

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

**Estudo comparativo da tolerância ao sombreamento  
de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii***

Paula Braga Fagundes

Trabalho de Conclusão de Curso  
apresentado à Comissão Examinadora do  
Bacharelado em Ciências Biológicas da  
UFRGS para a obtenção do grau de  
Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof. Dra. Lúcia R. Dillenburg

Porto Alegre

2010

## Agradecimentos

A todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para este trabalho, sou imensamente agradecida.

Gostaria de agradecer à Lúcia Dillenburg pela orientação e oportunidade de conhecer e explorar com liberdade a Ecofisiologia Vegetal.

Ao IB por disponibilizar transporte e motoristas para as saídas e ao ICMBio e FLONA – São Francisco de Paula pelo espaço para esta pesquisa.

Às minhas ágeis ajudantes de campo Carla, Adriana e Cristina.

A todos do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal pela amizade e aprendizado, principalmente à Carla, Francine e Tanise por toda atenção e disposição para me ajudar no campo, nas medições, estatísticas e/ou teoria.

Aos pacientes amigos do Laboratório de Geoprocessamento: Heinrich Hasenack, Gabriel, Mariana e Lúcio pelos conselhos e ajuda com equipamentos e programas.

Ao Laboratório de Fisiologia Vegetal pelo uso dos equipamentos e ao amigo Hélio pela disposição em me ajudar.

À banca examinadora Prof. Dr. Luís Mauro Gonçalves Rosa e ao Prof Dr. Leandro da Silva Duarte pela disponibilidade.

Aos meus amigos. Aos de longa data, principalmente à Helena e à Flávia pela grande amizade e incentivo e aos que fiz na UFRGS pelo aprendizado, companheirismo e bons momentos, em especial à Adriana por inúmeros motivos.

Ao Rafael pelo carinho e apoio.

Aos meus familiares. Aos meus pais pelo amor, dedicação, educação, liberdade e suporte financeiro. À minha irmã. À minha avó Maria (*in memoriam*) que sempre incentivou a nossa educação.

## Resumo

Em ambientes florestais, as espécies lidam com grandes variações espaciais e temporais na irradiância, fator considerado como o mais importante para a regeneração e crescimento de árvores nas florestas. Os dois únicos gêneros nativos de gimnospermas do Brasil co-ocorrem na América do Sul desde o Mesozóico, e atualmente, *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*, espécies representantes destes gêneros, co-ocorrem regenerando-se no sub-bosque da Floresta Ombrófila Mista no Sul do Brasil. Apesar dos inúmeros relatos desta co-existência de longa data, pouco se sabe sobre as semelhanças e as diferenças na ecologia destas duas espécies. Este estudo, realizado em condições de campo na Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FLONA), comparou plantas juvenis de *P. lambertii* e de *A. angustifolia* quanto aos mecanismos de tolerância ao sombreamento. O estudo foi realizado com indivíduos de *A. angustifolia* e *P. lambertii* com alturas entre 25 e 125 cm. Foram selecionadas 20 plantas de cada espécie em diferentes locais do sub-bosque. Os indivíduos selecionados foram marcados e a abertura do dossel acima dos mesmos foi estimada. Em cada planta também foram avaliados o grau de estiolamento e de ramificação caulinar, a massa foliar por área (MFA), a concentração de clorofilas *a*, *b* e total e a razão clorofila *a*/clorofila *b*. A abertura do dossel, o grau de estiolamento e a ramificação não diferiram significativamente entre as duas espécies. Porém, a MFA, importante indicador de tolerância ao sombreamento, foi significativamente maior em *P. lambertii* (95,0 g m<sup>-2</sup>) do que em *A. angustifolia*, (83,8 g m<sup>-2</sup>). A razão clorofila *a*/clorofila *b* foi menor em *P. lambertii*, (1,6) do que em *A. angustifolia*. Estas diferenças apontam para uma maior tolerância de *P. lambertii* ao sombreamento.

Palavras-chave: Coníferas. *Araucária*. *Podocarpus*. Luz. Tolerância ao sombreamento.

## Sumário

Resumo .....	III
1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 As coníferas no continente sul americano .....	1
1.1.1 <i>Araucaria angustifolia</i> .....	2
1.1.2 <i>Podocarpus lambertii</i> .....	2
1.2 A radiação solar nas florestas .....	3
1.2.1 A tolerância a diferentes níveis de luz.....	4
1.3 Justificativa e Objetivos .....	7
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	8
2.1 Local .....	8
2.2 Seleção dos indivíduos .....	9
2.3 Avaliação do ambiente de luz .....	9
2.4 Avaliação das plantas .....	10
2.5 Análise estatística .....	12
3. RESULTADOS .....	13
4. DISCUSSÃO .....	15
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	19
6. BIBLIOGRAFIA .....	20

# 1. Introdução

## 1.1 As coníferas no continente sul americano

As florestas de coníferas sul-americanas são caracterizadas por coníferas de afinidade neotropical e subantártica. Elas incluem numerosas espécies de Podocarpaceae, presentes desde a região tropical, passando pelos subtropicais, até latitudes temperadas; duas espécies de Araucariaceae, uma no sudoeste subtropical da América do Sul e outra em latitudes temperadas da região dos Andes; e a família Cupressaceae, representada por três espécies na região dos Andes em médias e altas latitudes (Veblen 2005).

As primeiras coníferas de grande porte surgiram no Triássico Superior e foram tão importantes durante o Mesozóico quanto foram os dinossauros. Entre elas, as Araucariaceae e Podocarpaceae tiveram uma distribuição preferencial no sul desde o início de suas trajetórias (Dutra & Stranz 2003). No período Terciário, quando os climas tornaram-se mais frios, mais secos e mais sazonais, os biomas vegetais tornaram-se mais parecidos com os atuais. No Hemisfério Sul, as floras da América do Sul, Antártida e Austrália continuam, assim como hoje em dia, descendentes da flora de angiospermas de Gondwana meridional, com próteas, murtas, *Nothofagus* e “coníferas do Sul”, como a *Araucaria*, *Podocarpus* e *Dacrydium*. Essas florestas cobriam, pelo menos, a região periférica da Antártida (Cox & Moore 2009).

Durante o Holoceno Superior, quando o clima tornou-se úmido e sem período seco, a floresta de araucárias iniciou a expansão sobre a vegetação dominante de campos a partir de florestas de altitude ao longo dos rios. Essa floresta apresentava, além de *Araucaria angustifolia*, populações de *Myrsine*, *Mimosa*, *Podocarpus*, *Ilex* e *Dicksonia sellowiana* (Behling & Pillar 2007), e atingiu sua máxima cobertura entre 1530 e 530 anos atrás (Heringer & Jacques 2001).

A distribuição atual da floresta de araucárias, como é conhecida a formação da Floresta Ombrófila Mista, ocorre no planalto meridional do Brasil, entre as latitudes de 24° e 30° S, nos Estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro (INPE/SOS MA 2008). Na maior parte das vezes, desenvolve-se em elevações entre 500 e 1400 m no sul do Brasil e, em áreas isoladas entre 18° e 24° S, entre 1400 e 1800 m acima do nível do mar no sudoeste do Brasil (Behling & Pillar 2007).

A sua composição florística atual é caracterizada pelos gêneros primitivos de floras de origem austral-andina e floras de origem tropical afro-brasileira, como *Drymis*, *Araucaria* e *Podocarpus* (IBGE 1992).

### **1.1.1 *Araucaria angustifolia***

*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, popularmente conhecida como pinheiro-do-paraná, pinheiro-brasileiro, ou simplesmente araucária, é uma gimnosperma da família Araucariaceae, ordem Coniferales (Judd *et al.* 2009). É uma árvore perenifólia, que ocorre exclusivamente na América do Sul na região da Floresta Ombrófila Mista, formação que recebe seu nome (Floresta com Araucária) devido à abundância e ao grande porte da espécie, que imprime a fisionomia característica da formação. Segundo Carvalho (1994), trata-se de uma espécie secundária longeva de crescimento inicial lento, mas de temperamento pioneiro. Este temperamento pioneiro foi claramente demonstrado por Duarte *et al.* (2006), que estabeleceram a importância da *A. angustifolia* como espécie berçário no avanço de espécies florestais sobre os campos adjacentes. A tolerância ao sombreamento da espécie foi recentemente relatada por Duarte & Dillenburg (2000) e Franco & Dillenburg (2007). Fontoura *et al.* (2006) a consideram indiferente na sua demanda de luz e esta caracterização provavelmente advém da plasticidade da espécie no que diz respeito a esta condição ambiental.

Sua madeira é de alta qualidade, motivo pelo qual, no início do século XX, foi altamente explorada (Oliveira *et al.* 2007). Devido à drástica redução em sua área de ocorrência, o pinheiro-brasileiro atualmente consta na lista internacional da IUCN de espécies ameaçadas como criticamente ameaçada de extinção (IUCN 2010). Também consta na Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção (MMA 2008) e nas Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção do Rio Grande do Sul (SEMA 2002) como espécie vulnerável.

Suas sementes, os pinhões, são fonte de alimento para humanos, animais domésticos e para a fauna silvestre. Pela sua importância, é considerada espécie chave, pois fornece alimento durante os meses mais frios, enquanto as outras espécies da floresta não estão produzindo frutos (Pinheiro & Ganade 2009).

### **1.1.2 *Podocarpus lambertii***

*Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl., popularmente conhecido como pinheirinho-bravo, é uma gimnosperma da família Podocarpaceae, ordem Coniferales

(Judd *et al.* 2009). É uma espécie perenifólia, que habita preferencialmente a Floresta Ombrófila Mista, mas também é encontrada em altitudes menores, na Floresta Estacional Decidual, Campos e Estepe-Gramíneo-Lenhosa (Carvalho 1994). Segundo Reitz *et al.* (1988), a espécie ocorre tanto em áreas sombreadas quanto expostas ao sol. A definição quanto ao grupo sucessional ao qual pertence é difícil, pois as informações na literatura são bastante controversas, constando como uma espécie secundária (Carvalho 1994; Carvalho 2003; Chiamolera *et al.* 2010) ou pioneira (Inoue *et al.* 1984 e Fontoura *et al.* 2006). Sua madeira leve é utilizada em embalagens e compensados, e é uma espécie adequada para o uso de celulose e papel.

## 1.2 A radiação solar em florestas

Todas as florestas podem ser caracterizadas como um mosaico de fases estruturais que mudam ao longo do tempo como resultado de processos dinâmicos (Whitmore 1989). Esses processos fazem parte de um ciclo que se inicia através de perturbações, que podem ser desde a herbivoria de folhas nas árvores até mesmo a passagem de um furacão e que modificam, de alguma forma, a abertura e a entrada de luz no dossel, fatores que ditam o ciclo das florestas (Whitmore 1989).

A divisão da floresta em clareiras e dossel fechado não é bem definida. De fato, em termos físicos, a borda geralmente é bem delimitada, mas em termos de microambiente, tem-se uma continuidade que se estende além da borda (Whitmore 1996). A abrangência e os valores extremos dos parâmetros climáticos são influenciados de acordo com o tamanho da clareira (Whitmore 1996). Já as falhas no dossel, embora pequenas, são muito importantes à medida que as clareiras tornam-se mais raras e menores, pois são as principais fontes de luz embaixo de dosséis fechados (Mitchell & Whitmore 1993).

A luz do sol que chega ao dossel da floresta ou em uma clareira é influenciada pelas condições atmosféricas locais, estações do ano (declinação solar) e horário do dia (elevação do sol). Até mesmo os padrões sazonais e diurnos de formação de nuvens afetam profundamente a radiação. De forma geral, o ambiente de luz no sub-bosque consiste em radiação difusa em baixo nível, pontuada por breves momentos de feixes de luz do sol (Chazdon *et al.* 1996).

A radiação difusa no sub-bosque resulta da transmissão de luz através das folhas, da reflexão das superfícies de madeira e folhas, da radiação difusa do céu (maior em dias nublados) e da penumbra. Os feixes de luz, embora breves, têm uma contribuição

substantial para o total de luz, podendo variar, em dias com sol, entre 10-85% do total diário (Pearcy 1987). Ainda que a radiação difusa seja predominante no dossel fechado, as variações de luz nos microambientes do sub-bosque devem-se principalmente às diferenças na incidência de feixes de luz do que às diferenças de luz difusa (Chazdon *et al.* 1996).

As diferenças no tamanho das clareiras e da quantidade de luz que chega ao sub-bosque resultam em diferenças na composição de espécies. Como as adaptações fisiológicas e morfológicas das plantas para lidar com os baixos níveis de luz são frequentemente incompatíveis com aquelas utilizadas para lidar com o outro extremo do gradiente, nenhuma planta consegue ter um desempenho ótimo sob todos os níveis de variação de luz. Conseqüentemente, as espécies se segregam de acordo com suas preferências e tolerâncias de luz (Valladares & Niinemets 2008). Swaine & Whitmore (1988) sugeriram que, em todas as florestas, as espécies arbóreas se classificam em um de dois grupos. Enquanto certas plântulas se estabelecem em clareiras pequenas e sombrias da floresta fechada, um grupo bem diferente de espécies coloniza clareiras maiores. Assim, propuseram que estes grupos de plantas fossem chamadas de clímax (não pioneiras) e pioneiras, respectivamente.

Segundo Whitmore (1989), a “formação” da clareira seria o evento mais importante para a determinação da composição florística. A competição entre as espécies de árvores e suas diferentes exigências luminosas nas fases seguintes teriam um papel secundário. Isto se deve ao fato de que a luz é um recurso limitante chave, principalmente em ecossistemas de alta produtividade que mantêm grandes áreas foliares. Desta forma, pequenas diferenças entre a quantidade mínima de luz requerida para a sobrevivência de espécies que co-ocorrem são centrais para a dinâmica do ecossistema e ecologia de comunidades (Valladares & Niinemets, 2008).

### **1.2.1 A tolerância a diferentes níveis de luz**

Em ambientes florestais, ao longo do processo de sucessão e, mesmo em estágios mais maduros das florestas, as espécies lidam com grandes variações espaciais e temporais na irradiância, fator considerado como o mais importante para a regeneração e crescimento de árvores nas florestas (Oldeman 1990).

As plantas podem responder a estas variações do ambiente em diferentes escalas, através de aclimações (plasticidade fenotípica) e adaptações (resposta evolutiva). A plasticidade fenotípica possibilita a um dado genótipo responder às mudanças do meio



com diferentes valores para uma característica, dentro do tempo de vida de um indivíduo, enquanto que as adaptações resultam das variações na pressão seletiva ao longo do gradiente de variação do meio e que produz diferenças hereditárias entre populações ou espécies, através do processo de evolução (Lusk *et al.* 2008).

As adaptações/aclimações em resposta ao sombreamento se dão no sentido de incrementar a sobrevivência da planta sob baixas irradiâncias (Walters & Reich 1999). Duas principais hipóteses sobre os mecanismos que conferem tolerância às plantas, que em parte se contrariam, foram propostas. A primeira, proposta por Givnish (1988), é a hipótese da maximização, melhoramento do ganho de carbono em baixa luz. A segunda defende a maximização da resistência a estresses bióticos e abióticos no sub-bosque, a hipótese de tolerância ao stress (Kitajima 1994; Walters & Reich 1999). Embora bastante diferentes, as duas hipóteses não são excludentes, e a tolerância à sombra parece depender tanto da eficiência no ganho de carbono, quanto da tolerância a estresses bióticos e abióticos sob baixa disponibilidade de luz (Valladares & Niinemets 2008).

A plasticidade fenotípica de plantas tolerantes à sombra é geralmente menor do que a das intolerantes (Feng *et al.* 2004), mas as diferenças não são as mesmas em cada nível de organização biológica (folhas, galhos, planta). Embora a plasticidade na morfologia da folha tenda a ser similar entre as espécies de diferentes tolerâncias à sombra, as plantas de sol são mais plásticas em características da morfologia foliar, enquanto que as adaptadas a ambientes intermediários ou de alta variação de luz, são mais plásticas em características relacionadas à síndrome de escape da sombra, como o estiolamento (Valladares & Niinemets 2008). Respostas plásticas de um nível influenciam respostas em níveis inferiores. Por exemplo, um determinado padrão de alongamento ou ramificação caulinar determina a heterogeneidade de luz que é experimentada pelas folhas e essa heterogeneidade afeta as respostas plásticas na morfologia e fisiologia da folha (Valladares & Niinemets 2008).

A partir de estudos sobre a resposta de diversas espécies a diferentes níveis de luz, é sabido que algumas características como menor área foliar, folhas mais espessas, maior conteúdo de clorofilas por área e maior razão de clorofila *a/b* tendem a estar associadas a plantas adaptadas (condição evolutiva) ou aclimatadas (plasticidade) a elevados níveis de luz. Já plantas adaptadas ou aclimatadas à sombra normalmente apresentam folhas com maior conteúdo de clorofila por unidade de massa e menor conteúdo de clorofila por unidade de área, além de uma menor razão entre a massa da

raiz e a da parte aérea. Plantas que demandam alta quantidade de luz, quando sombreadas, são induzidas a alocar uma maior parte dos seus recursos para crescimento em altura. Assim, aumentam as chances de crescer acima do dossel e adquirir uma maior porção de radiação (Givnish 1988; Walters & Reich 1999; Duarte & Dillenburg 2000; Taiz & Zeiger 2004; Gratani *et al.* 2006; Franco & Dillenburg 2007).

De modo geral, as respostas plásticas e evolutivas de características quantitativas respondem de forma similar às variações ambientais. Este padrão de semelhança tem sido chamado de “variação a favor do gradiente” e é observado em muitas características funcionais das folhas (Lusk *et al.* 2008). Apesar de geralmente se observar este padrão de semelhança, alguns parâmetros apresentam um padrão mais complexo, como é observado na resposta da massa foliar por área (MFA) de árvores perenifólias ao gradiente de luz, onde a divergência entre as respostas plásticas e evolutivas é bem clara (Souza & Valio 2003; Feng *et al.* 2004; Lusk *et al.* 2008). Geralmente, indivíduos da mesma espécie que crescem a sombra têm menor MFA do que os que crescem em ambientes com alto nível de luz. Por outro lado, quando diferentes espécies perenifólias são comparadas em um mesmo ambiente de luz, as tolerantes a sombra tendem a ter uma maior MFA do que as espécies que demandam luz (Lusk *et al.* 2008).

Através de experimentos realizados com *A. angustifolia*, as respostas a diferentes níveis de luz, assim como a sua tolerância ao sombreamento, já estão bem caracterizadas (Inoue *et al.* 1979; Inoue & Torres 1980; Duarte & Dillenburg 2000; Backes 2001; Duarte *et al.* 2002; Franco & Dillenburg 2007), mas os estudos ecológicos com *P. lambertii* estão bastante limitados a observações a campo, havendo grande escassez de estudos experimentais.

Com base nos estudos realizados com *A. angustifolia*, sabe-se que a mesma, em seu estágio juvenil, é bastante plástica em relação à disponibilidade de luz, ocorrendo tanto em regiões campestres de alta irradiância, quanto em diferentes sub-bosques florestais. Nestes, tolera o sombreamento, formando um banco de plântulas (Inoue *et al.* 1979; Inoue & Torres 1980; Duarte & Dillenburg 2000; Duarte *et al.* 2002; Franco & Dillenburg 2007). A araucária se ajusta à sombra diminuindo a massa foliar por área e aumentando a razão entre altura e biomassa da parte aérea, o teor de clorofila por massa e a razão de área foliar. Por outro lado, não varia a razão entre clorofila *a* e *b* e nem a razão de massa entre a raiz e a parte aérea (Duarte & Dillenburg 2000; Franco & Dillenburg 2007). *Podocarpus lambertii*, por sua vez, também tem sido descrito como

espécie tolerante ao sombreamento (Carvalho 2003; Garcia & Nogueira 2008; Longhi *et al.* 2010), mas as informações na literatura são muitas vezes contraditórias (Fontoura *et al.* 2006; Hadlich *et al.* 2009; Chiamolera *et al.* 2010) e pouco informam sobre possíveis mecanismos de tolerância. Segundo estudo de Chiamolera *et al.* (2010), *P. lambertii* responde ao sombreamento natural em capoeiras com uma maior área foliar, menor densidade estomática e menor crescimento em altura do que plantas que cresceram em área aberta. Outros parâmetros, como massa foliar por área (MFA) e a massa seca das folhas, não apresentaram diferença entre os dois ambientes.

### 1.3 Justificativa e Objetivos

Os dois únicos gêneros nativos de gimnosperma do Brasil co-ocorrem na América do Sul desde o Mesozóico. Atualmente, *A. angustifolia* e *P. lambertii*, espécies representantes destes gêneros, co-ocorrem no sub-bosque da Floresta Ombrófila Mista no Sul do Brasil. Apesar dos inúmeros relatos desta co-existência de longa data (Ragagnin *et al.* 1994; Duarte *et al.* 2002; Carvalho 2003; Veblen 2005; Fontoura *et al.* 2006; Behling & Pillar 2007 Longhi *et al.* 2010), pouco se sabe sobre as semelhanças e as diferenças na ecologia destas duas espécies.

Este estudo pretende comparar, em condições de sub-bosque, o desempenho de plantas juvenis de *P. lambertii* com *A. angustifolia*, quanto ao grau e mecanismos de tolerância ao sombreamento.

## 2. Material e Métodos

### 2.1 Local

O estudo foi realizado na Floresta Nacional (FLONA) de São Francisco de Paula, localizada no município de São Francisco de Paula no nordeste do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1a), entre as coordenadas geográficas 29°23' a 29°27'S e 50°23' a 50°25'W, a 912 m de altitude, em um local de mata nativa (Figura 1b), onde há indivíduos adultos e juvenis de ambas as espécies, e que se encontra adjacente a um talhão de eucalipto e a um campo manejado.

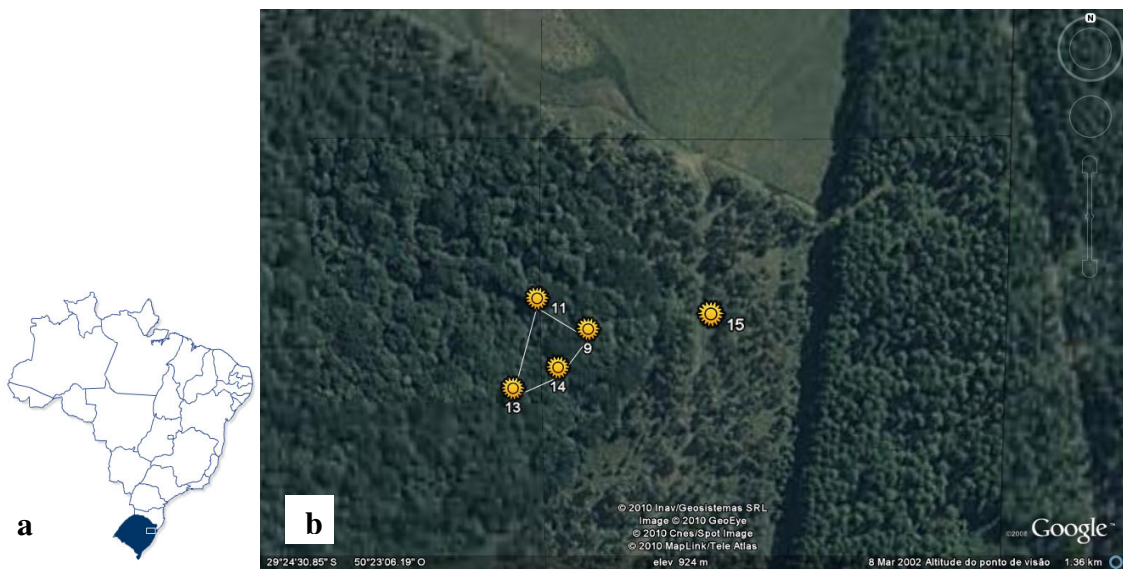


Figura 2: Localização do município de São Francisco de Paula, RS, Brasil (a) e local de estudo na FLONA (b). Os pontos que formam o polígono marcam a área de localização das amostras. O ponto solitário ao centro indica o local de entrada na borda da mata, a 70m do ponto mais próximo do polígono.

O clima local (Figura 2) é, segundo a classificação de Köppen, do tipo Cfb. Esta classificação caracteriza climas temperados quentes (mesotérmicos), com precipitação bem distribuída ao longo do ano e com temperaturas de verão amenas (Köppen 1948). Esta última característica, no caso de São Francisco de Paula, deve-se ao fator latitude. O município apresenta médias mensais de 14,4°C e precipitação anual de 2162 mm (BRASIL 1992), a mais alta do Estado registrada.

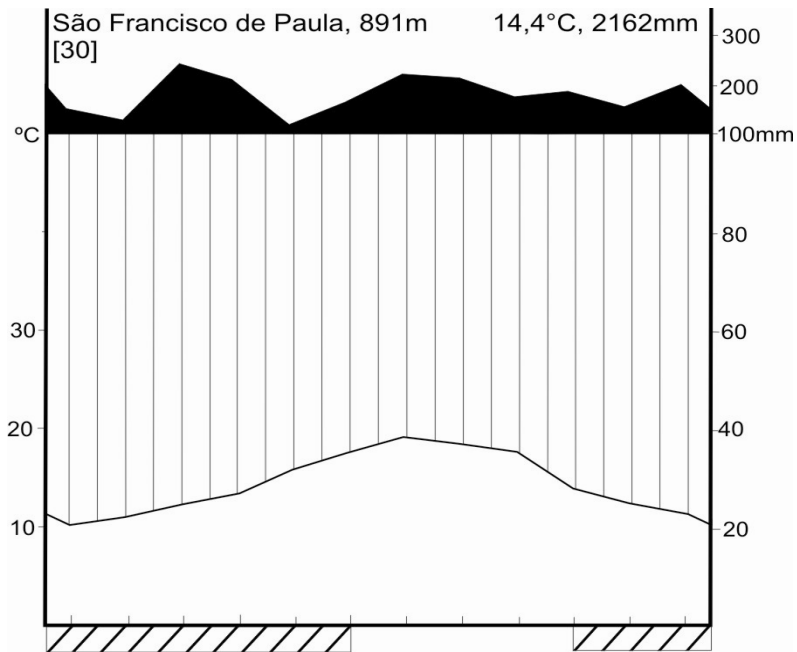


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de Walter (Bagnouls, & Gaussen 1963) para o município de São Francisco de Paula- RS. O eixo das abscissas representa os meses do ano (de Julho a Junho). No eixo das ordenadas, à direita está representada a precipitação média mensal em milímetros e à esquerda, a temperatura média mensal do ar em graus Celsius. Quando a precipitação mensal ultrapassa 100 mm, o diagrama recebe um preenchimento sólido. Informações dos anos de observações e os valores das médias anuais de temperatura e precipitação encontram se no canto superior esquerdo e direito, respectivamente. A barra abaixo da linha de 0°C que recebe preenchimento hachurado indica meses com mínima absoluta inferior a 0°C.

## 2.2 Seleção dos indivíduos

O estudo foi realizado com indivíduos juvenis de *A. angustifolia* e *P. lambertii*, com alturas entre 25 e 125 cm. Foram selecionadas 20 plantas juvenis de cada espécie, em diferentes locais do sub-bosque. Os indivíduos foram selecionados aos pares, de acordo com a maior proximidade, com o objetivo de atenuar possíveis diferenças associadas à declividade do terreno e características do solo.

## 2.3 Avaliação do ambiente de luz

Para a caracterização do ambiente quanto à luminosidade, analisou-se a abertura do dossel sobre cada um dos indivíduos selecionados (Figura 3), medida realizada com a utilização de fotografias hemisféricas (câmera Nikon Coolpix 995) com lente olho-de-peixe (Nikon Fisheye Converter FC- E8 0,21x) a aproximadamente 1,3 m do solo, sendo estas analisadas posteriormente no programa Gap Light Analyser (versão 2.0).

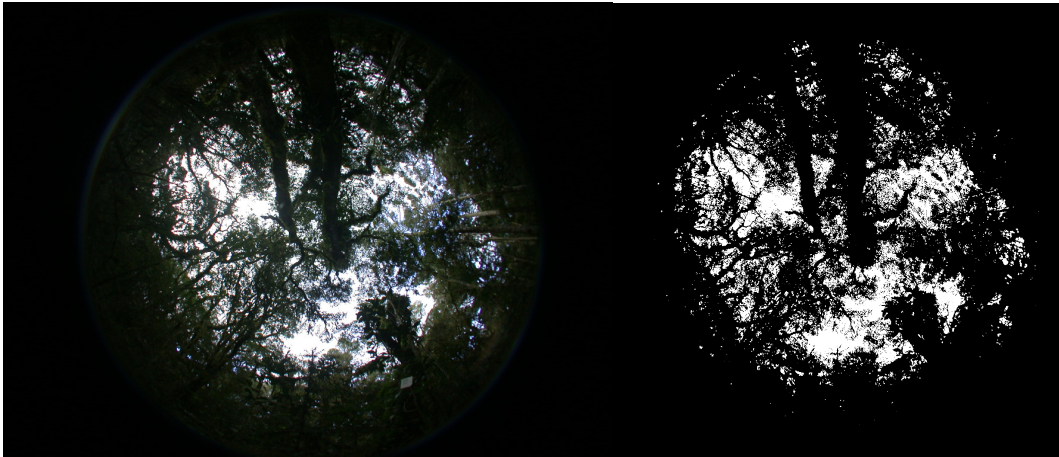


Figura 3. Fotografia hemisférica do dossel sobre uma das plântulas estudadas e sua respectiva imagem já trabalhada para análise da abertura do dossel, em preto e branco.

## 2.4 Avaliação das plantas

Os indivíduos selecionados foram marcados e posteriormente avaliados quanto às seguintes características:

*Grau de estiolamento caulinar*: este parâmetro foi estimado a partir da razão entre o comprimento e o diâmetro do eixo caulinar principal à 5 cm do solo. As medidas foram realizadas com o auxílio de paquímetro (diâmetro) e fita métrica (comprimento).

*Grau de ramificação*: medido através da razão entre as medidas de comprimento total dos ramos e o comprimento total da parte aérea, sendo esta razão expressa em porcentagem. O comprimento total da parte aérea resultou da soma da altura (eixo caulinar principal) com todos os ramos laterais emitidos. As medidas foram realizadas com auxílio de fita métrica.

*Tamanho foliar*: medido a partir de seis acículas coletadas de cada indivíduo. As folhas foram individualmente desenhadas em papel, e a área total destas seis folhas foi então medida com medidor automático de área foliar (modelo LI-3100, Licor Inc.). O tamanho foliar foi computado dividindo-se a área total pelo número de folhas.

*Massa foliar por área*: as mesmas seis acículas coletadas e medidas para a área foliar foram posteriormente secas em estufa a 60° C e pesadas em balança analítica

(Electronic Balance FA2104N, Bioprecisa). Da razão entre a massa seca e a área destas seis acículas, resultou a massa foliar por área (MFA).

*Clorofilas a, b e total e razão a/b*: para a obtenção do conteúdo de clorofilas, o método de extração utilizado baseou-se em Knudson *et al.* (1977).

Para a análise do conteúdo de clorofilas, foram retiradas, em média, de cada planta, três acículas de *A. angustifolia* e uma acícula de *P. lambertii*. As acículas foram retiradas preferencialmente da parte mediana do ramo principal, levemente lixadas e segmentadas para facilitar a extração e, então, acondicionadas em embalagens pretas de filmes fotográficos contendo 20 ml de álcool etílico absoluto. Antes deste acondicionamento, a área das acículas foi desenhada para posterior recorte e medição da área através do medidor de área foliar (modelo LI-3100, Licor Inc.). O tempo para a extração da clorofila no etanol foi de três semanas para *A. angustifolia* e de quatro semanas para *P. lambertii*.

Após o período de extração, o volume do extrato foi medido em uma proveta, e as leituras de absorvâncias (UV-Vis-Abs) em espectrofotômetro (SpectraMax M2, Molecular Devices), nos comprimentos de onda de 649 e 665 nm contra um branco contendo etanol puro. Realizada a leitura espectrofotométrica, as acículas foram secadas em estufa a 60°C e pesadas em balança analítica (Electronic Balance FA2104N, Bioprecisa).

A concentração de clorofilas em  $\mu\text{g ml}^{-1}$  do extrato foi obtida através das equações de Wintermans & DeMois (1965), onde:

$$\text{Cla } (\mu\text{g ml}^{-1} \text{ solução}) = 13,7 A_{665} - 5,76 A_{649}$$

$$\text{Clb } (\mu\text{g ml}^{-1} \text{ solução}) = 25,8 A_{649} - 7,6 A_{665}$$

$$\text{Cltot } (\mu\text{g ml}^{-1} \text{ solução}) = 6,1 A_{665} + 20,04 A_{649},$$

onde Cla, Clb e Cltot são, respectivamente, as concentrações de clorofilas *a*, *b* e total, em  $\mu\text{g.ml}^{-1}$ , e A665 e A649 são as absorvâncias em 665 e 649 nm, respectivamente.

A concentração de clorofilas (Cclor) em  $\text{mg m}^{-2}$  de área foliar foi calculada através da seguinte equação:

$$\text{Cclor } (\text{mg m}^{-2}) = \text{Cl } (a, b \text{ ou tot}) V_{\text{ext}} 10^{-3} / A 10^{-4}$$

Cl = concentração de clorofila no extrato, em  $\mu\text{g ml}^{-1}$ ;

$V_{\text{ext}}$  = volume do extrato, em ml;

A = área foliar, em  $\text{cm}^2$ .

A concentração de clorofilas (Cclor) em  $\text{mg g}^{-1}$  de peso seco da amostra foi calculada pela seguinte equação:

$$\text{Cclor (mg g}^{-1}\text{)} = \text{Cl (a, b ou tot)} V_{\text{ext}} 10^{-3} / \text{PS}$$

PS = peso seco, em g.

No momento da realização da leitura de conteúdo de clorofilas para as folhas de *P. lambertii*, a extração não estava completa, mas as leituras foram realizadas e as concentrações, calculadas. As acículas foram mantidas no etanol para futuras novas leituras.

## 2.5 Análise estatística

Os dados foram submetidos ao Teste-t de Student de análise de médias. Quando não satisfizeram o critério de homoscedasticidade (estiolamento, ramificação), utilizou-se o teste não paramétrico de Mann-Whitney. Todas as análises foram realizadas através do programa SigmaStat versão 3,5.



### 3. Resultados

A Tabela 1 apresenta todos os parâmetros medidos neste trabalho, com suas respectivas médias, desvios-padrão e valores de probabilidade (*P*) associados às diferenças entre as médias.

Tabela 1. Medidas de abertura do dossel e de parâmetros medidos em plântulas de *A. angustifolia* e *P. lambertii* em ambiente de sub-bosque. Todas as médias apresentadas estão seguidas pelo desvio padrão. Valores de *P* inferiores ou iguais a 0,05 indicam diferença significativa entre as duas espécies.

Parâmetros	<i>Araucaria</i>	<i>Podocarpus</i>	<i>P</i>
Abertura do dossel [%]	13,42 ± 1,39	12,69 ± 1,04	0,069
Estiolamento	10,92 ± 2,24	11,37 ± 4,55	0,694
Ramificação [%]	67,30 ± 7,20	58,20 ± 18,80	0,321
MFA [g m <sup>2</sup> ]	83,78 ± 13,66	94,98 ± 13,31	0,012
Clorofila a/b	1,74 ± 0,16	1,62 ± 0,12	0,013
Clorofila/ massa [mg g <sup>-1</sup> ]	299,78 ± 66,55	-	-
Clorofila/ área [mg m <sup>-2</sup> ]	4,98 ± 0,71	-	-
Tamanho foliar (área) [cm <sup>2</sup> ]	1,09 ± 0,48	3,29 ± 0,78	<0,001

A abertura do dossel sobre as plântulas estudadas mostrou-se bastante similar entre as 40 plantas estudadas, caracterizando um ambiente de luz bastante homogêneo, com abertura máxima de 15,65% (Fig. 4a) e mínima de 11,11% (Fig. 4b). A média de abertura do dossel sobre as plântulas de *A. angustifolia* foi maior (13,42%) do que para

as de *P. lambertii* (12,69%), mas a diferença entre as médias não foi significativa ( $P = 0,069$ ).

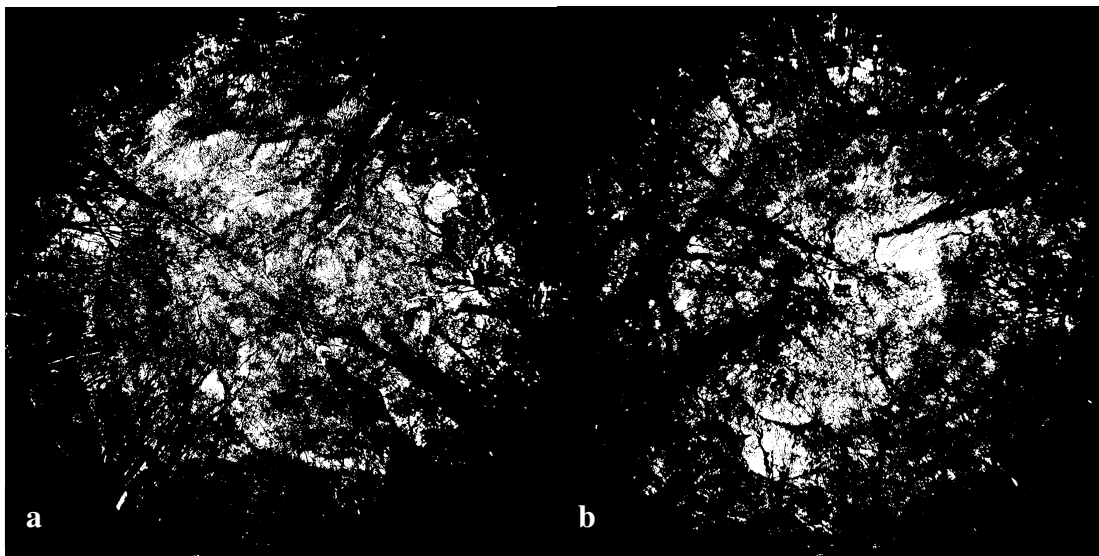


Figura 4. Imagens já trabalhadas obtidas através das fotografias do dossel com utilização de lente olho-de-peixe (*fisheye*). A análise da abertura do dossel sobre as plântulas mostra a similaridade entre a abertura máxima (a) e mínima (b) encontradas.

Os valores médios de estiolamento ( $P = 0,694$ ) e de ramificação ( $P = 0,321$ ) caulinar não diferiram entre as duas espécies. Por outro lado, a MFA foi significativamente maior ( $P = 0,012$ ) em *P. lambertii* do que em *A. angustifolia*. O tamanho das folhas também diferiu de forma significativa, sendo cerca de 3 vezes maior em *P. lambertii* do que em *A. angustifolia*.

A concentração foliar de clorofilas está sendo apresentada apenas para *A. angustifolia*, uma vez que, até o momento da redação deste trabalho, a extração de clorofila para *P. lambertii* não havia sido concluída. Porém, considerando que a extração de clorofila *a* e clorofila *b* tenham ocorrido na mesma taxa, o valor da razão entre as clorofilas nas folhas desta espécie foi computado para fins de comparação com *A. angustifolia*. Esta razão ( $Cl_a / Cl_b$ ) foi significativamente menor ( $P = 0,013$ ) em *P. lambertii* do que em *A. angustifolia*.

## 4. Discussão

O limitado número de parâmetros avaliados até o presente momento e limitações, posteriormente descritas, no delineamento experimental, ainda não nos permitem atender plenamente aos objetivos propostos. Entretanto, os resultados aqui apresentados já nos fornecem importantes indicativos quanto à comparação dos mecanismos e grau de tolerância das duas espécies selecionadas ao sombreamento causado pelo sub-bosque florestal. Cabe ressaltar que as diferenças aqui levantadas têm um componente adaptativo (genético) preponderante, uma vez que as duas espécies foram comparadas sob condições ambientais bastante semelhantes. A baixa variação na abertura do dossel sobre as plântulas estudadas não propiciou a análise de variações plásticas dos parâmetros analisados.

Embora a abertura média do dossel sobre as plantas jovens não tenha diferido entre as duas espécies, chama a atenção a tendência à significância ( $P = 0,069$ ) da diferença observada, diferença esta que aponta para um dossel mais fechado sobre indivíduos de *P. lambertii* do que sobre *A. angustifolia*. Um estudo mais detalhado deste aspecto seria importante para verificarmos se esta tendência expressa uma diferença real ou não. Soma-se a este fato observações pessoais feitas a campo durante a seleção e marcação dos indivíduos, de que, em um ambiente de clareira mais aberta, onde as copas das árvores não se tocavam por certa distância, houve dificuldade em localizar indivíduos jovens de *P. lambertii*. No entanto, esta observação precisa ser ampliada e refinada, pois, enquanto os indivíduos jovens de *A. angustifolia* se destacam na paisagem do sub-bosque por sua arquitetura característica, o mesmo não ocorre com os de *P. lambertii*. Desta forma, indivíduos jovens desta última espécie podem ter passado despercebidos nestes ambientes mais abertos. De modo geral, o regime luminoso sob a mata nativa da FLONA foi caracterizado por Duarte *et al.* (2002) com uma radiação fotossinteticamente ativa (RAF) inferior a 10% em relação ao campo aberto.

O estiolamento é uma resposta morfogênica induzida pela escassez de irradiância durante o crescimento vegetal e inclui uma priorização do alongamento caulinar em detrimento de sua espessura (Taiz & Zeiger 2004). Esta resposta tem sido associada principalmente a espécies arbóreas pouco tolerantes ao sombreamento, que assim conseguem, com maior rapidez, superar em altura as plantas que as sombreiam (Poorter 1999, Duz *et al.* 2004; Taiz e Zeiger 2004; Almeida *et al.* 2005). Quando exposta ao sombreamento, plântulas de *A. angustifolia* têm exibido este tipo de resposta,

a qual tem sido interpretada como um mecanismo que visa escapar do sombreamento (Inoue & Torres 1980; Franco & Dillenburg 2007). Passado o estágio de plântula, a espécie não exhibe mais esta resposta, mesmo que o sombreamento ainda persista (Franco & Dillenburg 2007). Segundo Steingraeber (1982), esta resposta não reflete necessariamente um melhor desenvolvimento em condições de sombreamento, pois, muitas vezes, o aumento da altura, não acompanhado do aumento de diâmetro do caule, pode comprometer a sustentação da parte aérea e o investimento em ramos laterais. Ao compararmos *A. angustifolia* e *P. lambertii*, verificamos uma relação entre altura e diâmetro muito semelhante entre ambas. Embora não saibamos de que forma esta última espécie se comporta quando tem seu regime de luz alterado, podemos sugerir que estas duas espécies, no estágio juvenil analisado, têm padrão de alocação semelhante entre alongamento e espessamento caulinar.

O grau de ramificação reflete o investimento relativo da parte aérea no crescimento lateral dos ramos. Segundo Horn (1971), o custo de um ramo horizontal é superior ao de um ramo vertical do mesmo tamanho devido ao investimento em maior espessura ou em madeira mais forte para sustentar o seu peso. Este custo relativo aumenta drasticamente com o crescimento da árvore. Na disputa para alcançar o dossel, as espécies pioneiras, de crescimento rápido e madeira leve, são favorecidas em relação às de madeira pesada. O crescimento em altura é favorecido sobre o crescimento lateral, resultando em árvores inicialmente altas e finas. Como os ramos tornam-se mais custosos à medida que a planta cresce e, considerando que a madeira leve é relativamente fraca, o crescimento lateral torna-se uma extravagância para estas espécies. Já espécies de sub-bosque, uma vez que a maior parte da luz que chega dentro da floresta vem de ângulos próximos ao zênite, organizam os ramos de forma aberta e horizontal. Para sustentar este crescimento em ramos laterais, é necessária a força rígida de madeiras pesadas, mesmo quando ainda plântulas. Para estas plantas, o aumento do custo dos ramos laterais de acordo com o crescimento ocorre em uma taxa menor (Horn 1971).

Assim, poder-se-ia esperar que plantas adaptadas ou ajustadas a um ambiente sombreado investissem uma fração considerável do comprimento de sua parte aérea em ramos laterais, de forma a explorar a heterogeneidade horizontal de luz no sub-bosque. Novamente, as duas espécies não diferiram neste aspecto, tendo ambas investido mais de 50% do comprimento caulinar total em ramos laterais neste estágio juvenil.

Espécies mais tolerantes à sombra apresentam maior conteúdo de clorofila por

unidade de massa (Givnish 1988, Souza & Valio 2003, Almeida *et al.* 2005, Valladares & Niinemets 2008). Aumentos no conteúdo de clorofila por massa são, além de adaptativos, respostas comuns à redução na intensidade luminosa, uma vez que aumentam a capacidade de captação de luz em ambientes onde ela está pouco disponível (Lei & Lechowicz, 1997).

Tanto a clorofila *a* quanto a clorofila *b* são componentes das membranas fotossintéticas e ocorrem em uma razão de aproximadamente três de clorofila *a* para um de clorofila *b*. Esta razão pode ser modificada devido a condições de crescimento e fatores ambientais. Segundo Lichtenthaler (1987), plantas adaptadas ou expostas à luz exibem razões de 3,2 a 4, enquanto que plantas de sombra apresentam valores menores. Porém, estes valores não foram encontrados em estudo recente de Zandavalli (2006) com *A. angustifolia*, onde, embora o padrão tenha se mantido, as plantas expostas a luz apresentaram valores abaixo da faixa sugerida por Lichtenthaler. A diminuição da razão em plantas de sombra deve-se ao papel importante que as clorofilas *b* desempenham nas antenas de captação de luz do aparato fotossintético (Taiz & Zeiger 2004). De acordo com os resultados encontrados nas duas espécies aqui estudadas, elas se enquadram como plantas de sombra, mas *P. lambertii* estaria melhor ajustada à sombra, uma vez que apresentou uma razão clorofila *a* / clorofila *b* significativamente menor do que *A. angustifolia*. Este padrão também foi observado em outros estudos, onde plantas apresentaram menor razão clorofila *a* / clorofila *b* quando sombreadas do que quando expostas a altas irradiâncias, incluindo tanto respostas plásticas quanto adaptativas (Givnish 1988; Lee *et al.* 2000; Souza & Valio 2003; Valladares & Niinemets 2008). Por trás desta redução, estaria uma degradação mais lenta da clorofila *b* em relação à clorofila *a* em ambientes sombreados (Engel & Poggiani 1991). Embora comum, a redução na razão clorofila *a* / clorofila *b* em ambientes sombreados não é uma resposta universal (Souza & Valio 2003), e a própria *A. angustifolia* não se mostrou plástica neste sentido em estudo conduzido em casa de vegetação (Duarte & Dillenburg, 2000).

Segundo Dickson (2000), a folha é o órgão da planta que mais responde anatomicamente às variações lumínicas de um determinado habitat. Desta forma, não surpreende que um grande número de trabalhos que estudam as respostas das plantas à intensidade luminosa leve em consideração as variações na estrutura foliar (Givnish, 1988; Souza & Valio 2003; Duz *et al.* 2004; Valladares & Niinemets 2008, Chiamolera *et al.* 2010). A MFA é um parâmetro estrutural da folha que informa sobre sua espessura e/ou densidade, apresentando grande variabilidade inter e intra-específica e

mesmo dentro de um mesmo indivíduo. Este atributo foliar responde a variações da disponibilidade de luz, água e nutrientes (Witkowski & Lamont, 1991).

Para a massa foliar por área (MFA) em perenifólias, observa-se um padrão mais complexo nas respostas a diferentes níveis de luz do que em outros parâmetros. Geralmente, indivíduos que crescem à sombra têm menor MFA do que os que crescem em ambientes com alto nível de luz. Porém, quando espécies perenifólias são comparadas em um mesmo ambiente de luz, as tolerantes a sombra tendem a ter uma maior MFA do que as que demandam mais luz (Souza & Valio 2003; Feng *et al* 2004.; Lusk 2004; Lusk *et al.* 2008; Valladares & Niinemets 2008). Este padrão de divergência entre as respostas plásticas e evolutivas foi chamado de “variação contra o gradiente” (Lusk *et al.* 2008). Embora esse padrão seja bastante observado para angiospermas perenes, não se há dados suficientes para caracterizar um padrão em coníferas perenes.

A redução da MFA na sombra traria, em curto prazo, a vantagem de um menor custo para a produção de folha por unidade de área, podendo também conduzir a uma maior razão de área foliar (Lusk *et al.* 2008). Porém, uma MFA maior seria selecionada para ambientes de baixa luz por proporcionar um melhor custo para folhas duradouras, pois, com um maior investimento estrutural inicial, os custos de manutenção são menores. Esta melhor estrutura da folha protegeria contra a predação e estresses físicos, aumentando o tempo de vida da folha. A maior MFA em plantas de sombra também é possivelmente uma limitação da plasticidade da constituição da folha destas espécies. (Lusk *et al.* 2008). A MFA foi significativamente maior ( $P = 0,012$ ) em *P. lambertii* do que em *A. angustifolia*, sugerindo uma maior tolerância ao sombreamento de *P. lambertii* do que *A. angustifolia*.

É interessante chamar a atenção que a tolerância a qualquer tipo de estresse depende não somente das características estruturais e fisiológicas, mas também é fortemente afetada pela situação de outros fatores ambientais, que também podem afetar os parâmetros aqui medidos. A tolerância pode ser reduzida devido à co-ocorrência de outro estresse (seca, escassez de nutrientes), assim como pela ocorrência de herbivoria, pestes e competição com plantas vizinhas. Dessa forma, a tolerância ao fator sombra pode acabar comprometendo a tolerância a outras limitações ambientais presentes no sub-bosque e vice e versa (Valladares & Niinemets 2008).

## 5. Considerações finais

Nossos resultados não nos permitem ainda fazer uma afirmação conclusiva sobre a tolerância ao sombreamento destas espécies, mas apontam para uma maior tolerância de *P. lambertii*, indicada através das diferenças em MFA e razão de clorofila *a* / clorofila *b*. Para um resultado mais conclusivo, faz-se necessária a análise de outros parâmetros, como padrões de alocação de massa (p. ex., razão de área foliar e a razão entre massa de raiz e de parte aérea), além de uma caracterização da fisiologia foliar através de curvas de resposta fotossintética à luz. Também se faz essencial a comparação das respostas das espécies a diferentes níveis de luz para uma avaliação e comparação da plasticidade das espécies. Esta comparação poderia ser realizada tanto em estudos a campo, sob diferentes aberturas do dossel, quanto em condições mais controladas de casa de vegetação.

## 6. Bibliografia

- Almeida S. M. Z.; Soares A. M.; Castro E. M.; Vieira C. V.; Gajego E. B. 2005. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. **Ciência Rural** 35: 62-68.
- Backes, A. 2001. Determinação da idade e regeneração natural de uma população de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em um povoamento florestal localizado no município de Caxias do Sul, RS, Brasil. **Iheringia** 56: 115-130.
- Bagnouls, F.; Gaussen, H. 1963. Os climas biológicos e sua classificação. **Boletim Geográfico** 173: 545-566.
- Behling, H.; Pillar V.D. 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria Forest and grassland ecosystems. **Philosophical Transactions of Royal Society B**. 362: 243–251.
- BRASIL. 1992. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Secretaria Nacional de Irrigação. Departamento Nacional de Meteorologia. Divisão de Meteorologia Aplicada. **Normais Climatológicas (1961-1990)**. Brasília: SPI/EMBRAPA. 84 p.
- Carvalho, P.E.R. 2003. **Espécies Arbóreas Brasileiras**. 1ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, v.1, 1039 p.
- Carvalho, P.E.R. 1994. **Espécies Florestais Brasileiras: Recomendações Silviculturais, Potencialidades e Uso da Madeira**. Curitiba: EMBRAPA – PR.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W.; Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds.) **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. New York: Chapman & Hall, p. 5-55.
- Chiamolera L.D.B.; Ângelo A.C.; Boeger M.R. 2010. Resposta morfoanatômica da folha de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl (Podocarpaceae) implantado em duas áreas com diferentes graus de sucessão às margens do Reservatório Iraí – PR. **Biotemas** 23: 1-11.
- Cox, C.B.; Moore P.D. 2009. **Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária**. 7ed. Rio de Janeiro: LTC, 398p.



- Dickson, W. C. 2000. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Horcant Academy Press, 533p.
- Duarte, L.S.; Dillenburg, L.R. 2000. Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. **Australian Journal of Botany** 48: 531-537.
- Duarte, L.S.; Dillenburg, L.R.; Rosa, L.M.G. 2002. Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Australian Journal of Botany** 50: 741–751.
- Duarte, L.S.; Dos Santos, M.M.G.; Hartz, S.M.; Pillar, V.D. 2006. Role of nurse plants on *Araucaria* Forest expansion over grassland in south Brazil. **Austral Ecology** 31: 520-528.
- Dutra, T.L.; Stranz, A. 2003. História das Araucariaceae: a contribuição dos fósseis para o entendimento das adaptações modernas da família no Hemisfério Sul, com vistas a seu manejo e conservação. In: Ronchi, L. H. (Org.) **Tecnologia, Diagnóstico e Planejamento**. São Leopoldo: Editora Unisinos. v.1. p. 293-351.
- Duz, S.R.; Siminski, A.; Santos, M.; Paulilo, M.T.S. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta a variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica** 27: 587-596.
- Engel, V. L.; Poggiani, F. 1991. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento em mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 3: 39-45.
- Feng Y.L.; Cao K.F.; Zhang J.L. 2004. Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. **Photosynthetica** 42: 431–437.
- Fontoura, S. B.; Ganade, G; Larocca, J. 2006. Changes in plant community diversity and composition across an edge between *Araucaria* forest and pasture in South Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 29:79–91.
- Franco, A.M.S.; Dillenburg, L.R. 2007. Ajuste morfológico e fisiológico em plantas jovens de *Araucária angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. **Hoehnea** 34: 135-144.

- Garcia, L.C.; Nogueira A.C. 2008. Resposta de sementes de *Podocarpus lambertii* e *Podocarpus sellowii* – (Podocarpaceae) à dessecação. **Ciência Florestal** 18: 347-352.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** 15: 63-92
- Gratani, L.; Covone, F.; Larcher, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees** 20: 549-558.
- Hadlich, H.L.; Paccieri, M.R.A.; Utima, A.Y.; Santos, K.G.; Ângelo, A.C.; Chiamolera, L.B. 2009. Crescimento e sobrevivência de *Podocarpus lambertii* e *Luehea divaricata* implantadas em uma área com dois diferentes graus de sucessão. In: **Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil**. São Lourenço-MG.
- Heringer I.; Jacques A.V.A. 2001. Adaptação das plantas ao fogo: enfoque na transição floresta – campo. **Ciência Rural, Santa Maria** 6: 1085-1090.
- Horn, H. S. 1971. **The Adaptive Geometry of Trees**. Princeton University Press: Princeton 144 p.
- IBGE 1992. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, v.1, 91p.
- Inoue, M.T.; Galvão, F.; Torres, D.V. 1979. Estudo ecofisiológico sobre *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze.: Fotossíntese em dependência à luz no estágio juvenil. **Revista Floresta** 10: 5-9.
- Inoue, M.T.; Torres, D.V. 1980. Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em dependência da intensidade luminosa. **Revista Floresta** 11: 7-11.
- Inoue, M. T.; Roderjan, C. V.; Kuniyoshi, Y. S. 1984. **Projeto Madeira do Paraná**. Curitiba: Fundação de Pesquisas Florestais do Paraná 260 p.
- INPE/ SOS MATA ATLANTICA 2008. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica 2000-2005**, São Paulo. Disponível em: <[mapas.sosma.org.br/site\\_media/ATLAS%20MATA%20ATLANTICA%20-%20RELATORIO2000-2005.pdf](http://mapas.sosma.org.br/site_media/ATLAS%20MATA%20ATLANTICA%20-%20RELATORIO2000-2005.pdf)> Acesso em março 2010.
- IUCN 2010. **IUCN Red List of Threatened Species 2010.1**. Disponível em <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)> Acesso em maio 2010.

- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F.; Donoghue, M.J. 2009. **Sistemática Vegetal Um Enfoque Filogenético**. 3.Ed. Porto Alegre: Artmed, 612p
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia** 98: 419–28.
- Knudson, L.L.; Tibbitts, T.W.; Edwards, G.E. 1977. Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. **Plant Physiology**, 60:606-608.
- Köppen, W. 1948. **Climatología: con un estudio de los climas de la tierra**. México: Fondo de Cultura Económica, 479p.
- Lee, D. W.; Oberbauer, S. F.; Johnson, P.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H.; Yap, S. K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, 87: 447-455.
- Lei T. T.; Lechowicz M. J. 1997. Functional responses of *Acer* species to two simulated forest gap environments: leaf level properties and photosynthesis. **Photosynthetica** 33: 277-289.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: Colowick, S.P.; Kaplan, N.O. (Eds.): **Methods in Enzymology**. New York: Academic Press, v. 148, p.350-382.
- Longhi, S. J.; Brena, D.A.; Ribeiro, S.B.; Gracioli, C.R.; Longhi R.V.; Mastella, T. 2010. Fatores ecológicos determinantes na ocorrência de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*, na Floresta Ombrófila Mista da FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. **Ciência Rural** 40: 57-63.
- Lusk, C. H. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. **Functional Ecology** 18: 820–28.
- Lusk, C. H.; Reich, P. B.; Montgomery, R. A.; Ackerly, D. D.; Cavender-Bares, J. 2008. Why are evergreen leaves so contrary about shade? **Trends in Ecology & Evolution** 6: 299-303.
- Ministério do Meio Ambiente (MMA) 2008. **Lista Oficial das Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção**. Disponível em

<[www.mma.gov.br/estruturas/ascom\\_boletins/\\_arquivos/83\\_19092008034949.pdf](http://www.mma.gov.br/estruturas/ascom_boletins/_arquivos/83_19092008034949.pdf)>

Acesso em abril 2010.

- Mitchell, P.L.; Whitmore, T.C. 1993. Use of hemispherical photographs in Forest Ecology: calculation of absolute amount of radiation beneath the canopy. **Oxford Forestry Institute Occasional Papers** 44: 1-39.
- Oldeman, R.A.A. 1990. **Forest Elements of Silvology**. Berlin: Springer-Verlag 624 p.
- Oliveira, J.M.; Pillar, V.D.; Roig, F.A. 2007. Padrões de idade e crescimento de Araucária angustifolia: reconstruindo históricos de distúrbio e dinâmica vegetacional In: **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**. Caxambu – MG.
- Pearcy, R.W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. **Functional Ecology** 1: 169-78.
- Pinheiro, C. C.; Ganade G. 2009. Influência do microhabitat no processo de predação de sementes em uma área degradada. **Neotropical Biology and Conservation** 4:20-27.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology** 13: 396-410.
- Ragagnin, L.I.M; Costa, E.C; Hoppe, J.M. 1994. Maturação fisiológica de sementes de *Podocarpus lambertii* Klotzsch. **Ciência Florestal** 4: 23-41.
- Reitz, R.; Klein, R. M.; Reis, A. 1988. **Projeto madeira do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Secretaria da Agricultura e abastecimento 525p.
- Secretaria Estadual do Meio Ambiente (SEMA) 2002. **Espécies da Flora Ameaçadas de Extinção do Rio Grande do Sul**. Disponível em <[www.sema.rs.gov.br/sema/html/pdf/especies-ameacadas.pdf](http://www.sema.rs.gov.br/sema/html/pdf/especies-ameacadas.pdf)> Acesso em abril 2010.
- Souza, R.P.; Válio I. F. M. 2003. Leaf optical properties as affected by shade in saplings of six tropical tree species differing in successional status. **Brazilian Journal of Plant Physiology** 15: 49-54.
- Steingraeber, D. A. 1982. Phenotypic plasticity of branching pattern in sugar maple (*Acer saccharum*). **American Journal of Botany** 69: 638-640.

- Strahler A.; Strahler A 2005. **Physical Geography: Science and Systems of the Human Environment**. 3ed. New York: John Wiley & Sons, 794p.
- Swaine, M.D.; Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, 75, 81-6.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2004. **Fisiologia Vegetal**. 3ed. Porto Alegre: Artmed, 719p.
- Valladares, F.; Niimets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant trait of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Systematics and Evolution** 39: 237-257.
- Veblen, T.T.; Armesto, J.J.; Burns, B.R.; Kitzberger, T.; Lara, A.; Leon, B.; Young, K.R. 2005. The coniferous forests of South America. In: Andersson, F.A. (Eds.) **Ecosystems of the world**. New York: Elsevier. Cap. 6, p. 701–725.
- Walters, M. B; Reich, P. B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? **New Phytolol**. 143:143–54.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology** 70 (3), 536-538.
- Whitmore, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine, M. D. (Ed.) **The ecology of tropical forest seedlings**. Paris: UNESCO and Parthenon Publishing Group p 3-39.
- Wintermans, J.F.G.M.; DeMois, A. 1965. Spectrofotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. **Biochimica et Biophysica. Acta** 109 : 448-453.
- Witkowski, E.T.F.; Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia** 88 : 486-493.
- Zandavalli, R.B. 2006. **Importância da competição durante o estabelecimento e crescimento inicial da *Araucaria angustifolia***. Tese de Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, BR-RS.