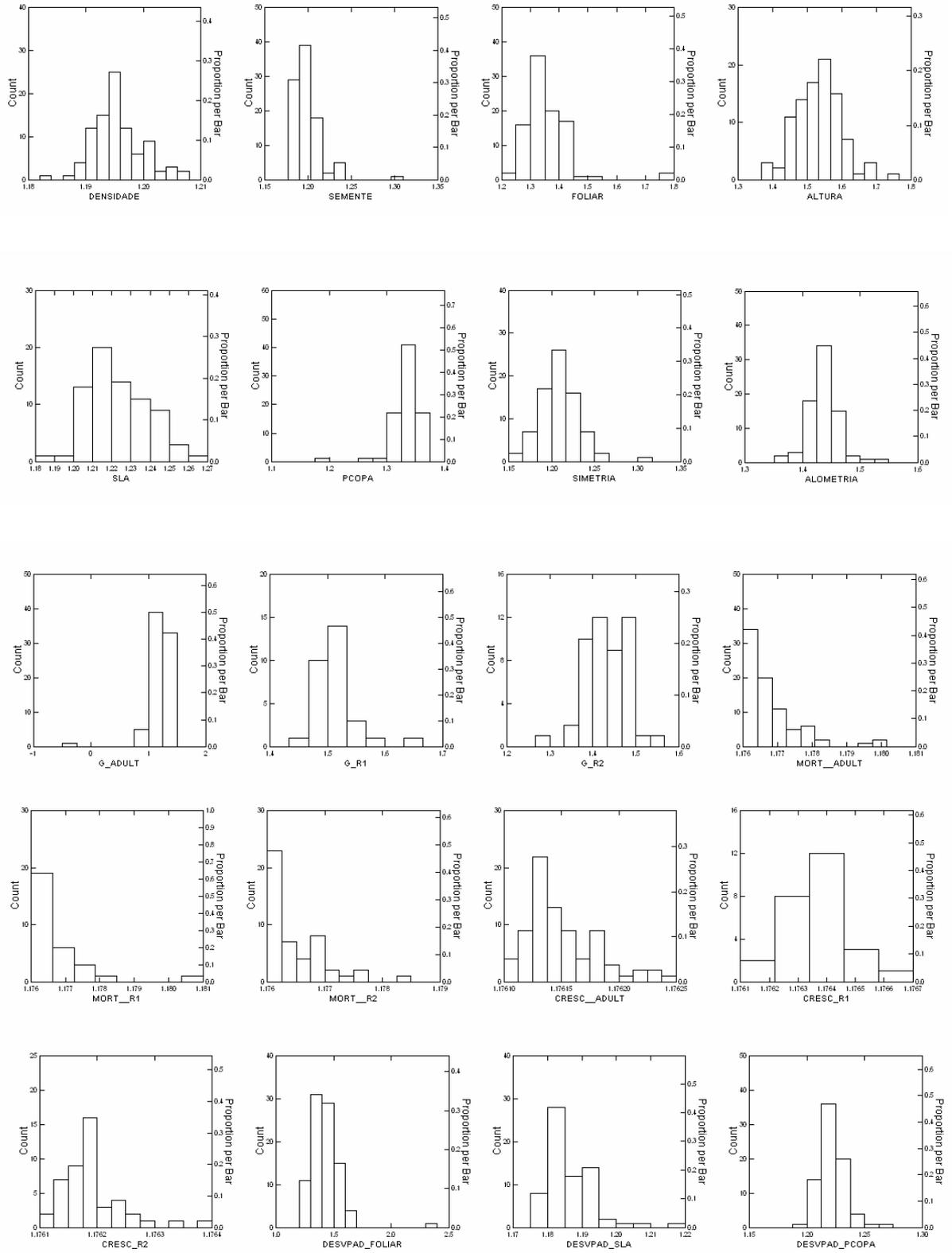
WRIGHT, S. **The method of path coefficients.** *Annals of Mathematical Statistics.* v. 5, n. 3, p. 161–215, 1934.

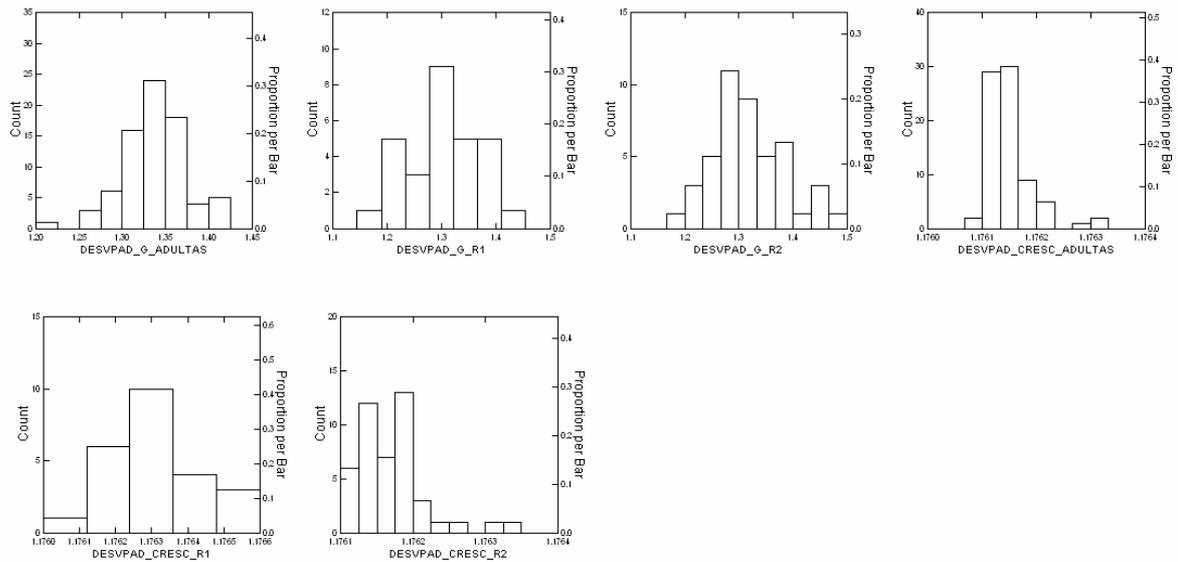
WRIGHT, S.; MULLER-LANDAU, H.; CONDIT, R.; HUBBEL S. **Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees.** *Ecology.* v. 84, n. 12, p. 3174-3185, 2003.

ANEXO 01: Mapa esquemático da divisão realizada dentro das 10 parcelas de 1 ha. As áreas foram divididas em quadrados menores com 10x10m (totalizando 100 quadrados), em cinza é possível visualizar os quadrados sorteados aleatoriamente para avaliar a regeneração das plantas (regenerantes 2) e em preto a localização dos quadrados de regeneração inicial (regenerantes 1).



ANEXO 02: Histogramas da distribuição normal dos dados para 26 variáveis quantitativas estudadas:





Teste de Shapiro–Wilk: densidade da madeira (SW = 0,979, P = 0,147), comprimento de semente (SW = 0,756, P < 0,001), comprimento foliar (SW = 0,758, P < 0,001), altura máxima dos indivíduos adultos (SW = 0,984, P = 0,313), área específica foliar (SLA) (SW = 0,978, P = 0,236), profundidade da copa (SW = 0,775, P < 0,001), coeficiente de assimetria (SW = 0,965, P = 0,032), alometria (SW = 0,973, P = 0,101), índice G (adultos (SW = 0,631, P < 0,001), regenerantes 1 (SW = 0,912, P = 0,017), e regenerantes 2 (SW = 0,985, P = 0,807)), mortalidade (adultos (SW = 0,765, P < 0,001), regenerantes 1 (SW = 0,645, P < 0,001) e regenerantes 2 (SW = 0,788, P < 0,001)), crescimento relativo (adultos (SW = 0,915, P < 0,001), regenerantes 1 (SW = 0,953, P = 0,275) e regenerantes 2 (SW = 0,869, P < 0,001)), desvio padrão do comprimento foliar (SW = 0,750, P < 0,001), desvio padrão do SLA (SW = 0,862, P < 0,001), desvio padrão da profundidade da copa (SW = 0,953, P = 0,006), desvio padrão do índice G (adultos (SW = 0,984, P = 0,458) e regenerantes 1 (SW = 0,981, P = 0,859) e regenerantes 2 (SW = 0,979, P = 0,570)) e desvio padrão do crescimento relativo (adultas (SW = 0,818, P < 0,001), regenerantes 1 (SW = 0,971, P = 0,689) e regenerantes 2 (SW = 0,885, P < 0,001)).

APÊNDICE 01: Listagem florística das 66 espécies adultas arbóreas, e suas respectivas abreviações, utilizadas no teste de Mantel, na Análise de Componentes Principais (PCA) e na análise de agrupamentos

N	FAMILIA	ESPECIE	ABREVIACÃO	ADULTAS	R2	R1
1	Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i>	Lith	x		
2	Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i>	Anr	x	x	
3	Annonaceae	<i>Annona salicifolia</i>	Ans	x		
4	Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i>	Ilexb	x	x	x
5	Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i>	Ilexd	x		
6	Aquifoliaceae	<i>Ilex microdonta</i>	Ilexm	x		
7	Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i>	Ilexpar	x	x	x
8	Araucariaceae	<i>Araucaria angustifolia</i>	Arau	x	x	
9	Asteraceae	<i>Dasyphyllum spinescens</i>	Das	x		
10	Celastraceae	<i>Maytenus evonymoides</i>	Maytev	x	x	x
11	Cunoniaceae	<i>Lamanonia ternata</i>	Lam	x	x	x
12	Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>	Sap	x		
13	Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Seb	x	x	x
14	Euphorbiaceae	<i>Sebastiania commersoniana</i>	Sec	x	x	x
15	Fabaceae	<i>Inga vera</i>	Inga	x	x	
16	Fabaceae	<i>Lonchocarpus campestris</i>	Lonc	x		
17	Fabaceae	<i>Lonchocarpus nitidus</i>	Lonn	x	x	
18	Fabaceae	<i>Machaerium paraguariense</i>	Mach	x		
19	Lauraceae	<i>Cinnamomum amoenum</i>	Cinna	x		
20	Lauraceae	<i>Cinnamomum glaziovii</i>	Cinng	x	x	
21	Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i>	Crypta	x	x	x
22	Lauraceae	<i>Cryptocarya moschata</i>	Cryptm	x		
23	Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i>	Necta	x	x	
24	Lauraceae	<i>Ocotea indecora</i>	Oci	x	x	
25	Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i>	Ocpub	x		
26	Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i>	Ocpul	x	x	x
27	Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i>	Lueh	x	x	
28	Monimiaceae	<i>Hennecartia omphalandra</i>	Heo	x		
29	Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i>	Acca	x		
30	Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Blep	x	x	x
31	Myrtaceae	<i>Calyptranthes concinna</i>	Calyp	x	x	x
32	Myrtaceae	<i>Campomanesia rhombea</i>	Campr	x	x	x
33	Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Campx	x	x	
34	Myrtaceae	<i>Eugenia involucrata</i>	Eugi	x	x	
35	Myrtaceae	<i>Eugenia psidiiflora</i>	Eugp	x	x	x
36	Myrtaceae	<i>Eugenia uruguayensis</i>	Eugu	x	x	x
37	Myrtaceae	<i>Myrceugenia cucullata</i>	Myrcgc	x	x	x
38	Myrtaceae	<i>Myrceugenia miersiana</i>	Myrcgm	x	x	x
39	Myrtaceae	<i>Myrcia oligantha</i>	Myrco	x	x	x
40	Myrtaceae	<i>Myrcianthes gigantea</i>	Myrcg	x	x	

N	FAMILIA	ESPECIE	ABREVIACÃO	ADULTAS	R2	R1
41	Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i>	Myrciap	x		
42	Myrtaceae	<i>Myrciaria floribunda</i>	Myrciaf	x		
43	Myrtaceae	<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	Myrrhi	x		
44	Myrtaceae	<i>Siphoneugena reitzii</i>	Sipho	x	x	x
45	Picramniaceae	<i>Picramnia parvifolia</i>	Picra	x		
46	Podocarpaceae	<i>Podocarpus lambertii</i>	Podo	x	x	
47	Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	Myrsic	x		
48	Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	Myrsiu	x	x	x
49	Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i>	Roup	x	x	x
50	Rhamnaceae	<i>Scutia buxifolia</i>	Scut	x	x	
51	Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i>	Pru	x	x	x
52	Rutaceae	<i>Pilocarpus pennatifolius</i>	Pilo	x	x	x
53	Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Zanr	x	x	
54	Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i>	Bant	x		
55	Salicaceae	<i>Casearia decandra</i>	Casd	x	x	x
56	Salicaceae	<i>Casearia obliqua</i>	Caso	x	x	x
57	Salicaceae	<i>Xylosma pseudosalzmannii</i>	Xypse	x	x	x
58	Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	Allo	x	x	
59	Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i>	Cup	x	x	x
60	Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i>	Matel	x	x	x
61	Solanaceae	<i>Solanum cf. pseudoquina</i>	Sopse	x		
62	Solanaceae	<i>Solanum pabstii</i>	Sopa	x		
63	Solanaceae	<i>Solanum sanctaecatharinae</i>	Sosa	x	x	
64	Symplocaceae	<i>Symplocos tetrandra</i>	Symt	x		
65	Theaceae	<i>Gordonia acutifolia</i>	Gord	x	x	
66	Verbenaceae	<i>Duranta vestita</i>	Dur	x	x	