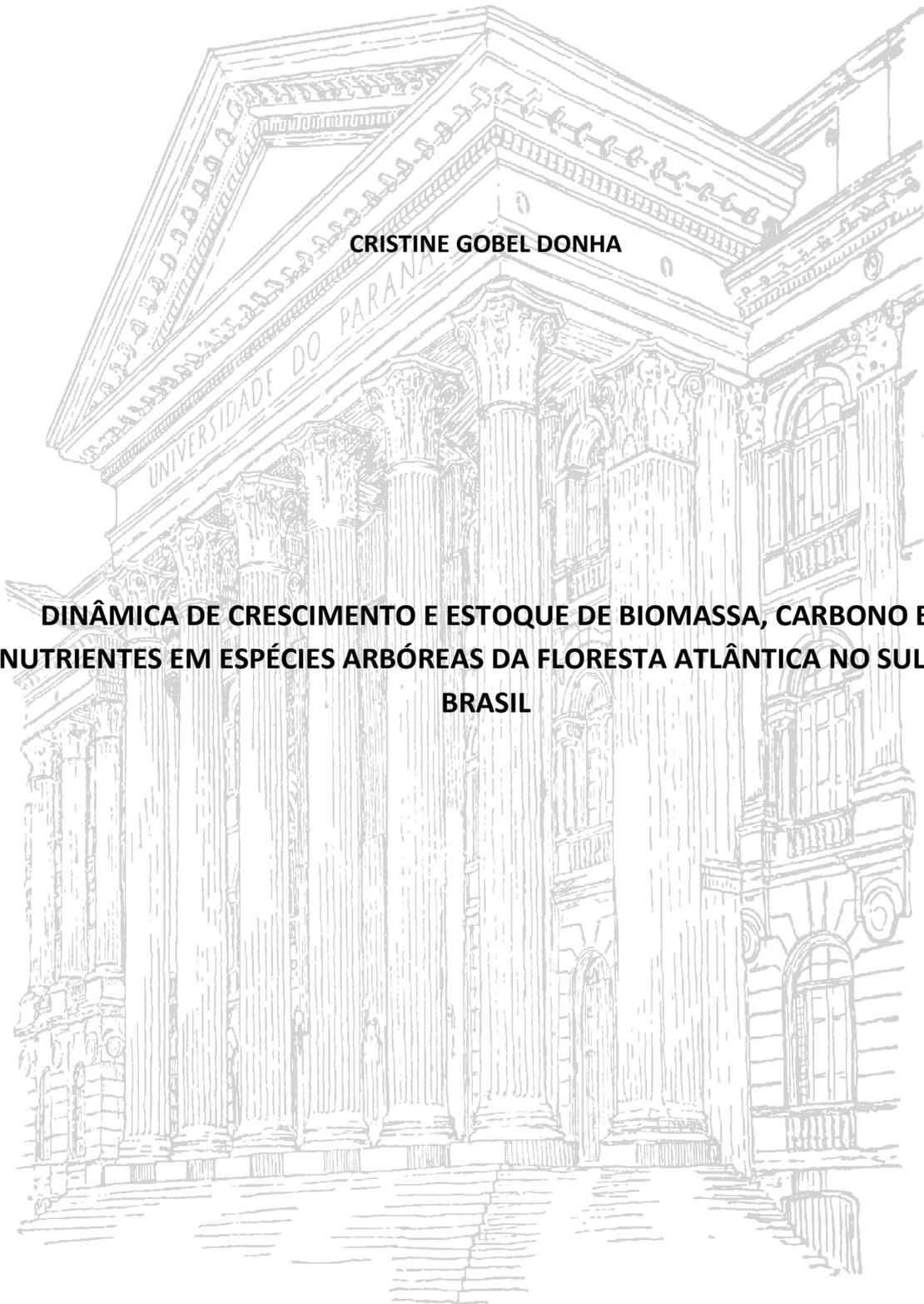


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

CRISTINE GOBEL DONHA

**DINÂMICA DE CRESCIMENTO E ESTOQUE DE BIOMASSA, CARBONO E
NUTRIENTES EM ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO
BRASIL**



**CURITIBA
2016**

CRISTINE GOBEL DONHA

**DINÂMICA DE CRESCIMENTO E ESTOQUE DE BIOMASSA, CARBONO E NUTRIENTES EM
ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL**

Tese apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Engenharia Florestal, no Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal, Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Renato Marques

Co-orientadores: Dr. Paulo Cesar Botosso e
Dra. Kelly Geronazzo Martins

CURITIBA
2016

Ficha catalográfica elaborada pela
Biblioteca de Ciências Florestais e da Madeira - UFPR

Donha, Cristine Gobel

Dinâmica de crescimento e estoque de biomassa, carbono e nutrientes em espécies arbóreas da floresta atlântica no sul do Brasil / Cristine Gobel Donha. – Curitiba, 2016.

205 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Renato Marques

Coorientadores: Dr. Paulo Cesar Botosso

Prof.^a Dr.^a Kelly Geronazzo Martins

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal. Defesa: Curitiba, 13/07/2016.

Área de concentração: Conservação da Natureza.

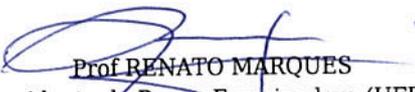
1. Árvores – Crescimento. 2. Árvores – Anéis de crescimento. 3. Biomassa. 4. Mata Atlântica. 5. Troncos (Botânica) – Medição. 6. Teses. I. Marques, Renato. II. Botosso, Paulo Cesar. III. Martins, Kelly Geronazzo. IV. Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias. V. Título.

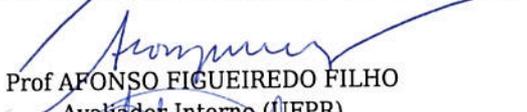
CDD – 634.9
CDU – 634.0.524

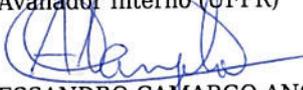
TERMO DE APROVAÇÃO

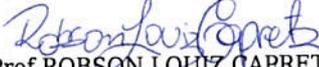
Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ENGENHARIA FLORESTAL da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Tese de Doutorado de **CRISTINE GOBEL DONHA**, intitulada: "**DINÂMICA DE CRESCIMENTO E ESTOQUE DE BIOMASSA, CARBONO E NUTRIENTES EM ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA NO SUL DO BRASIL**", após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO.

Curitiba, 13 de Julho de 2016.


Prof. RENATO MARQUES
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)


Prof. AFONSO FIGUEIREDO FILHO
Avaliador Interno (UFPR)


Prof. ALESSANDRO CAMARGO ANGELO
Avaliador Interno (UFPR)


Prof. ROBSON LOUIZ CAPRETZ
Avaliador Externo (FGB)


Prof. ROMAN CARLOS RIOS
Avaliador Externo (UFPR)



AGRADECIMENTOS

Com muita alegria e satisfação é saber que pude contar com o apoio de muitas pessoas e instituições para a realização deste trabalho! A todos vocês muito obrigada!

Em especial, ao meu orientador, professor Renato Marques, pela orientação, confiança e oportunidade de realizar este trabalho.

Ao pesquisador Paulo Cesar Botosso pelo aprendizado, apoio e co-orientação no “mundo” dos anéis de crescimento...

À professora, cunhada e amiga Kelly Geronazzo Martins pela valiosa co-orientação no “mundo” da estatística...

Ao professor Mario Tomazello Filho, ao Fidel Roig e toda sua equipe do Laboratório de Anatomia, Identificação e Densitometria de Raios X em Madeira ESALQ/USP: Maria, Aparecido, Ivanka, Matheus, Tassio, Alejandro, Angel, Claudio, Vinícius; pela generosidade, acolhimento e valiosos ensinamentos.

A todos os professores e funcionários da UFPR por contribuir com a minha formação, em especial aos técnicos do Departamento de Solos e Eng. Agrícola: Maria, Fabiane, Cleusa, Evelini, Josi, Aldair e Sr. Roberto; e aos professores. Pelo apoio e colaboração em todos os momentos que precisei.

A todos os funcionários da Reserva Natural Guaricica/SPVS, que foram fundamentais nos trabalhos de campo, em especial aos guardas-parque que compartilharam seus preciosos conhecimentos sobre a floresta: Jandir, Vandir, Toninho, Sr. Fernando. Ao João Pontes, Reginaldo e Dona Lourdes.

Ao pessoal da SPVS em Curitiba, Ricardo Britez e Fabiane (RH), por fornecer todo o suporte necessário; e pela oportunidade que me deram de trabalhar neste “pedaço do paraíso” chamado Floresta Atlântica.

À Embrapa Florestas, em especial Josileia Zanatta e Marcos Rachwal pelo incentivo e grande suporte laboratorial às análises de solo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte financeiro através de bolsa de estudo.

À Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza e Fundação Araucária pelo financiamento dessa pesquisa.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Biogeoquímica/UFPR pelas conversas e ajuda que recebi, em especial Bárbara, Fabiana, Francihele, Carolina, Elaine Vivian, Etienne, Jonas,

Hilbert, Cilmar, Thiago e Everaldo. E a todos os estagiários que estiveram comigo em algum momento dessa jornada: Jéssica, João, Felipe, André, Pamela, Camila e Mariana.

Aos membros da banca examinadora Dr. Afonso Figueiredo Filho, Dr. Alessandro Camargo Angel, Dr. Robson Louiz Capretz e Dr. Roman Carlos Rios pelas sugestões de melhoria do manuscrito.

A todos os meus familiares, que por muitas vezes se tornaram guardas-parque e auxiliares de coleta, por todo carinho e confiança depositados em mim. Em especial ao meu esposo Emerson e minha filha Gabriela, pelos momentos de descontração e carinho.

*“Quem come do fruto do conhecimento
é sempre expulso de algum paraíso”*

Melanie Klein (1882-1960)

RESUMO

Estudos sobre o crescimento arbóreo em diferentes estágios sucessionais e sua relação com o clima, contribuem substancialmente ao entendimento da dinâmica florestal e seus possíveis efeitos sobre a produtividade primária, podendo subsidiar ações de restauração, conservação e manejo; bem como prever cenários futuros em caso de alterações no clima. O presente trabalho teve como objetivo analisar aspectos do crescimento arbóreo, produção e acúmulo de biomassa, carbono e nutrientes de 11 espécies florestais representativas dos diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica no sul do Brasil, buscando uma melhor compreensão de suas relações com a estrutura da floresta, a sazonalidade climática e com os atributos do solo. Os dados de incremento em circunferência do tronco foram avaliados pelo monitoramento trimestral (2012) e mensal (2013-2014) de cintas dendrométricas permanentes individuais, previamente fixadas no fuste das árvores (489 indivíduos) a uma altura de 1,30 cm do solo (DAP). Foram coletadas amostras de lenho (método não destrutivo), para determinação da densidade aparente da madeira (raio X) e do teor de elementos químicos no lenho. O incremento médio em circunferência variou entre as espécies (12,6 a 77,5 mm nos três anos), e diminuiu do estágio inicial de sucessão florestal para a floresta madura; os estágios sucessionais e o tamanho (DAP) do indivíduo influenciaram na taxa de crescimento, de maneiras diferentes, entre as espécies. A produção de biomassa tendeu a aumentar do estágio inicial de sucessão florestal ($4,1 \text{ kg.ano}^{-1}\text{árvore}^{-1}$) ao avançado ($12,1 \text{ kg.ano}^{-1}\text{árvore}^{-1}$), e a diminuir do avançado à floresta madura ($7,7 \text{ kg.ano}^{-1}\text{árvore}^{-1}$); devido, principalmente, à alteração no conjunto das espécies representativas dos diferentes estágios sucessionais. Sete espécies apresentaram variação significativa na densidade aparente da madeira ao longo da seção radial (sentido medula-casca); com variação radial mais pronunciada em espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, com alta densidade da madeira e baixa taxa de crescimento. As espécies estudadas variaram quanto ao período e à intensidade de crescimento ao longo do ano; em geral, com um intenso crescimento no período mais quente e chuvoso do ano e dias mais longos do verão (dezembro-março). Das onze espécies estudadas, dez apresentaram correlação positiva do crescimento com temperatura, precipitação e comprimento do dia, indicando o possível efeito dessas variáveis climáticas como reguladoras da atividade cambial nestas espécies. A relação entre o crescimento arbóreo e os fatores ambientais variou entre as espécies, indicando que estas possuem diferentes sensibilidades à sazonalidade climática, à variação dos atributos físicos e químicos do solo e à estrutura da floresta. Espécies pioneiras, com alto valor de incremento e baixa densidade da madeira tiveram o seu crescimento radial explicado pela variável sazonalidade climática e pedológica (atributos químicos do solo); enquanto que espécies pioneiras, com crescimento lento e alta densidade da madeira tiveram seu incremento em circunferência do tronco explicado pelas variáveis sazonalidade climática e estrutura da floresta; em geral, com maior crescimento nas subparcelas com menor número de indivíduos e menor porte arbóreo. As espécies que crescem nas florestas maduras apresentaram forte influência da sazonalidade do clima, do teor de alumínio e da fertilidade do solo (P, K, Ca, Mg e Mn) sobre o crescimento arbóreo. Os teores médios dos nutrientes no lenho apresentaram a sequência decrescente, comumente encontrada no lenho de espécies arbóreas:

C>N>K>Ca>Mg>S>Mn>P>Al. O padrão mais comum, observado para os elementos no fuste, de todas as espécies, foi a diminuição da concentração com a idade (medula-câmbio); com exceção do carbono, que apresentou aumento da concentração em relação à idade, em todas as espécies e sítios analisados. Os elementos C, Mg, Mn, S e Al apresentaram variação do teor no lenho fortemente relacionado com a espécie; enquanto que N, Ca, P e K mostraram influência do sítio. Os dados gerados fornecem informações essenciais para a compreensão do ciclo bioquímico e global dos nutrientes (e.g.: quantidade estocada e tempo de permanência no compartimento vegetal), sendo uma abordagem inédita para estas espécies nativas, crescendo na Floresta Atlântica do Sul do Brasil.

Palavras-chave: Floresta Atlântica; estágios sucessionais; crescimento arbóreo; anéis de crescimento; biomassa; densidade da madeira; dendroquímica; interação solo-planta-clima

ABSTRACT

Studies of growth rates of trees in disturbed and non disturbed tropical forest and their relationship to climate can contribute substantially to the understanding of forest dynamics and its effects on net primary production; to support restoration, conservation and management programs, and to predict future scenarios in the event of climate changes. We aimed to analyze aspects of tree growth, production and accumulation of biomass, carbon and nutrients in 11 tropical trees species (489 individuals) naturally occurring in different successional stages of the Atlantic Forest in southern Brazil. We also aimed to analyze the relationship between these parameters and the forest structure, the seasonality and with soil attributes. We monitored the girth increment rhythm by permanent dendrometer bands for 36 months. We collected wood samples (non-destructive method), measured wood specific density and determined the wood content of carbon (C), macronutrients (N, P, K, Ca and Mg), manganese (Mn) and aluminum (Al). Species varied in their accumulated girth growth (in average, from 12.6 to 77.5 mm over three years), and annual diameter increment (1.3 to 8.2 mm), and decreased from early stage to mature forest. The age of forest and size of the individuals (DAP) influenced the growth rates in different ways. Biomass production increased from young forest (4.1 kg.year⁻¹.tree⁻¹) to advanced forest (12.1 kg.year⁻¹.tree⁻¹), and decreased to mature forest (7.7 kg.year⁻¹.tree⁻¹), due mainly to the change in the set of species. Seven species showed significant variation in the wood density along the radial section (pith-bark), with more pronounced radial variations in pioneer and/or early secondary species with high wood density and slow growing. Girth increment was positively related to temperature, precipitation, and day length in ten out of eleven trees species, indicating the possible effects of these climatic variables in triggering cambial activity in these species. The relationship between tree growth rates and environmental factors varied among species, indicating different sensitivities to seasonality, soil properties and forest structure. Fast-growing pioneer species, with low wood density, had their girth increment explained by seasonality and pedological (fertility) latent variables; whereas the slow-growing pioneer species, with high wood density, had the growth rates explained by seasonality and forest structure latent variables; in general, with higher growth in subplots with fewer individuals and smaller trees. The old forests species showed strong influence of seasonality, aluminum (Al) content and soil fertility (P, K, Ca, Mg and Mn) on girth increment. The average content of nutrients in the wood of the species studied showed decreasing sequence: C > N > K > Ca > Mg > S > Mn > P > Al; usually found in tree species. The Carbon content increased from the oldest (pith) to the younger rings (cambium) whereas the other elements have the opposite behaviour. The carbon, magnesium, manganese, sulfur and aluminum contents showed close variation associated with the species; while N, Ca, P and K showed a strong influence of the site. This work provide essential information for understanding the biochemical and global nutrient cycling (e.g.: amount immobilized and length of stay in the vegetable compartment), it is a novel approach to these indigenous species, growing in the Atlantic Forest from southern Brazil.

Keywords: Atlantic Forest; secondary succession; wood density; girth increment; biomass; dendrochemistry; interaction soil-plant-climate

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1.1 - Mapa de localização da Reserva Natural Guaricica (SPVS), na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, Antonina, Paraná, Brasil.....	16
Figura 1.2 - Diagrama climático de Antonina, Paraná, com médias mensais de temperatura (°C) e precipitação acumulada (mm) dos últimos 36 anos	17
Figura 1.3 - Variação anual do comprimento do dia em horas para o município de Antonina, Paraná, Brasil.....	18
Figura 1.4 - Precipitação acumulada anual (mm) dos últimos 36 anos.....	19
Figura 1.5 - Precipitação acumulada mensal (mm) no período de 2013 e 2014, médias mensais de precipitação e desvio padrão da série histórica (1978-2014), em Antonina, Paraná	19
Figura 1.6 - Temperatura média anual (°C) dos últimos 36 anos.....	20
Figura 1.7 - Temperatura média mensal (°C) no período de 2013 e 2014, médias de temperatura e desvio padrão da série histórica (1978-2014), em Antonina, Paraná.....	20
Figura 1.8 - Mapa de localização das parcelas amostrais na Reserva Natural Guaricica (RNG), na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, município de Antonina, Paraná, Brasil.....	23
Figura 1.9 - Características gerais de <i>Alchornea glandulosa</i>	31
Figura 1.10 - Características gerais de <i>Alchornea triplinervia</i>	32
Figura 1.11 - Características gerais de <i>Casearia obliqua</i>	33
Figura 1.12 - Características gerais de <i>Cupania oblongifolia</i>	34
Figura 1.13 - Aspectos das folhas e frutos de <i>Matayba guianensis</i>	34
Figura 1.14 - Características gerais de <i>Miconia cinnamomifolia</i>	35
Figura 1.15 - Características gerais de <i>Ocotea catharinensis</i>	36
Figura 1.16 - Características gerais de <i>Pera glabrata</i>	37
Figura 1.17 - Características gerais de <i>Sloanea guianensis</i>	37
Figura 1.18 - Características gerais de <i>Virola bicuhyba</i>	38
Figura 1.19 - Características gerais de <i>Vochysia bifalcata</i>	39
Figura 1.20 - Avaliação do incremento em circunferência do tronco de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, com o uso de cintas dendrométricas permanentes.....	40
Figura 1.21 - Extração de amostras do lenho (séries temporais), com auxílio de trado Pressler, de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, PR	43
Figura 1.22 - Preparação das amostras de lenho para leitura da densidade aparente, com a densitometria de raio-X, em aparelho QTRS-01X.....	44
Figura 1.23 - Digestão de amostras do lenho, em forno micro-ondas, para determinação dos macronutrientes e micronutrientes.....	46

CAPÍTULO 2

Figura 2. 1 - Crescimento acumulado em circunferência do tronco de 11 espécies arbóreas, num período de 36 meses, na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.	54
Figura 2. 2 - Crescimento médio acumulado em circunferência do tronco (\pm EP) por estágio sucessional e classe de DAP de <i>Alchornea triplinervia</i> , <i>Alchornea glandulosa</i> , <i>Casearia obliqua</i> e <i>Cupania oblongifolia</i> na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil.....	56
Figura 2. 3 - Crescimento médio acumulado em circunferência do tronco (\pm EP) por estágio sucessional e classe de DAP de <i>Matayba guianensis</i> , <i>Miconia cinnamomifolia</i> , <i>Ocotea catharinensis</i> , <i>Pera glabrata</i> e <i>Sloanea guianensis</i> na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil	57
Figura 2. 4 - Crescimento médio acumulado em circunferência do tronco (\pm EP) por estágio sucessional e classe de DAP de <i>Sloanea guianensis</i> , <i>Virola bicuhyba</i> e <i>Vochysia bifalcata</i> na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil	58
Figura 2. 5 - Variação da densidade aparente da madeira de dez espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no litoral norte do Paraná	59
Figura 2. 6 - Variação da densidade aparente da madeira em dez espécies arbóreas, com diferentes DAP (cm), em diferentes estágios sucessionais, na Floresta Atlântica, no Estado do Paraná.	60
Figura 2. 7 - Diferenças na média de inclinação (que expressa a variação radial da densidade aparente da madeira) entre espécies pioneiras de crescimento rápido, lento e espécies de floresta madura; e entre espécies com pap menor e maior que $0,7 \text{ g.cm}^{-3}$	64
Figura 2. 8 - Produção média acumulada de biomassa (\pm EP) por estágio sucessional e classe de DAP de <i>A. triplinervia</i> , <i>A. glandulosa</i> , <i>C. obliqua</i> e <i>C. oblongifolia</i> na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil.....	65
Figura 2. 9 - Produção média acumulada de biomassa (\pm EP) por estágio sucessional e classe de DAP de <i>M. guianensis</i> , <i>M. cinnamomifolia</i> , <i>O. catharinensis</i> , <i>P. glabrata</i> e <i>S. guianensis</i> na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil	66
Figura 2. 10 - Produção média acumulada de biomassa (\pm EP) por estágio sucessional e classe de DAP de <i>S. guianensis</i> , <i>V. bicuhyba</i> e <i>V. bifalcata</i> na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil	67

CAPÍTULO 3

Figura 3. 1 - Incremento médio corrente mensal em circunferência do tronco de oito espécies arbóreas, em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica/PR... 89	89
Figura 3. 2 - Incremento médio corrente mensal em circunferência do tronco de três espécies arbóreas, em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica/PR... 90	90
Figura 3. 3 - Valores médios de correlação de Spearman (crescimento radial do fuste x variáveis climáticas) entre espécies da Floresta Atlântica	93

Figura 3. 4 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Alchornea triplinervia</i> na Floresta Atlântica do sul do Brasil.....	95
Figura 3. 5 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Vochysia bifalcata</i> na Floresta Atlântica do sul do Brasil.....	97
Figura 3. 6 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 10-20 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Vochysia bifalcata</i> na Floresta Atlântica do sul do Brasil.....	98
Figura 3. 7 - Efeito das componentes principais do clima e da estrutura da floresta, sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Casearia obliqua</i> na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.....	99
Figura 3. 8 - Efeito das componentes principais do clima e da estrutura da floresta, sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Pera glabrata</i> na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.....	101
Figura 3. 9 - Efeito das componentes principais do solo a 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Cupania oblongifolia</i> na Floresta Atlântica, no sul do Brasil	103
Figura 3. 10 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Sloanea guianensis</i> na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.....	105
Figura 3. 11 - Efeito das componentes principais do clima (A) e da estrutura da floresta (B), sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Virola bicuhyba</i> na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.....	107
Figura 3. 12 - Efeito das componentes principais do clima (A), da estrutura da floresta (A), e do solo a 0-10 cm de profundidade (B), sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Ocotea catharinensis</i> na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.....	110
Figura 3. 13 - Efeito das componentes principais do solo a 10-20 cm de profundidade (A e B), e do clima (B), sobre o incremento em circunferência do tronco de <i>Ocotea catharinensis</i> na Floresta Atlântica, no sul do Brasil	111
Figura 3. 14 - Efeito das componentes principais do clima (A) e do solo a 10-20 cm de profundidade (A e B), sobre o incremento em circunferência do tronco de espécies arbóreas em Floresta Secundária Atlântica, com aproximadamente 25 anos após distúrbio, em Antonina, Paraná, Brasil	113
Figura 3. 15 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de espécies arbóreas em Floresta Secundária Atlântica, com aproximadamente 75-90 anos após distúrbio, em Antonina, Paraná, Brasil	115
Figura 3. 16 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de espécies arbóreas em Floresta Atlântica madura, no sul do Brasil.	116

Figura 3. 17 - Efeito das componentes principais do solo a 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) de profundidade, sobre o incremento em circunferência do tronco de espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, de rápido crescimento, da Floresta Secundária Atlântica, em Antonina, Paraná, Brasil	118
Figura 3. 18 - Efeito das componentes principais clima e estrutura da floresta, sobre o incremento em circunferência do tronco de espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, em geral de baixo crescimento radial, na Floresta Secundária Atlântica, em Antonina, Paraná, Brasil.....	120
Figura 3. 19 - Efeito da componente principal do clima sobre o incremento em circunferência do tronco de espécies típicas da Floresta Atlântica madura, no sul do Brasil.....	121

CAPÍTULO 4

Figura 4. 1 - Incremento diamétrico anual acumulado de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no sul do Brasil.....	135
Figura 4. 2 - Altura em relação a idade de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no sul do Brasil	135
Figura 4. 3 - Biomassa acima do solo (BAS) acumulada, produzida nos primeiros 20 anos de vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil	136
Figura 4. 4 - Biomassa acima do solo (BAS) acumulada, produzida ao longo da vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil	136
Figura 4. 5 - Biomassa acima do solo (BAS) corrente, produzida nos primeiros 20 anos de vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil.	136
Figura 4. 6 - Biomassa acima do solo (BAS) corrente, produzida ao longo da vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil.	137
Figura 4. 7 - Concentração média dos nutrientes (C, N, P, K) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, <i>Miconia cinnamomifolia</i> e <i>Casearia obliqua</i> , em florestas jovens (25-60 anos).....	142
Figura 4. 8 - Concentração média dos nutrientes (Ca, Mg, S, Mn, Al) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, em <i>Miconia cinnamomifolia</i> e <i>Casearia obliqua</i> , crescendo em florestas jovens (25-60 anos)	143
Figura 4. 9 - Concentração média dos nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, em <i>Virola bicuhyba</i> e <i>Casearia obliqua</i> , crescendo em floresta com 75-90 anos.....	144
Figura 4. 10 - Concentração média do alumínio na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, em <i>Virola bicuhyba</i> e <i>Casearia obliqua</i> , em florestas com 75-90 anos.	145

Figura 4. 11 - Concentração média dos nutrientes (C, N, P, K) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, em <i>Virola bicuhyba</i> e <i>Ocotea catharinensis</i> , em florestas maduras	145
Figura 4. 12 - Concentração média dos nutrientes (Ca, Mg, S, Mn, Al) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, em <i>Virola bicuhyba</i> e <i>Ocotea catharinensis</i> , em florestas maduras	146
Figura 4. 13 - Quantidade média de nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn) fixados pelas árvores, ao longo de sua vida	148
Figura 4. 14 - Quantidade média de alumínio fixado pelas árvores, ao longo de sua vida	149

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1.1 - Características das 12 parcelas permanentes de 1 ha, avaliadas na Reserva Natural Guaricica (RNG), na APA de Guaraqueçaba, Antonina/PR.	25
Tabela 1.2 - Características da vegetação, das 12 parcelas permanentes de 1 ha, avaliadas na Reserva Natural Guaricica (RNG), na APA de Guaraqueçaba, Antonina/PR.	26
Tabela 1.3 - Dados dendrométricos de 11 espécies arbóreas da Floresta Atlântica selecionadas para avaliação com cintas dendrométricas e coleta de lenho para densidade aparente das espécies, e seus respectivos desvios padrão.	41
Tabela 1.4 - Rampa de aquecimento do forno de micro-ondas para a digestão de madeira	45

CAPÍTULO 2

Tabela 2. 1 - Média da densidade aparente (ρ_{ap}) ponderada e da variação radial da ρ_{ap} no fuste de dez espécies florestais em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná, Brasil.	62
Tabela 2. 2 - Tamanho médio (altura e diâmetro a altura do peito), densidade aparente da madeira, incremento diamétrico médio e biomassa acima do solo, por árvore, de onze espécies da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná.	69
Tabela 2. 3 - Tamanho médio (altura e diâmetro a altura do peito), densidade aparente da madeira, incremento diamétrico médio e biomassa acima do solo, por árvore, das espécies representantes dos diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná.	70
Tabela 2. 4 - Incremento diamétrico médio (IDM) de árvores em Florestas Tropicais. 71	

CAPÍTULO 3

Tabela 3. 1 - Média dos atributos físicos e químicos do solo, na profundidade 0-10 cm, em um gradiente sucessional de Floresta Ombrófila Densa secundária, em Antonina/PR.	86
Tabela 3. 2 - Média dos atributos físicos e químicos do solo, na profundidade 10-20 cm, em um gradiente sucessional de F.O.D. secundária, em Antonina/PR.	87
Tabela 3. 3 - Coeficientes de correlação de Spearman entre o crescimento mensal em circunferência do tronco, de 11 espécies arbóreas em relação as variáveis climáticas.	91
Tabela 3. 4 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Alchornea triplinervia</i> com dados de solo na profundidade 0-10cm.	94

Tabela 3. 5 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Alchornea triplinervia</i> com dados de solo na profundidade 10-20 cm.	94
Tabela 3. 6 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Vochysia bifalcata</i> com dados de solo na profundidade 0-10cm.....	96
Tabela 3. 7 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Vochysia bifalcata</i> com dados de solos na profundidade 10-20 cm.	97
Tabela 3. 8 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Casearia obliqua</i>	99
Tabela 3. 9 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Pera glabrata</i>	100
Tabela 3. 10 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Cupania oblongifolia</i> com dados de solo na profundidade 0-10 cm.	102
Tabela 3. 11 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Cupania oblongifolia</i> com dados de solo na profundidade 10-20 cm.	102
Tabela 3. 12 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Sloanea guianensis</i> com dados de solo na profundidade 0-10 cm.	104
Tabela 3. 13 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Virola bicuhyba</i>	106
Tabela 3. 14 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>Ocotea catharinensis</i> com dados de solo na profundidade 0-10cm.	108
Tabela 3. 15 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para <i>O. catharinensis</i> com dados de solo na profundidade 10-20 cm.....	109
Tabela 3. 16 - Análise de regressão múltipla e ANOVA para Floresta com 25 anos, dados de solo na profundidade 10-20 cm.....	112
Tabela 3. 17 - Análise de regressão múltipla e ANOVA em Floresta Atlântica com 75-90 anos, dados de solo na profundidade 0-10 cm	114
Tabela 3. 18 - Análise de regressão múltipla e ANOVA em Floresta Atlântica com mais de 100-200 anos, para dados de solo na profundidade 0-10 cm.....	116
Tabela 3. 19 - Análise de regressão múltipla e ANOVA do Grupo Ecológico 1 (pioneiras e secundárias iniciais de rápido crescimento), com dados de solos na profundidade 0-10 cm.....	117
Tabela 3. 20 - Análise de regressão múltipla e ANOVA do Grupo Ecológico 1 (pioneiras e secundárias iniciais de rápido crescimento), com dados de solo na profundidade 10-20 cm.....	117
Tabela 3. 21 - Análise de regressão múltipla e ANOVA do Grupo Ecológico 2 (espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais com alta densidade da madeira, em geral com crescimento lento).....	119
Tabela 3. 22 - Análise de regressão múltipla e ANOVA do Grupo Ecológico 3 (espécies secundárias tardias ou climácicas)	120

CAPÍTULO 4

Tabela 4. 1 - Estatística das cronologias dos anéis de crescimento das espécies estudadas	133
---	-----

Tabela 4. 2 - Características das espécies estudadas na Floresta Atlântica, Antonina/PR, utilizadas para a dendroquímica.....	134
Tabela 4. 3 - Parâmetros para a equação de estimativa da altura pelo DAP.....	134
Tabela 4. 4 - Comparação entre os teores médios de macronutrientes, Mn e Al no lenho das árvores de quatro espécies comuns da Floresta Atlântica no sul do Brasil, em diferentes estágios sucessionais.....	139
Tabela 4. 5 - Coeficientes de correlação de Spearman entre os teores dos nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn, Al) nos anéis de crescimento do lenho e a idade do indivíduo, de quatro espécies arbóreas da Floresta Atlântica, Antonina, PR, Brasil.....	140
Tabela 4. 6 - Teores médios (g.kg ⁻¹) de nutrientes no lenho de algumas espécies florestais.....	150

SUMÁRIO

Agradecimentos.....	i
Resumo	iv
Abstract.....	vi
Lista de Figuras	viii
Lista de Tabelas.....	xiii
Sumário.....	xvi
1 Introdução geral	1
1.1 Objetivo geral.....	3
1.1.1 Objetivos específicos.....	3
1.2 Revisão bibliográfica	4
1.2.1 Floresta Atlântica	4
1.2.2 Sucessão secundária em Florestas Tropicais	6
1.2.3 Crescimento arbóreo em Florestas Tropicais	8
1.2.3.1 Densidade da madeira: preditora de biomassa	9
1.2.3.2 Clima	11
1.2.3.3 Solo	13
1.2.4 Ciclagem de Nutrientes em Ecossistemas Tropicais	14
1.3 Material e Métodos	15
1.3.1 Área de estudo	15
1.3.1.1 Clima	17
1.3.1.2 Histórico de uso da terra e caracterização da vegetação	21
1.3.1.3 Parcelas amostrais.....	22
1.3.1.3.1 Vegetação	24
1.3.1.3.2 Caracterização do solo.....	27
1.3.1.3.2.1 Atributos físicos e químicos do solo.....	28
1.3.2 Seleção das espécies	30
1.3.3 Monitoramento do incremento em circunferência do tronco por meio de cintas dendrométricas.....	39
1.3.4 Coleta das amostras de lenho para análise dendrocronológica, densitometria de raio X e dendroquímica	42

1.3.5	Análise dendrocronológica.....	43
1.3.6	Análise de densitometria de raio X	44
1.3.7	Análise química do lenho (dendroquímica)	45
2	Dinâmica de crescimento e produção de biomassa de espécies arbóreas em formações secundárias da Floresta Atlântica em diferentes estágios sucessionais ...	47
2.1	Resumo	47
2.2	Introdução.....	48
2.3	Metodologia.....	50
2.3.1	Medida de massa específica aparente da madeira (densidade aparente da madeira - pap)	50
2.3.1.1	Densidade aparente (pap) ponderada	50
2.3.1.2	Variação radial da pap do tronco	50
2.3.2	Cálculo de biomassa	51
2.3.3	Análises estatísticas.....	51
2.4	Resultados.....	53
2.4.1	Crescimento acumulado em circunferência do tronco entre as espécies.....	53
2.4.2	Crescimento acumulado em circunferência do tronco das espécies entre os estágios sucessionais da floresta	55
2.4.3	Variação inter e intraespecífica da densidade aparente (pap) da madeira nos estágios sucessionais da floresta	59
2.4.4	Variação radial da densidade entre grupos ecológicos	63
2.4.5	Produção de biomassa das espécies nos diferentes estágios sucessionais da floresta	64
2.5	Discussão.....	71
2.6	Conclusões	79
3	Periodicidade e influência de fatores ambientais no crescimento de espécies arbóreas da Floresta Atlântica	80
3.1	Resumo	80
3.2	Introdução.....	81
3.3	Metodologia.....	83
3.3.1	Análises estatísticas.....	83
3.4	Resultados.....	88
3.4.1	Ritmo e periodicidade de crescimento	88
3.4.2	Variáveis meteorológicas e crescimento	90

3.4.3 Influência de fatores ambientais sobre o crescimento em circunferência do tronco em espécies arbóreas da Floresta Atlântica.....	93
3.4.4 Influência de fatores ambientais sobre o crescimento em circunferência do tronco de árvores em florestas com diferentes idades de regeneração.....	112
3.4.5 Influência de fatores ambientais sobre o crescimento em circunferência do tronco em grupos ecológicos de espécies arbóreas da Floresta Atlântica.....	117
3.5 Discussão.....	121
3.6 Conclusões	129
4 Incorporação de carbono e nutrientes no lenho de espécies arbóreas da Floresta Atlântica	131
4.1 Resumo	131
4.2 Introdução.....	132
4.3 Metodologia.....	133
4.3.1 Estimativa da altura pela idade.....	134
4.3.2 Estimativa da produção anual de biomassa.....	135
4.3.3 Estimativa da fixação anual de nutrientes essenciais às árvores	137
4.3.4 Análises estatísticas.....	137
4.4 Resultados.....	138
4.4.1. Teores médios de nutrientes no lenho de espécies arbóreas em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica	138
4.4.2 Variação radial de nutrientes no lenho de espécies arbóreas em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica	139
4.4.3 Estoques de nutrientes no lenho de espécies arbóreas em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica.....	146
4.5 Discussão.....	149
4.6 Conclusões	155
Referências bibliográficas	157
Apêndices	168

1 INTRODUÇÃO

O desmatamento das florestas tropicais é um dos principais fatores de perda da biodiversidade e declínio de importantes serviços ecossistêmicos (MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). As florestas exercem diversas funções como reservatórios e fontes de elementos minerais aos ciclos biogeoquímicos (FELDPAUSCH *et al.*, 2004), conservação do solo e proteção contra erosão (BROWN e LUGO, 1990; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001), manutenção do ciclo hidrológico, habitat para espécies de plantas e animais altamente adaptados; conservando material genético (STEHMANN *et al.*, 2009), além de fornecer madeira e alimentos a populações locais (FERRETI e BRITZ, 2006; SCHONGART, 2008).

A degradação da Floresta Atlântica é resultado dos processos desordenados de colonização, intensa exploração de recursos naturais e crescimento populacional. Aproximadamente 70% da população brasileira vive na costa Atlântica, onde se concentra algumas das maiores cidades brasileiras, fazendo com que a floresta remanescente se apresente de maneira altamente fragmentada, com cerca de 80% de seus remanescentes menores que 50 ha (METZGER, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2009).

Atualmente, o maior remanescente contínuo de Floresta Atlântica encontra-se na região do Lagamar, que se estende do litoral sul de São Paulo ao litoral sul do Paraná, contando com uma área aproximada de 1,6 milhões de ha (10% do total remanescente) em bom estado de conservação, mas com apenas 25,2% destes protegidos por lei (IPARDES, 2007; METZGER, 2009; RIBEIRO *et al.*, 2009).

Hoje, a Floresta Atlântica, como as demais florestas neotropicais (da América Central e Amazônica) é constituída principalmente por florestas secundárias em diferentes estágios de sucessão, principalmente oriundas de áreas de agricultura e pastagem que foram posteriormente abandonadas, e deram início à regeneração natural (BROWN e LUGO 1990; KAUANO *et al.*, 2012; NASCIMENTO *et al.*, 2014).

Áreas que ainda apresentam um grau elevado de conservação são referências para pesquisas sobre biodiversidade e seus processos funcionais, como dinâmica de crescimento e perturbações dos ecossistemas florestais.

Durante o desenvolvimento sucessional da floresta, características estruturais e funcionais como área basal, volume, densidade arbórea, tamanho do dossel e composição florística mudam com a idade da floresta; e a velocidade e direção que a sucessão seguirá dependerá da interação de diversos fatores como o clima, em macro escala (CLINEBELL II *et al.*, 1994; TOLEDO *et al.*, 2011), o tipo do solo, em meso e micro escala (BROWN e LUGO, 1990; CLARK *et al.*, 1998; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001; CARDOSO *et al.*, 2012; MARTINS *et al.*, 2015); e também da distância da fonte de propágulos, bancos de sementes, tipo e grau de perturbação (UHL *et al.*, 1988; BROWN e LUGO, 1990; AIDE *et al.*, 2000; BAIDER *et al.*, 2001; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001), entre outros.

A compreensão dessa dinâmica biológica e a determinação dos fatores ambientais envolvidos no desenvolvimento da floresta, ao longo de uma cronosequência, são informações importantes e essenciais ao entendimento do funcionamento da floresta como um todo (e.g.: produção primária, ciclagem de nutrientes, reprodução, etc).

Muitos trabalhos que abordam produtividade e estoque de biomassa ao longo do desenvolvimento da floresta tropical (num gradiente de idade), trabalham com comunidades de plantas (talhões), não se preocupando em compreender as diferenças entre espécies ou entre grupos ecológicos (FINEGAN *et al.*, 1999; SILVA *et al.*, 2002; SHIMAMOTO *et al.*, 2014). No entanto, pesquisadores têm mostrado que uma fração muito pequena de espécies pode influenciar consideravelmente nas funções vitais de estoque de carbono e produtividade da floresta (FAUSET *et al.*, 2015). Esses autores relatam que apenas 1% das espécies de árvores da Amazônia são responsáveis por 50% do armazenamento de carbono e produtividade primária (a “hiperdominância”); e reforçam a necessidade do conhecimento da biologia das espécies dominantes e sua sensibilidade potencial em relação ao clima e perturbações antropogênicas. Porém, ressaltam que os níveis elevados de diversidade também são muito importantes para o funcionamento do ecossistema; pois sob condições ambientais adversas futuras, muito provavelmente um conjunto diferente de espécies pode vir a dominar (FAUSET *et al.*, 2012). Dessa maneira, a biodiversidade pode agir como uma “reserva (um seguro)”, garantindo e fortalecendo a capacidade de resiliência e/ou de adaptação da floresta às mudanças ambientais futuras.

O presente trabalho versa sobre aspectos do crescimento arbóreo, produção e acúmulo de biomassa, carbono e nutrientes de algumas espécies florestais representativas

dos diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica no Sul do Brasil, buscando uma melhor compreensão de suas relações com a estrutura da floresta, com a sazonalidade climática e com os atributos do solo.

Este documento está dividido em quatro capítulos, sendo o primeiro composto por uma Introdução Geral que inclui uma Revisão Bibliográfica, os Objetivos deste trabalho e também o item Material e Métodos com descrição do material e da metodologia geral utilizada em comum aos três capítulos seguintes.

No segundo capítulo são abordados aspectos do crescimento, variação da densidade da madeira inter e intraespecífica e produção de biomassa ao longo de seis estágios sucessionais da floresta, considerando, na análise, as diferentes amplitudes diamétricas.

No terceiro capítulo, analisa-se a relação do crescimento das espécies com as variações de temperatura, precipitação e comprimento do dia ao longo do ano. Em seguida, busca-se determinar quais os fatores ambientais (sazonalidade climática, atributos do solo e estrutura da floresta) possuem maior efeito sobre o crescimento dessas espécies, avaliadas individualmente, por estágio sucessional e em grupos ecológicos.

E no quarto capítulo são abordados aspectos quanto à química do lenho e à dinâmica de incorporação de bioelementos ao longo da vida de quatro espécies florestais, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica do Sul do Brasil.

1.1 OBJETIVO GERAL

O presente estudo teve por objetivo avaliar o crescimento, a produção de biomassa e a incorporação de carbono e nutrientes em espécies arbóreas de formações secundárias da Floresta Atlântica, em processo de sucessão ecológica, no litoral norte do Paraná.

1.1.1 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Avaliar o crescimento radial acumulado do fuste e estimar a produção de biomassa em espécies arbóreas representativas da Floresta Atlântica, nos diferentes estágios sucessionais,

considerando-se as diferentes classes diamétricas como caractere de expressão do grau de maturidade do indivíduo;

- Avaliar a variação inter e intraespecífica da densidade da madeira em relação aos estágios sucessionais da floresta, e ao longo da vida do indivíduo, como importante preditor na estimativa da biomassa arbórea;
- Correlacionar os dados de crescimento radial do fuste com os valores mensais de precipitação e temperaturas (média, máxima e mínima) do ano corrente ao crescimento e da série histórica; e com o comprimento do dia no período estudado;
- Determinar qual ou quais fatores ambientais (e.g: sazonalidade climática, atributos edáficos e valores de estrutura do sítio) exercem efeito significativo sobre o crescimento radial das árvores monitoradas;
- Determinar os teores e os estoques de bioelementos (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn e Al) incorporados no lenho, ao longo da vida, de quatro espécies arbóreas, em diferentes estágios sucessionais na Floresta Atlântica.

1.2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.2.1 Floresta Atlântica

O Domínio Atlântico, que engloba Florestas Ombrófila Densa, Ombrófila Mista, Estacional Semidecidual, Estacional Decidual, Formações Campestres, Afloramentos de Rocha, Restinga e Manguezais (IBGE, 2012), cobria aproximadamente 150 milhões de hectares da região costeira brasileira (92%) e interior (8%). Abrangia 17 Estados brasileiros, fazendo fronteira com os Pampas ao sul, com o Chaco Boliviano e Pantanal a oeste e sudoeste, com o Cerrado a oeste e com a Caatinga a Noroeste. Hoje possui menos de 16% de sua formação original (RIBEIRO *et al.*, 2009), sendo ainda reconhecida como uma das áreas com maiores taxas de biodiversidade no mundo, com alto grau de endemismo, porém sob fortes pressões e ameaçada por altas taxas de degradação, colocando-a no topo do rol das 25 áreas com

relevante interesse para a conservação no mundo (*hotspots*) (MITTERMEIER *et al.*, 1998; MYERS *et al.*, 2000).

A elevada biodiversidade dessa formação é resultado da ampla diversificação ambiental, derivada principalmente da grande variação geográfica ao longo da sua área de ocorrência, que inclui amplas latitudes (5°N a 33°S), longitudes (35°W a 52°W) e altitudes (0 a 2890m), proporcionando um gradiente climático em precipitação média anual (de 800 a 3600 mm) e temperaturas médias anuais (de 15° a 25°C de média), que influenciam na distribuição das espécies e comunidades biológicas (STEHMANN *et al.*, 2009; MARQUES *et al.*, 2011).

A Floresta Atlântica possui dois centros principais de endemismo, um ao norte onde possui afinidade com a Floresta Amazônica e outro ao sul/sudeste, onde encontram-se elementos característicos de clima temperado (andinos e austral-antárticos) (STEHMANN *et al.*, 2009). Ao todo, possuem em torno de 15.782 espécies vegetais, 5% da flora mundial estimada em 300.000 espécies de plantas (JUDD *et al.*, 2009), com 14.552 espécies de plantas vasculares, sendo 6.933 (48%) destas exclusivas desse bioma (STEHMANN *et al.*, 2009).

No litoral paranaense, onde se encontra o maior remanescente contínuo de Floresta Atlântica (RIBEIRO *et al.*, 2009) no Brasil, a principal tipologia florestal é a *Floresta Ombrófila Densa* (LEITE, 1994), caracterizada por apresentar altas taxas de precipitação, bem distribuídas durante o ano (80mm a 350mm, médias do mês de agosto e janeiro, respectivamente, para o litoral paranaense) (VANHONI e MENDONÇA, 2008), florestas densas, relativamente próximas ao mar e alta diversidade biológica, abrigando mais da metade da riqueza de espécies de plantas vasculares (60%) e a maioria das espécies endêmicas (80%) da Floresta Atlântica (LEITE, 1994; STEHMANN *et al.*, 2009).

No litoral norte do Estado do Paraná a estrutura da paisagem apresenta-se na forma de mosaico, composta por áreas de floresta madura, florestas secundárias em diferentes idades de regeneração e áreas com cultivo agrícola e/ou pastagem, que uma vez abandonadas dão início ao processo de sucessão secundária (FERRETI e BRITZ, 2006; LIEBSCH *et al.*, 2007; BORG, 2010; KAUANO *et al.*, 2012; MARTINS, 2012; CAPRETZ *et al.*, dados não publicados). As áreas montanas e submontanas (mais inclinadas) são menos fragmentadas e mais preservadas que a planície, por ter mais difícil acesso e menor aptidão para atividades agrícolas (KAUANO *et al.*, 2012).

1.2.2 Sucessão Secundária em Florestas Tropicais

A sucessão vegetal representa o processo de substituição de espécies ao longo do tempo, onde atributos dos ecossistemas maduros vão sendo restaurados ao longo da sucessão, incluindo diversidade de espécies e complexidade estrutural (aumento da diversidade funcional) (ODUM, 1969). Na sucessão secundária florestal, esse processo inicia-se logo após a perturbação de um ambiente ocupado anteriormente por uma comunidade florestal, resultante de distúrbios naturais como deslizamentos de terra, fogo natural, furacões; ou do impacto humano como corte e/ou queima para exploração florestal, agricultura, pastagem ou assentamento (BROWN e LOGO, 1990; FINEGAN, 1996; HUGHES *et al.*, 1999; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2000; FELDPAUSCH *et al.*, 2004).

Dessa maneira, a mudança na composição funcional dos atributos, relacionada fortemente à substituição de espécies, segue uma trajetória mais determinista e previsível com uma convergência para uma floresta madura ao longo do tempo (NASCIMENTO *et al.*, 2014). Entretanto, devemos entender a dinâmica sucessional como um processo cíclico, em constante reconstrução da floresta.

Durante a sucessão florestal, mudanças como o aumento da riqueza de espécies, diminuição da densidade de árvores e alterações na estrutura do dossel são observadas, e vão refletir na (e/ou são o reflexo da) mudança da composição florística (substituição de espécies e, conseqüentemente, de atributos funcionais) (FINEGAN, 1996). Normalmente, a densidade da madeira da comunidade arbórea aumenta ao longo da cronossequência, levando ao aumento do acúmulo de biomassa lenhosa acima do solo (BROWN e LOGO, 1990; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2000). Observam-se mudanças significativas nas taxas de incremento radial e densidade da madeira entre os estágios sucessionais; na Amazônia Central, o incremento diamétrico médio de 13,5 mm.ano⁻¹ e a densidade média da madeira de 0,33 g.cm⁻³, observados nos estágios iniciais de sucessão, passam para 1,9 mm.ano⁻¹ e 0,70 g.cm⁻³ na floresta madura. A biomassa acumulada é maior nas áreas avançadas por conta do aumento da densidade da madeira, porém a produção anual de biomassa diminui com a idade (SCHONGART *et al.*, 2000).

De maneira geral, na sucessão, os processos que ocorrem na vegetação envolvem uma rápida mudança estrutural; a floresta tropical alcança a similaridade em estrutura e

diversidade de uma floresta madura entre 40 a 60 anos, ou menos (BROWN e LUGO, 1990; FINEGAN, 1996; TABARELLI e MANTOVANI, 1999; AIDE *et al.*, 2000; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001), mas a composição florística pode levar centenas a milhares de anos para alcançar as condições da floresta original (AIDE *et al.*, 2000; LIEBSCH *et al.*, 2008). Desta maneira, o ecossistema parece recuperar funções ecológicas muito antes de recuperar a similaridade florística das condições prévias ao distúrbio (GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001). As diferenças que ocorrem mais tarde, mais lentamente, são em relação à qualidade da estrutura da floresta, como densidade e química da madeira, e muitas dessas mudanças qualitativas são acompanhadas de mudanças na composição das espécies (BROWN e LUGO, 1990).

Nos estágios iniciais da sucessão os fatores que governam a colonização (como condição do substrato para a germinação, tempo de chegada e de germinação da semente, tipo de dispersão de sementes, banco de sementes e rebrotas) são mais importantes (GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001); observa-se uma alta densidade de fustes, baixa área basal e volume de madeira, baixa altura do dossel, com pouca ou nenhuma estratificação – em que todas as árvores têm praticamente a mesma altura; e alta variabilidade de síndromes de dispersão nessa fase (BROWN e LUGO, 1990; FINEGAN, 1996; TABARELLI e MANTOVANI, 1999; AIDE *et al.*, 2000; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001; LIEBISCH *et al.*, 2008; BORGIO, 2010; MARTINS, 2012). Em seguida, o fechamento do dossel da floresta altera as condições de luminosidade, temperatura e umidade (microclima), e são decorrentes das mudanças na área basal e altura da comunidade arbórea ao longo da sucessão florestal (SCHONGART *et al.*, 2000; OTTERMANN *et al.*, 2011). A ciclagem de nutrientes e a produtividade aumentam, até a biomassa e área basal estabilizarem; inicia-se a formação de clareiras, anunciando a troca da composição florística, com a saída de espécies pioneiras de crescimento rápido, baixa densidade da madeira e curto período de vida, e recrutamento de espécies também pioneiras, de crescimento moderado e mais longevas, mas ainda heliófitas, árvores muito grandes que elevam o valor da biomassa acima do solo. Com o tempo, ocorre a troca gradativa de espécies por aquelas tolerantes à sombra, de vida longa e com alta densidade da madeira (BROWN e LUGO, 1990; FINEGAN, 1996; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001).

1.2.3 Crescimento arbóreo em Florestas Tropicais

As florestas são consideradas grandes reservatórios e fontes de carbono e nutrientes. Pouco mais de um quarto de todo carbono mundial (1459 Pg) está estocado na vegetação, e mais da metade deste (57%) encontra-se armazenado na vegetação dos biomas tropicais (LAL, 2005).

Nas florestas tropicais, 80-90% da biomassa total corresponde à biomassa acima do solo (BAS), enquanto que o restante é referente às raízes e à serapilheira acumulada (SALDARRIAGA *et al.*, 1988; CALDEIRA, 2003; BORGIO, 2010). Dessa biomassa acima do solo, 95% corresponde ao material lenhoso (fuste+galhos) (SALDARRIAGA *et al.*, 1988; CALDEIRA, 2003; BORGIO, 2010). Assim, a biomassa vegetal em florestas tropicais é uma propriedade importante e essencial para o conhecimento da dinâmica do ciclo global do carbono e nutrientes (BROWN e LUGO, 1990; CHAVE *et al.*, 2001; LAL, 2005; ALVES *et al.*, 2010), pois é o resultado do balanço de massa entre a taxa de ganho, devido à produtividade primária, e de perdas decorrente da respiração e da mortalidade (MALHI *et al.*, 2004; ALVES *et al.*, 2010).

A produtividade primária de uma floresta pode ser determinada através da produção de madeira (crescimento arbóreo) somada à produção de serapilheira (MALHI *et al.*, 2004; CLEVELAND *et al.*, 2011) e apresenta relação com o clima, topografia, fertilidade do solo, disponibilidade de água, densidade da madeira, composição florística, distúrbios ambientais (e.g.: naturais e/ou antropogênicos), entre outros (HUGHES *et al.*, 1999; BAKER *et al.*, 2003; MALHI *et al.*, 2004; HENRY *et al.*, 2010; CLEVELAND *et al.*, 2011).

A determinação da biomassa e sua dinâmica de produção, ao longo das fases serais da floresta, fornecem informações importantes sobre a sua funcionalidade, produtividade primária, ciclagem dos nutrientes, ciclo global do carbono (GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001); pois, enquanto os tecidos vegetais crescem, eles incorporam carbono e nutrientes em sua biomassa e, assim que esses tecidos morrem, parte desses bioelementos retornam ao solo. O entendimento dessas relações fornece informações essenciais para o desenvolvimento de ações voltadas à conservação, manejo e restauração florestal.

1.2.3.1 Densidade da madeira: preditora de biomassa

A densidade da madeira pode desempenhar um papel importante na determinação da taxa de crescimento. Em geral, altas taxas de crescimento e mortalidade de árvores tropicais estão associadas com baixas densidades da madeira (SCHONGART *et al.*, 2000; MULLER-LANDAU, 2004); e baixas taxas de crescimento estão associadas com alta densidade da madeira (SCHONGART *et al.*, 2000; SHIMAMOTO *et al.*, 2016).

A densidade da madeira é determinada pela quantidade de massa específica de madeira (g) em um determinado volume (cm³), sendo considerada o segundo preditor mais importante para estimar a biomassa acima do solo (CHAVE *et al.*, 2005).

Espécies diferentes produzem e alocam diferentes quantidades de madeira em seu tronco. Geralmente, espécies de crescimento rápido produzem menos madeira e mais espaços intercelulares, enquanto que espécies de vida longa e crescimento lento produzem fustes com mais madeira e menos espaços, resultando em maior rigidez e longevidade (WILLIAMSON e WIEMANN, 2010b; SHIMAMOTO *et al.*, 2014).

Mudanças funcionais, incluindo a densidade da madeira, ocorrem durante a sucessão por conta de mudanças na estrutura e composição florística da comunidade vegetal ao longo da sucessão florestal (SALDARRIAGA, 1988; BROWN e LUGO, 1990; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001; NAVARRO *et al.*, 2013; PLOURDE *et al.*, 2015). Considerando a floresta no âmbito da fase seral, a densidade da madeira aumenta do estágio inicial para o médio e avançado (SALDARRIAGA, 1988; BROWN e LUGO, 1990; SCHONGART *et al.*, 2000; PLOURDE *et al.*, 2015). Normalmente, observa-se uma relação inversa da densidade da madeira com o crescimento radial, produtividade e mortalidade arbórea (MULLER-LANDAU, 2004; MALHI *et al.*, 2004). Árvores de baixa densidade investem mais em altas taxas de crescimento (em DAP e altura) e, conseqüentemente, menor longevidade; e menos na produção de uma estrutura do fuste que a protegeria contra injúrias por patógenos, herbivoria e/ou fatores físicos (HENRY *et al.*, 2010; SHIMAMOTO *et al.*, 2014; PLOURDE *et al.*, 2015).

Em muitas espécies tropicais secundárias e pioneiras observa-se também uma variação radial da densidade da madeira do fuste (WILLIAMSON e WIEMANN, 1989, 2010a, 2012; PLOURDE *et al.*, 2015). Com o desenvolvimento da floresta jovem, indivíduos de muitas

espécies arbóreas mudam gradualmente para produzir madeira mais densa, o que se observa pelo aumento radial na densidade da madeira no sentido medula-casca (WILLIAMSON e WIEMANN, 1989, 2010b; PLOURDE *et al.*, 2015). Segundo estes autores, espécies que apresentam essa dinâmica possuem mais vantagens e maiores chances de permanência na floresta durante a sucessão; investindo mais no crescimento em altura quando jovens (no início do crescimento), e no aumento da resistência às injúrias físicas e biológicas enquanto crescem durante os estágios mais avançados de sucessão.

Em espécies tropicais pioneiras e secundárias, a densidade pode aumentar até 4 vezes da região da medula à casca (WILLIAMSON *et al.*, 2012), enquanto espécies da floresta madura aumentam pouco ou até diminuem sua densidade radial, devido, provavelmente, à deposição de compostos secundários no cerne (WILLIAMSON e WIEMANN, 2010b).

A variação na densidade da madeira e suas tendências radiais refletem estratégias de crescimento e condições biomecânicas. Essas diferenças conferem propriedades mecânicas, eficiência no transporte de água, segurança ao arqueamento, taxas fotossintéticas e trocas de CO₂, resistência aos patógenos e à herbivoria (HENRY *et al.*, 2010).

Espécies diferentes vão apresentar comportamentos diferentes de variação radial na densidade do tronco, que refletirá na densidade ponderada média para aquela espécie, podendo ser também distinta entre os estágios sucessionais. Por sua vez, todas essas variações refletirão em diferentes taxas de produtividade primária (e.g.: biomassa, incorporação de carbono e nutrientes) nos diferentes estágios sucessionais, levando a direções e tempos distintos de recomposição de uma área alterada (HENRY *et al.*, 2010).

Contudo, o conhecimento de variações na densidade específica da madeira com a idade, tanto das espécies como das florestas, são importantes e devem ser consideradas nas estimativas de produtividade e estoque de biomassa, carbono e nutrientes, visto que a produtividade primária varia entre as espécies e entre indivíduos da mesma espécie; e é resultado da interação entre fatores endógenos (genéticos, idade do indivíduo) e ambientais (clima, solo, herbivoria, estrutura da floresta, etc.) (NAVARRO *et al.*, 2013; PLOURDES *et al.*, 2015).

1.2.3.2 Clima

O crescimento das árvores é determinado pela atividade do câmbio durante um período específico do ano, geralmente induzido por uma sazonalidade, alternando condições favoráveis e desfavoráveis ao crescimento (WORBES, 1995). Representando respostas fisiológicas das árvores às mudanças sazonais das condições ambientais (RAVEN *et al.*, 2006).

A atividade cambial e o crescimento do tronco são fortemente afetados pela temperatura, fotoperíodo e precipitação (BOTOSSO e TOMAZELLO-FILHO, 2001; CALLADO *et al.*, 2001a; WORBES, 2002; OLIVEIRA *et al.*, 2004). Essas variáveis meteorológicas, por interferirem nos recursos limitantes como água, luz e nutrientes, afetam o metabolismo endógeno e o crescimento das plantas (WORBES, 1999).

Em regiões temperadas, as baixas temperaturas, as altas altitudes e as variações no fotoperíodo podem gerar condições de estresse, afetando o crescimento (WORBES, 1995; FRITZ, 1968). Ao passo que nos trópicos, onde a temperatura é praticamente constante, os fatores que limitam e estimulam o crescimento estão principalmente relacionados com a precipitação (curtos períodos de seca ou longos períodos de inundação) (WORBES, 2002). Nas florestas de Terra Firme da Amazônia Central, o maior crescimento ocorre no período de maior pluviosidade, e o menor crescimento nos períodos de baixa precipitação (BOTOSSO e VETTER, 1991). Já, nas florestas das planícies de inundação da Amazônia, as árvores normalmente crescem no período de seca e cessam e/ou reduzem o crescimento no período de inundação (WORBES, 1995; SCHONGART, 2000), pois o longo período de inundação leva as raízes a uma condição anóxica, gerando a redução da atividade radicular, déficit hídrico na copa e, conseqüentemente a dormência cambial e a cessação do crescimento (WORBES, 1995).

Nas florestas tropicais, a disponibilidade hídrica no solo tem sido considerada o principal fator ambiental que controla o crescimento arbóreo em florestas sazonais, com precipitações médias anuais entre 1000 e 2000 mm, ou mesmo em florestas com precipitação anual próxima a 4000 mm, mas que apresentam um período de estiagem (3-4 meses). Enquanto a disponibilidade de luz, ou radiação fotossinteticamente ativa, tem uma função mais significativa em florestas com umidade elevada (ombrófilas) e baixa sazonalidade (BAKER *et al.*, 2003; WAGNER *et al.*, 2016).

Para as árvores em regiões tropicais e subtropicais, os períodos de seca e de inundações têm sido considerados como principais desencadeadores de regulação da atividade cambial responsável pela retomada do crescimento do tronco (WORBES, 1995; DA FONSECA JR *et al.*, 2009; BAKER *et al.*, 2003; WORBES *et al.*, 2003; LISI *et al.*, 2008; BALLANTYNE *et al.*, 2011; CALLADO *et al.*, 2001a). Apesar da precipitação ser sugerida como forte limitante da atividade cambial e, conseqüentemente do crescimento do tronco (WORBES 1999, 2002), a temperatura e o comprimento do dia, considerados importantes fatores climáticos de supressão do crescimento em climas temperados (WORBES, 1995; FRITTS, 1976), também podem afetar o crescimento do tronco nos trópicos e subtropicais (OLIVEIRA *et al.*, 2004; SHIMAMOTO *et al.*, 2016).

Em uma abordagem espacial, analisando dados de 113 locais com florestas tropicais ao longo do globo terrestre, Cleveland *et al.* (2011) encontraram maior produtividade em florestas tropicais com maiores temperaturas ($>18^{\circ}\text{C}$), associadas a menores altitudes ($<1000\text{m}$), e menor produtividade em florestas mais frias ($<18^{\circ}\text{C}$) em maiores altitudes ($>1000\text{m}$).

Brienem e Zuidema (2010) avaliaram o crescimento de *Cedrela odorata* L. em duas florestas tropicais com distintos regimes pluviométricos: nas florestas tropicais úmidas (com três meses de estiagem) a taxa de crescimento foi maior e o fator determinante ao crescimento foi a luz; enquanto que em florestas tropicais secas (seis meses de estiagem) a taxa de crescimento foi menor e o fator limitante ao crescimento foi a disponibilidade de água.

Shimamoto *et al.* (2016) relatam a temperatura e o comprimento do dia (fotoperíodo) como principais fatores relacionados ao incremento em circunferência do tronco e potenciais desencadeadores da atividade cambial em Floresta Atlântica no sul do Brasil. Em florestas úmidas e com fraca sazonalidade climática, pode haver uma associação da atividade cambial e, conseqüente crescimento do tronco, com dias mais longos e quentes de verão. Porém, os padrões de crescimento variam entre as espécies, justificando, portanto, mais investigações com outras espécies ainda carentes de estudos.

1.2.3.3 Solo

Diferentemente das zonas temperadas onde o solo é um importante reservatório e fonte de nutrientes, os solos das florestas tropicais tendem a ser, em geral, mais pobres, principalmente pela alta quantidade de chuvas que favorecem a lixiviação (VITOUSEK e SANFORD, 1986; CLINEBELL *et al.*, 1994). A maior parte dos nutrientes da floresta fica imobilizada nas plantas e na serapilheira acumulada junto a um tapete de pequenas raízes no chão da floresta; e os solos atuam mais como sustentação mecânica à floresta do que como importante fonte de nutrientes. Nesses ambientes, as florestas desenvolveram mecanismos para conservar os nutrientes, como a rápida ciclagem, através de altas taxas de decomposição da serapilheira (tecido vegetal morto), minimizando perdas no ecossistema (VITOUSEK, 1984; BROWN e LUGO, 1990). Assim, os nutrientes armazenados na vegetação e reciclados exclusivamente dentro da vegetação, de certa forma, isolam as plantas do estresse que seria causado pela baixa disponibilidade de nutrientes do solo (JORDAN e HERRERA, 1981; CLINEBELL *et al.*, 1994).

A relação entre a produtividade de madeira e a fertilidade do solo nas florestas tropicais pode variar de acordo com a escala de observação. Cleveland *et al.* (2011) relatam maior produtividade primária em florestas sobre solos mais jovens (e.g.: neossolos, cambissolos e organossolos) ($18,8 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$), e menor produtividade em latossolos e argissolos ($14,7 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$); depois da temperatura, o solo foi o próximo fator em importância para explicar a variação na produtividade primária nas florestas tropicais. A fertilidade do solo, principalmente a quantidade de P disponível no solo, mostrou potencial influência na produtividade primária nas florestas tropicais baixas (<1000m).

Para Clinebell *et al.* (1994) e Chave *et al.* (2001), a influência do solo na variação espacial da biomassa está mais relacionada à disponibilidade hídrica (drenagem do solo), do que à fertilidade. O tipo e o tempo de distúrbio antes do abandono da terra mostraram maior influência sobre a variação espacial da biomassa que a fertilidade do solo (CHAVE *et al.*, 2001).

Na Amazônia Central, os solos mais férteis apresentaram árvores com menor densidade da madeira e alta taxa de mortalidade (espécies pioneiras de vida curta), enquanto nos solos mais pobres foram encontradas árvores mais longevas, com maior densidade da madeira (MULLER-LANDAU, 2004); atribuindo alta relação das espécies de rápido crescimento

(pioneiras) com a fertilidade do solo (PAROLIN, 2000, 2002). Já, De Walt et al. (2003) não identificaram muita influência do solo na variação de biomassa entre parcelas da Floresta das Terras Firmes.

Em florestas tropicais no México (HUGHES *et al.*, 1999), a produtividade de madeira foi inversamente correlacionada com o tempo de uso do solo antes do abandono, e a fertilidade do solo não diferiu em relação à idade de desenvolvimento da floresta, ou ao tipo de uso antes do abandono.

As taxas de crescimento podem ser explicadas pela interação da fertilidade do solo com a disponibilidade de água no solo, com maior crescimento em solos mais férteis (BAKER *et al.*, 2003; TOLEDO *et al.*, 2011). A disponibilidade hídrica do solo determina algumas das variações no crescimento arbóreo, e é possível que a limitação de nutrientes só se torne aparente quando as árvores são maiores e possuam maior demanda por nutrientes, ou quando elas são grandes o suficiente para que o tamanho de seus sistemas radiculares as proteja contra a falta de água sazonal (BAKER *et al.*, 2003).

A fraca (ou nenhuma) relação entre a fertilidade do solo e o crescimento arbóreo pode ser devido às baixas variações na fertilidade do solo entre os sítios, ou por causa da limitação de água, podendo dissimular os efeitos da fertilidade do solo (BAKER *et al.*, 2003; TOLEDO *et al.*, 2011).

Para a Floresta Atlântica do Sul do Brasil, existem pouquíssimos estudos buscando relacionar o crescimento das árvores com as características dos solos (CARDOSO *et al.*, 2012; MARTINS *et al.*, 2015), daí a necessidade de estudos que avaliem se existem relações e como elas se expressam.

1.2.4 Ciclagem de Nutrientes em Ecossistemas Tropicais

A taxa de crescimento das árvores e a ciclagem de nutrientes estão proporcionalmente ligadas. À medida que crescem os tecidos vegetais, os nutrientes são incorporados; e, assim que morrem, parte destes retorna ao solo (GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001). Dessa maneira, a vegetação secundária atua como um sumidouro de carbono e nutrientes, acumulando

rapidamente biomassa e nutrientes nos estágios iniciais de desenvolvimento, com altas taxas de absorção do solo, em contraste com as árvores maduras que tendem a reutilizá-los (BROWN e LUGO, 1990). Assim, altas quantidades do estoque total de nutrientes na maturidade são absorvidas no início do desenvolvimento da floresta; e, com o aumento da idade, a concentração dos nutrientes na sua biomassa é diluída pelo aumento da biomassa não funcional (estrutural), levando-a ao aumento da eficiência de utilização de nutrientes com a idade, pois mais biomassa será acumulada com menor absorção e maior reutilização de nutrientes (translocação) (VITOUSEK, 1984; BROWN e LUGO, 1990; LACLAU *et al.*, 2001).

A translocação dos nutrientes pode ocorrer quando os elementos essenciais são reabsorvidos de partes mortas da madeira durante a formação do cerne (CUTTER e GUYETTE, 1993; RAVEN *et al.*, 2006). Essa reabsorção contribui significativamente à ciclagem interna (bioquímica) desses elementos essenciais dentro da árvore, reduzindo a quantidade anual proveniente da absorção do solo (LACLAU *et al.*, 2001).

Estudos dendroquímicos que abordam a variação radial dos elementos químicos no fuste (em uma série temporal de anéis de crescimento) podem fornecer informações sobre alterações históricas dos atributos químicos do solo, constituindo-se em importante ferramenta para estudos de monitoramento ambiental (CHUN e HUI-YI, 1992; CUTTER e GUYETTE, 1993; LÉVY *et al.*, 1996; CHAGAS, 2013). Também fornecem informações essenciais para a compreensão do ciclo bioquímico e global dos nutrientes (e.g.: quantidade estocada e tempo de permanência no compartimento vegetal); uma vez que a vegetação arbórea representa o principal reservatório de nutrientes nos ecossistemas tropicais (SALDARRIAGA *et al.*, 1988; BROWN e LUGO, 1990; CHAVE *et al.*, 2001; CALDEIRA, 2003; LAL, 2005; ALVES *et al.*, 2010).

1.3 MATERIAL E MÉTODOS

1.3.1 ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi desenvolvido na Reserva Natural Guaricica (RNG), formada por duas RPPNs (Reserva Particular do Patrimônio Natural) – Águas Belas (portaria nº 184, de 2 de

setembro de 2004), e Rio Cachoeira (portaria nº 159, de 30 de agosto de 2007). A reserva, de propriedade da ONG SPVS (Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental), apresenta área aproximada de 8600 ha, situada na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, município de Antonina (representando 10,3% da área do município), litoral norte do Paraná (coordenadas: 25°19'S e 45°42'O) (Fig. 1.1).

A área estende-se desde a planície litorânea, com altitudes entre 0 e 30 metros, tendo como limite meridional a Baía de Antonina, e percorre até o terço inferior da Serra do Mar, com relevo de suave-ondulado a montanhoso, com cotas altitudinais entre 50 e 300 m.s.n.m., tendo como limite setentrional a Serra do Mar, a aproximadamente 520 m de altitude. Predominam na área os solos dos tipos: Neossolos (20%), Gleissolos (20%), Cambissolos (52%) e Argissolos (8%), sobre Gnaisses e Migmatitos do período pré-cambriano, diques básicos e intermediários do período Jurássico-Cretáceo, e depósitos sedimentares do Cenozóico (SPVS, 2013; IPARDES, 2001).

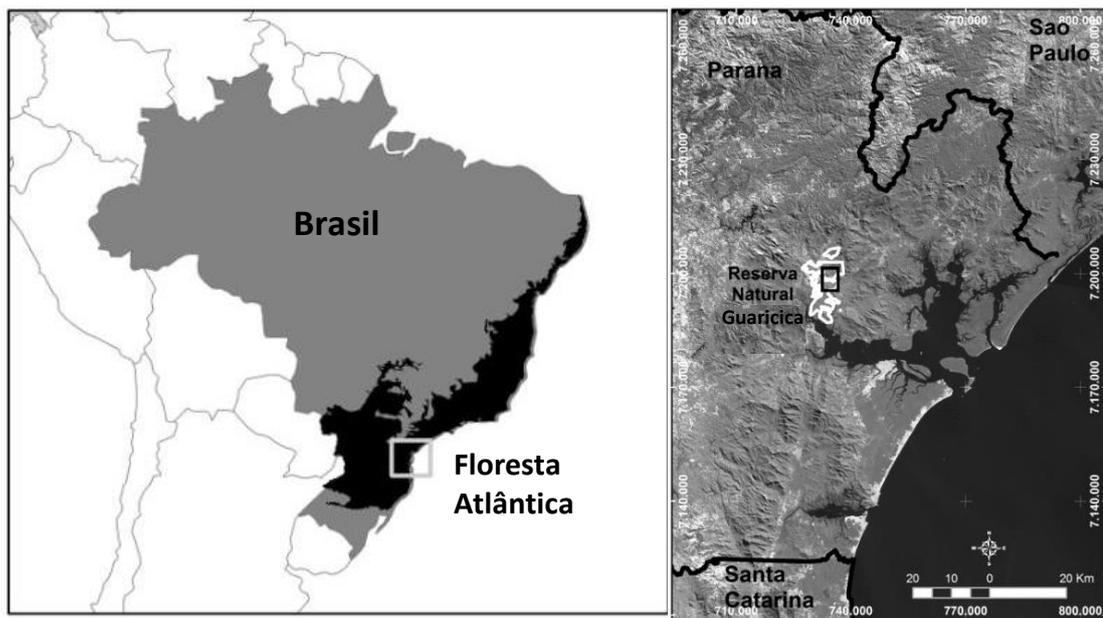


Figura 1.1 - Mapa de localização da Reserva Natural Guaricica (SPVS), na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, Antonina, Paraná, Brasil. (Fonte: Adaptado de CAPRETZ *et al.*, dados não publicados)

1.3.1.1 CLIMA

Conforme a classificação climática de Koeppen, o clima regional é do tipo Subtropical Úmido Mesotérmico (Cfa), com temperaturas médias do mês mais quente superior a 22°C e do mês mais frio inferior a 18°C, sem estação seca definida, com verões quentes e geadas pouco frequentes (MAAK, 1981; IPARDES, 1990; VANHONI e MENDONÇA, 2008). A precipitação média anual do litoral do Paraná é de 2435,8 mm, e de 2534,5 mm próximo à RNG, sendo os meses mais chuvosos de janeiro a março e os com menor pluviosidade de junho a agosto, não havendo período com precipitação média inferior a 80 mm (VANHONI e MENDONÇA, 2008). (Fig. 1.2 e 1.3)

Os dados meteorológicos foram cedidos pelo SIMEPAR e IAPAR, e são provenientes de duas estações meteorológicas em Antonina/PR. Dados de 1978 a 1999 foram coletados pela estação meteorológica de Antonina (2548070), UTM 22J 726452 E 7206257,8 S a 60 m de altitude e distante cerca de 10 km das parcelas amostrais (IAPAR, 2013). E os dados de 2000 a 2014 coletados pela estação meteorológica de Antonina (25134848), UTM 22J 724605,6mE 7185208,9mS, a 74m de altitude e distante cerca de 15 km das parcelas amostrais (SIMEPAR, 2015).

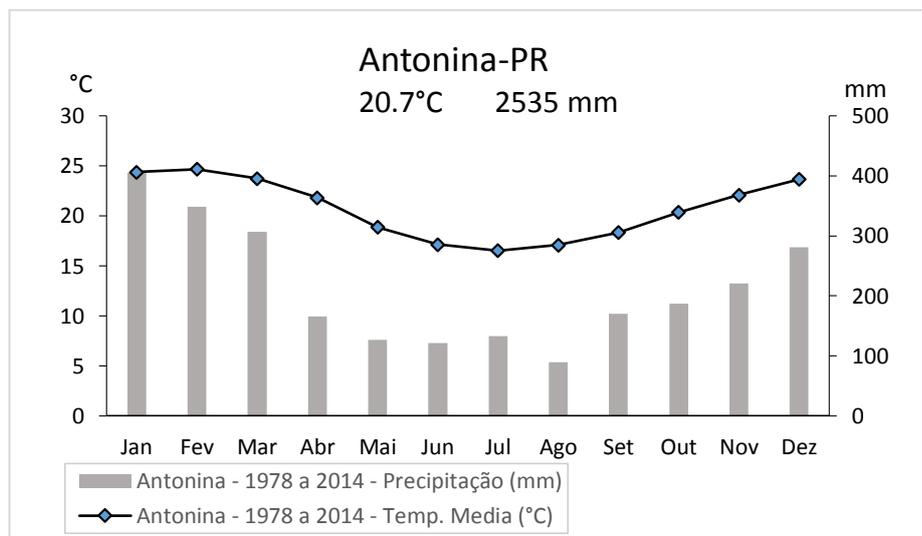


Figura 1.2 - Diagrama climático de Antonina, Paraná, com médias mensais de temperatura (°C) e precipitação mensal acumulada (mm) – média dos últimos 36 anos. Fonte: Estação Meteorológica de Antonina: IAPAR (02548070 - 48°48'O 25°13'S, 60 m de altitude), período 1978-1999; e SIMEPAR (25134848 - 48°45'O 25°25'S, 74 m de altitude), período 2000-2014. No alto da figura é indicada a temperatura média anual e a precipitação acumulada anual, médias neste período de 36 anos.

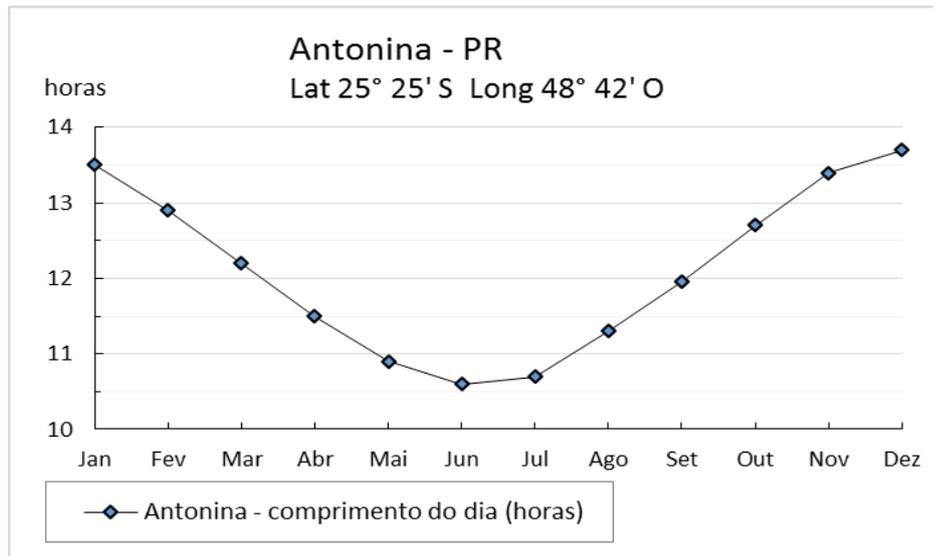


Figura 1. 3 - Variação anual do comprimento do dia em horas para o município de Antonina, Paraná, Brasil. Fonte: www.usno.navy.mil

Durante o período de monitoramento das árvores selecionadas (2011-2014), a precipitação acumulada anual (mm) foi menor que a média da série histórica (avaliada desde 1978), principalmente nos anos de 2013 e 2014, mas dentro do limite normal de variação (Fig. 1.4). Se destacam os meses de abril/13 e janeiro/14 que apresentaram precipitação muito abaixo do limite de variação da média histórica; e os meses de junho/13 e abril/14 com precipitações bem acima do limite de variação da média histórica (Fig. 1.5). Já, temperatura média anual, nos anos de 2012 e 2014, ficou bem acima do limite de variação da média da série histórica (Fig. 1.6), destacando-se os meses de janeiro/14 e fevereiro/14, que apresentaram temperaturas médias acima do limite de variação da média histórica (Fig. 1.7).

O mês de janeiro de 2014 foi o mais atípico do período avaliado, com chuvas muito abaixo do normal, chovendo apenas 36% (147,4 mm) do esperado para o mês de janeiro (405,6 mm) e, ao mesmo tempo, com temperaturas bem acima do normal (26,3°C), dois graus acima da média para o mesmo período (24,4°C).

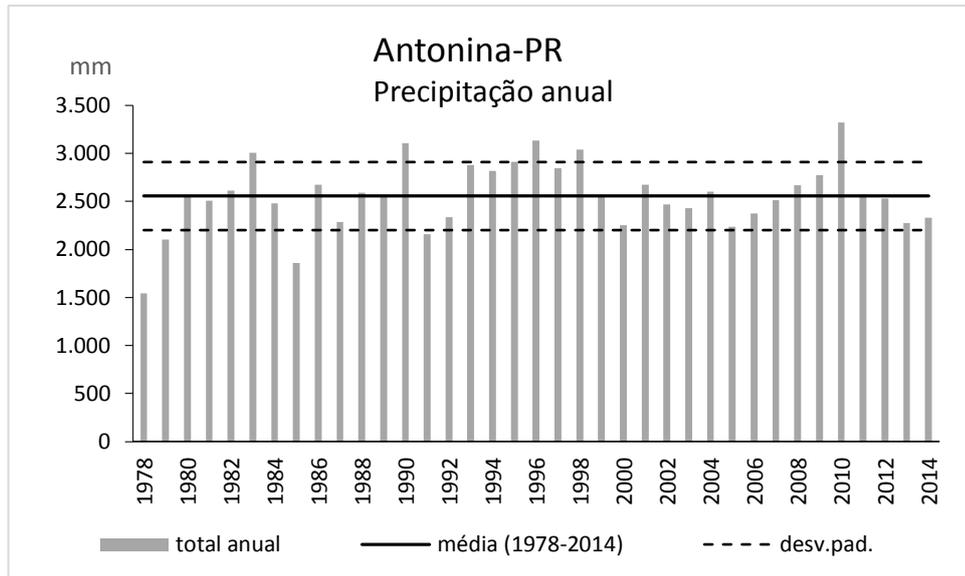


Figura 1. 4 - Precipitação acumulada anual (mm) dos últimos 36 anos. Fonte: Estação Meteorológica de Antonina: IAPAR (02548070 - 48°48'O 25°13'S, 60 m de altitude), período 1978-1999; e SIMEPAR (25134848 - 48°45'O 25°25'S, 74 m de altitude), período 2000-2014.

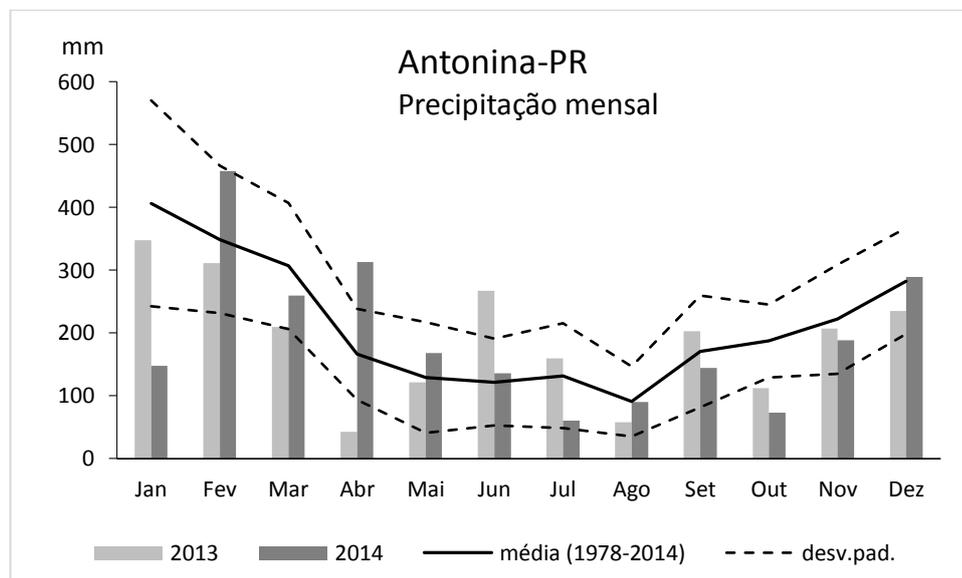


Figura 1. 5 - Precipitação acumulada mensal (mm) no período de 2013 e 2014, médias mensais de precipitação e desvio padrão da série histórica (1978-2014), em Antonina, Paraná. Fonte: Estação IAPAR (2013) e SIMEPAR (2015).

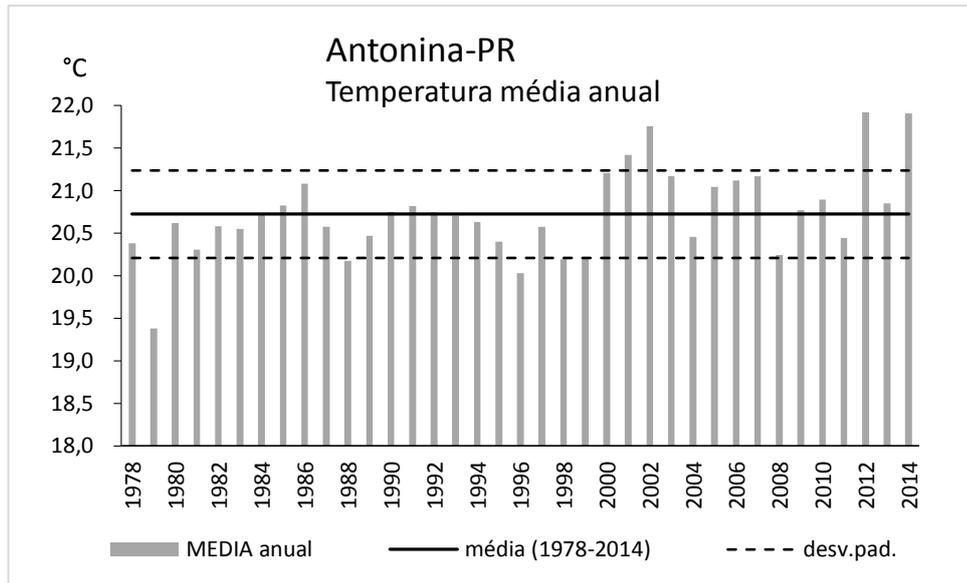


Figura 1. 6 - Temperatura média anual (°C) dos últimos 36 anos. Fonte: Estação Meteorológica de Antonina: IAPAR (02548070 - 48°48'O 25°13'S, 60 m de altitude), período 1978-1999; e SIMEPAR (25134848 - 48°45'O 25°25'S, 74 m de altitude), período 2000-2014.

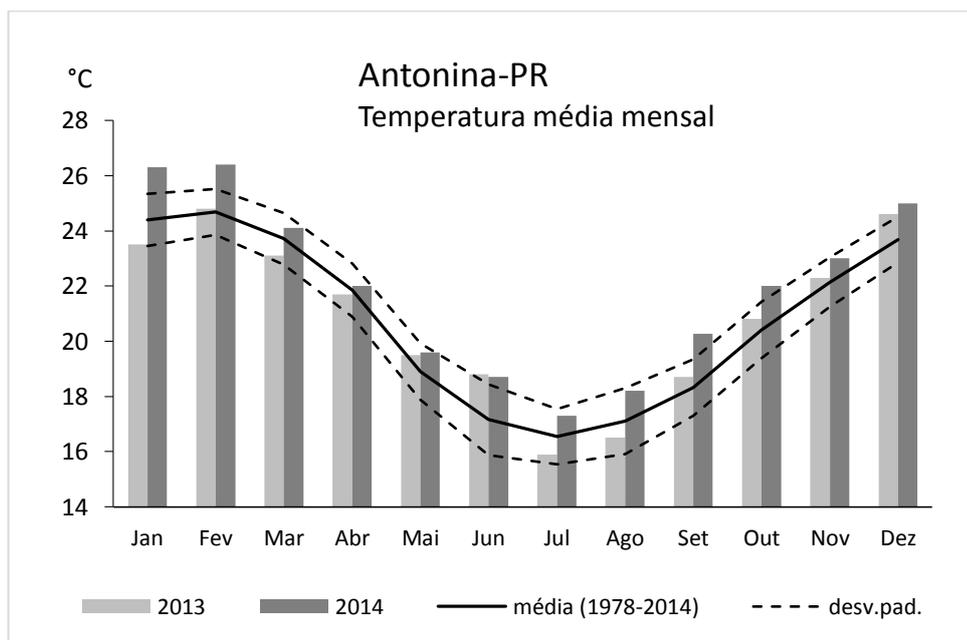


Figura 1. 7 - Temperatura média mensal (°C) no período de 2013 e 2014, médias de temperatura e desvio padrão da série histórica (1978-2014), em Antonina, Paraná. Fonte: Estação IAPAR (2013) e SIMEPAR (2015).

1.3.1.2 HISTÓRICO DE USO DA TERRA E CARACTERIZAÇÃO DA VEGETAÇÃO

Até a década de 1970, antes da construção da rodovia PR-450, a principal atividade da região era agricultura de subsistência que incluía o corte raso e queima da vegetação. A paisagem era formada por um mosaico com florestas e pequenas áreas abertas - não maiores que 1 ha, na planície e sobre os morros mais baixos (região Submontana). Com a construção da rodovia PR-450, aumentou o acesso às áreas que antes eram alcançadas somente por água, gerando um impacto significativo na economia local, com consequências na exploração dos recursos naturais. De 1970 a 2000 a área foi transformada em grandes fazendas que eram parcialmente convertidas em pastagens e áreas de extração de madeira e de palmito (*Euterpe edulis*) (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados).

A área onde se encontra a Reserva Natural Guaricica (RNG) foi comprada pela ONG SPVS em 2000, e transformada em área particular de proteção ambiental. Atualmente, a área apresenta-se na forma de mosaico, composta por áreas de floresta madura (primária), gramíneas (de pastagem, principalmente braquiária), e por florestas secundárias em diferentes estágios de regeneração (FERRETI e BRITZ, 2006; LIEBSCH *et al.*, 2007; BORGIO *et al.*, 2011; KAUANO *et al.*, 2012; MARTINS, 2012).

Nas porções da planície litorânea a RNG abrange formações vegetais, classificadas de acordo com IBGE (2012), como Formação Pioneira de Influência Flúvio-Marinha (manguezal: 1,3%), Formação Pioneira de Influência Fluvial (várzea, taboal e caxetal: 9,4%), Floresta Ombrófila Densa (F.O.D.) Aluvial (1,8%), F.O.D. das Terras Baixas (1,3%) e áreas de campo (pasto: 8%). E, nas porções de serra, apresenta-se coberta por F.O.D Submontana (75%) em diferentes estágios de desenvolvimento, e por pequenas áreas de pastagem (2%) (SPVS, 2013).

A vegetação da RNG é composta por aproximadamente 306 espécies arbóreas nativas, com 21 destas sob algum grau de ameaça de extinção. Das 68 famílias botânicas representadas, as que apresentam maior riqueza de espécies são: Myrtaceae (60 espécies), Fabaceae (32), Lauraceae (23), Melastomataceae (16), Rubiaceae (11) e Moraceae (10), representando 50 % do total de espécies (BORGIO *et al.*, 2011).

Na reserva há ocorrência de florestas secundárias em diferentes estágios de sucessão, caracterizadas principalmente por *Tibouchina pulchra* Cogn., *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult., *Marlierea tomentosa* Cambess., *Marlierea obscura* O. Berg., *Andira anthelmia* (Vell.) J.F.Macbr., *Jacaranda puberula* Cham., *Vochysia bifalcata* Warm., *Casearia sylvestris* Sw., *Nectandra membranacea* Griseb., *Rollinia sericea* (R.E. Fries) R.E. Fries, *Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naud. e *Hyeronima alchorneoides* Allemao nos estágios iniciais. E pelas espécies *Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth., *Hyeronima alchorneoides*, *Bathysa meridionalis* L.B. Sm. & Downs, *Psychotria suterella* Müll. Arg., *Psychotria nuda* (Cham. & Schldl.) Wawra, *Rudgea jasminoides* (Cham.) Müll.Arg., *Vochysia bifalcata*, *Campomanesia neriifolia* (O.Berg) Nied., *Inga edulis* Mart., *Nectandra membranacea*, *Nectandra leucanta* Nees, *Rollinia sericea*, *Alibertia concolor* (Cham.) K.Schum., *Mollinedia schottiana* Perkins, entre outras, nos estágios intermediários de sucessão florestal (BORG, 2010; LIEBSCH *et al.*, 2007; MARTINS, 2012).

Como espécies mais comuns nos estágios avançados predominam *Marlieria tomentosa*, *Psychotria nuda*, *Euterpe edulis* Mart., *Marlierea obscura*, *Myrcia pubipetala* Miq., *Ocotea catharinensis* Mez, *Cryptocarya aschersoniana* Mez, *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll.Arg., *Hyeronima alchorneoides*, *Amaioua guianensis* Aubl., *Endlicheria paniculata* (Spreng.) Macbr., *Rudgea spp*, *Cyathea spp*, *Piper gaudichaudianum* Kunth, *Mollinedia schottiana*, entre outras. E, *Manilkara subsericea* Dubard, *Alchornea triplinervia*, *Calyptranthes strigipes* O. Berg, *Hyeronima alchorneoides*, *Pouteria venosa* (Mart.) Baehni, *Magnolia ovata* (A.St.-Hil.) Spreng., *Protium kleinii* Cuatr., *Myrcia spp*, *Eugenia spp*, *Ocotea catharinensis*, *Ficus gomelleira* Kunth & Bouché, *Cryptocarya aschersoniana*, *Sloanea guianensis*, *Quiina glaziovii* Engl., *Euterpe edulis*, *Endlicheria paniculata*, *Psychotria nuda*, *Rudgea recurva* Müll. Arg., *Rudgea jasminoides*, *Cyathea spp*, *Piper cernuum* Vell., *Mollinedia schottiana*, *Geonoma elegans* Mart. nas formações mais antigas (floresta madura) (BORG, 2010; LIEBSCH *et al.*, 2007; MARTINS, 2012).

1.3.1.3 PARCELAS AMOSTRAIS

O estudo apresenta interfaces com projeto desenvolvido nas mesmas parcelas em parceria realizada entre a SPVS e a Earthwatch (com financiamento do HSBC de 2008 a 2012). O inventário florestal seguiu o protocolo de inventário florestal do Instituto de Pesquisas

Tropicais Smithsonian (Smithsonian Tropical Research Institute - STRI), com inclusão de fustes maiores ou iguais a cinco cm de diâmetro (DAP) (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados). Foram estabelecidas 12 parcelas permanentes de 100 x 100 m (1ha), subdivididas internamente em 100 subparcelas de 10 x 10 m (100m²), alocadas de acordo com o estágio de desenvolvimento da floresta: inicial, médio, avançado e primária; com três réplicas para cada estágio (Fig. 1.8).

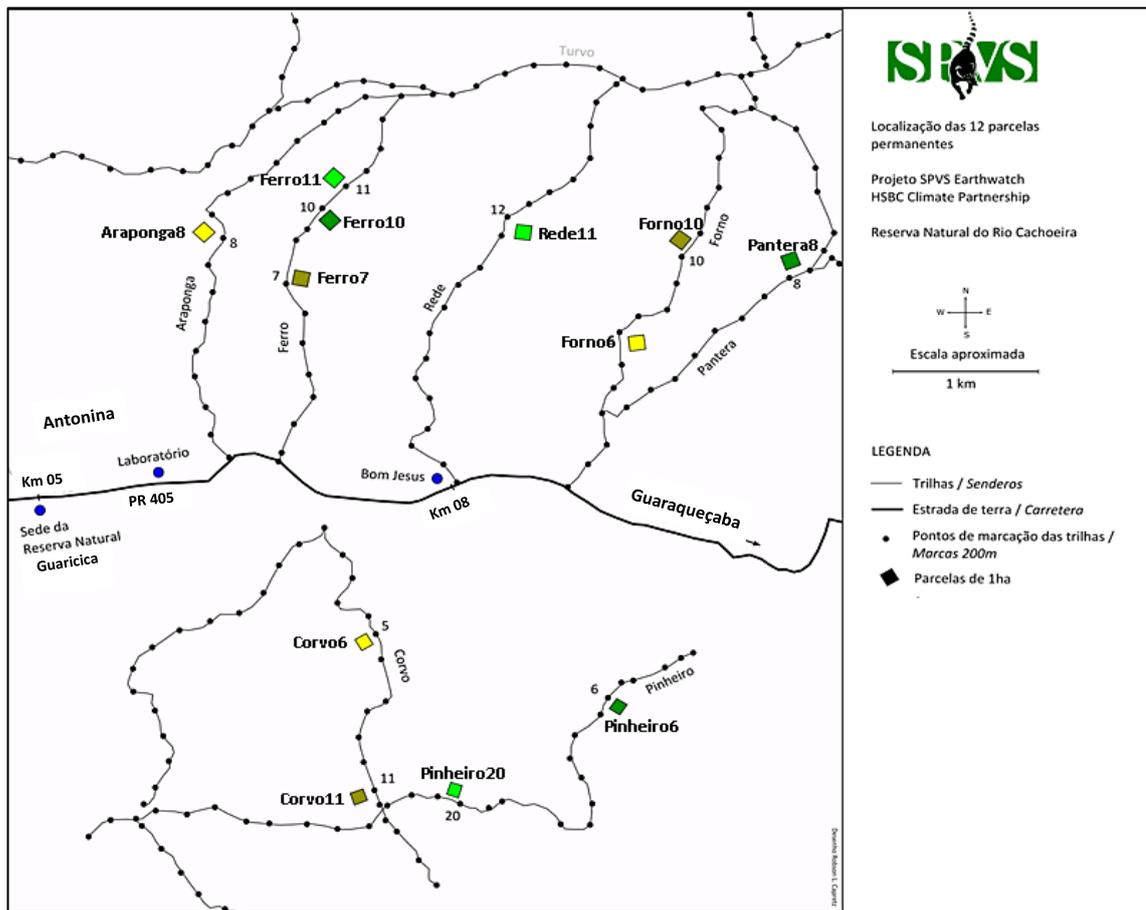


Figura 1. 8 - Mapa de localização das parcelas amostrais na Reserva Natural Guaricica (RNG), na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, município de Antonina, Paraná, Brasil. (Adaptado de SPVS 2009)

Essa classificação foi baseada em dados fitossociológicos de inventário realizado em 2008-2009. Porém, um trabalho recente (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados), incluindo dados de fotografia aérea de 1952 e imagens de satélite de 1980 e 2001 combinados a análises multivariadas com dados de diversidade e estrutura florestal, sugere uma reclassificação do estágio de desenvolvimento da floresta, a qual será seguida no presente trabalho (Tabela 1.1

e 1.2). De acordo com o trabalho foi possível estimar que a vegetação levou de 10 a 20 anos para passar de uma situação de corte raso (solo exposto) para uma floresta em estágio inicial de sucessão (dossel semi-aberto), e de 30 a 40 anos para passar do estágio inicial à condição de floresta densa (dossel fechado). Assim, pôde-se estimar que a vegetação levou de 40 a 60 anos para atingir a estrutura de floresta densa, com fechamento de dossel, após o abandono em condição de solo exposto (corte raso).

1.3.1.3.1 VEGETAÇÃO

A vegetação predominante na área de estudo é composta pela Floresta Ombrófila Densa Submontana onde, no litoral paranaense, ocupa as encostas da Serra do Mar, nas faixas altimétricas de 30-50 m a 400-500 m, com relevo geralmente forte ondulado (IBGE, 2012). Essa fitofisionomia possui a maior diversidade vegetal dentre as formações florestais da Floresta Ombrófila Densa devido principalmente às condições de solo e clima favoráveis ao crescimento (RODERJAN *et al.*, 2002).

Os dados das parcelas do presente estudo estão sumarizados nas Tabelas 1.1 e 1.2. As idades correspondem ao período aproximado em que a vegetação está em pousio, ou tempo após o último distúrbio (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados).

Tabela 1.1 – Características das 12 parcelas permanentes de 1 hectare (100 x 100 m), avaliadas na Reserva Natural Guaricica (RNG), na APA de Guaraqueçaba, Antonina, Paraná, Brasil.

Estágio	Idade da floresta (anos)	Nome da parcela	Descrição	Altitude (m s.n.m.)	Tipo de solo
1	25	Forno6	Antigamente utilizada para agricultura, com solo exposto há 30 anos (1980) e 100% em estágio inicial há 14 anos atrás (2001);	140	Argis. Cambis.
2	45-70 (60)	Araponga8	50% da parcela encontrava-se em estágio inicial de sucessão há 30 anos (1980), só que ARA8 com o resto em corte raso e CO6 com o resto em floresta densa;	45	Cambis.
		Corvo6		30	Cambis.+Gleiss.
3	75-80 (75)	Corvo11	100% da parcela encontrava-se em estágio inicial de sucessão há 60 anos atrás (1952);	105	Cambis.
		Ferro7		130	Cambis.
4	90	Pinheiro20	Aproximadamente 50% da parcela encontrava-se em estágio inicial de sucessão há 60 anos (1952), o restante em floresta densa;	110	Cambis.
		Ferro11		80	Cambis.
		Ferro10		115	Cambis.
5	>100	Forno10	Com floresta densa nas fotos e imagens desde 1952 (há 60 anos), porém houve corte seletivo nestas áreas (segundo relatos de antigos trabalhadores locais), e estão próximas a antigas estradas que eram utilizadas para escoar a madeira cortada da floresta;	150	Cambis.
		Rede11		175	Cambis.+Argis.
6	>200	Pinheiro6	Sem registro ou relato de exploração; distantes de estradas e com estrutura e composição de espécies de floresta madura. Que não sofreu intervenção humana recente, apenas sujeita à dinâmica dos processos naturais da floresta (como chuvas, ventos, quedas de árvores senis ou mortas que formam clareiras e posterior fechamento do dossel);	50	Cambis.
		Pantera8		285	Cambis.+Argis.

Argis. = Argissolo amarelo distrófico, álico; Cambis. = Cambissolo háplico Tb distrófico, álico; Gleiss. = Gleissolo háplico Tb distrófico, álico.

Fonte: CAPRETZ *et al.* (dados não publicados) para tempo após distúrbio (Idade da floresta) e descrição das parcelas;

Google Earth (2014) para altitude aproximada (metros sobre o nível do mar);

O autor (2016) para dados de solo.

Tabela 1.2 – Características da vegetação, das 12 parcelas permanentes de 1 hectare (100 x 100 m), avaliadas na Reserva Natural Guaricica (RNG), na APA de Guaraqueçaba, Antonina, Paraná, Brasil.

Estágio	Nome da parcela	Principais espécies arbóreas segundo IVI	Árvores por hectare*	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Número de espécies	H'
1	Forno6	<i>Myrsine coriacea</i> , <i>Tibouchina pulchra</i> , <i>Acinodendrum cinerascens</i> , <i>Casearia obliqua</i> , <i>Casearia sylvestris</i> e <i>Miconia cinnamomifolia</i> .	2138	23,86	73	2,62
2	Araponga8	<i>Pera glabrata</i> , <i>Vochysia bifalcata</i> , <i>T. pulchra</i> , <i>Amaioua guianensis</i> , <i>Myrcia pubipetala</i> e <i>C. sylvestris</i> .	1985	30,37	83	2,61
	Corvo6		1749	31,87	103	3,53
3	Corvo11	<i>Psychotria nuda</i> , <i>Hieronyma alchorneoides</i> , <i>Psychotria mapourioides</i> , <i>Sloanea guianensis</i> , <i>Cupania oblongifolia</i> , <i>Matayba guianensis</i> e <i>V. bifalcata</i> .	1969	33,43	137	3,66
	Ferro7		1924	33,02	129	4,05
4	Pinheiro20	<i>P. nuda</i> , <i>H. alchorneoides</i> , <i>P. mapourioides</i> , <i>C. obliqua</i> , <i>C. oblongifolia</i> , <i>S. guianensis</i> , <i>V. bifalcata</i> , <i>Euterpe edulis</i> e <i>Virola bicuhyba</i> .	1607	33,40	140	3,47
	Ferro11		1764	30,69	128	3,85
	Ferro10		1673	35,20	132	4,00
5	Forno10	<i>P. nuda</i> , <i>H. alchorneoides</i> , <i>S. guianensis</i> , <i>Alchornea triplinervia</i> , <i>Marliera tomentosa</i> , <i>Guapira opposita</i> e <i>Mollinedia schottiana</i> .	1685	34,48	133	3,88
	Rede11		1660	33,37	141	4,14
6	Pinheiro6	<i>P. nuda</i> , <i>S. guianensis</i> , <i>M. schottiana</i> , <i>V. bicuhyba</i> , <i>E. edulis</i> e <i>Ocotea catharinensis</i> .	1527	35,04	144	4,15
	Pantera8		1474	42,54	155	4,26

IVI = índice de valor de importância; * = DAP ≥ 5 cm; H' = índice de diversidade de Shannon.

Fonte: CAPRETZ *et al.* (dados não publicados)

1.3.1.3.2 CARACTERIZAÇÃO DO SOLO

Para a classificação dos solos das parcelas de estudo, foram abertos dois perfis por parcela, totalizando 24 perfis. Em cada perfil foram identificados os horizontes minerais (camadas) principais e transicionais através de características morfológicas como cor, textura (sensação ao tato quando umedecida e esfregada entre o polegar e indicador), porosidade (macroporos visíveis) e consistência (friabilidade, plasticidade e pegajosidade). Em cada horizonte foram coletadas, com anéis volumétricos de aço-inox (volume aproximado de 90 cm³), três amostras indeformadas, correspondendo em torno de 100 g de solo cada. Destas, duas amostras foram secas em estufa a 80°C até peso constante para aferir a densidade total do solo e, em seguida, agrupadas, homogeneizadas, peneiradas (peneira de 2 mm) e encaminhadas para análise química e física. No Laboratório de Química e Fertilidade do Solo/UFPR realizou-se a determinação do pH (SMP e CaCl₂), Al, P, Ca, K, Mg, Fe, Cu e Zn, de acordo com a metodologia de rotina do laboratório (MARQUES e MOTTA, 2003). O carbono e nitrogênio totais do solo foram determinados por combustão, em analisador elementar (Vario El III), no Laboratório de Biogeoquímica/UFPR, onde foram pesados 30 mg de solo, previamente seco e passado em peneira de 0,5mm. No Laboratório de Física/UFPR foram determinados os teores de areia, silte e argila, conforme EMBRAPA (2011).

A terceira amostra indeformada foi utilizada para quantificar a porosidade total, macroporosidade (poros $\geq 50 \mu\text{m}$) e microporosidade (poros $< 50 \mu\text{m}$) em mesa de tensão, no Laboratório de Solos da Embrapa Florestas/Colombo-PR. Após devidamente preparadas, as amostras foram saturadas, por meio de elevação gradual de uma lâmina de água em uma bandeja, pesadas e, em seguida, colocadas em mesa de tensão adaptada e submetidas ao potencial de -0,006 MPa. Ao atingirem o equilíbrio, foram pesadas e, na sequência, secas em estufa a 105 °C até peso constante, para determinação do conteúdo de água na referida tensão e densidade do solo. A porosidade total foi calculada como sendo o conteúdo de água do solo saturado; a microporosidade foi estimada como sendo o conteúdo de água retido no potencial de -0,006 MPa; e a macroporosidade obtida por diferença entre a porosidade total e a microporosidade (EMBRAPA, 2011).

Os solos foram classificados até o quarto nível categórico de acordo com o Sistema Brasileiro de Classificação de Solos (EMBRAPA, 2013) (Apêndices 1 e 2).

Os solos das parcelas estudadas são principalmente do tipo Cambissolos háplicos, com atividade da argila baixa (Tb), saturação por bases baixa ($V < 50\%$), conferindo caráter distrófico, e saturação do Al^{+3} alta ($m > 50\%$), conferindo caráter álico. Foram identificados também manchas de Argissolo amarelo em parte das parcelas Forno6, Rede11 e Pantera8, e Gleissolo háplico em parte da parcela Corvo6, ambos também com baixa atividade da argila (Tb), baixa saturação por bases ($V < 50\%$, caráter distrófico), e alta saturação do Al^{+3} ($m > 50\%$, caráter álico).

Os Cambissolos são solos constituídos por material mineral, com horizonte B incipiente subjacente a qualquer tipo de horizonte superficial... As características destes solos variam muito de um local para outro devido a heterogeneidade do material de origem, das formas de relevo e das condições climáticas. Assim, a classe comporta desde solos fortemente até imperfeitamente drenados, de rasos a profundos, de alta a baixa saturação por bases e alta a baixa atividade química da fração argila (EMBRAPA, 2013, p. 87).

Os Argissolos são solos constituídos por material mineral, com horizonte B textural (Bt), com argila de atividade baixa ou alta conjugada com saturação por bases baixa ou caráter alítico. Possui profundidade variável, desde forte a imperfeitamente drenados. A textura varia de arenosa a argilosa no horizonte superficial e de média a muito argilosa no horizonte Bt, sempre havendo aumento de argila do primeiro para o segundo horizonte (EMBRAPA, 2013, p. 85).

Os Gleissolos são solos minerais, que se encontram permanente ou periodicamente saturados por água (hidromórficos), resultando em processos de intensa redução de compostos de ferro, e prevalência do estado reduzido, no todo ou em parte, conferindo cores neutras ou próximas de neutras na matriz do horizonte mineral (expressiva gleização) (EMBRAPA, 2013, p. 91).

1.3.1.3.2.1 *Atributos físicos e químicos do solo*

Os resultados das análises do solo nas camadas superficiais (Apêndices 1 e 2) mostram pequenas variações para a maior parte dos atributos físicos e químicos entre as fases sucessionais. Independente da classe de solo, todos os horizontes superficiais apresentam textura argilosa (com teores de argila entre 350 g.kg^{-1} e 600 g.kg^{-1}). E para o horizonte subsuperficial, com exceção de um perfil (Forno6), todos apresentam textura argilosa a muito argilosa. A densidade média dos solos foi de $0,93 \text{ g.cm}^{-3}$ para as camadas superficiais e $1,24 \text{ g.cm}^{-3}$ para os horizontes subsuperficiais, valores considerados bons para o crescimento arbóreo, uma vez que estão abaixo dos valores de densidade do solo que podem vir a limitar o desenvolvimento radicular ($1,45 \text{ g.cm}^{-3}$ para solos argilosos) (GONÇALVES e STAPE, 2002; SILVA *et al.*, 2015). No geral, as florestas mais velhas apresentaram densidade do solo ligeiramente menor. A porosidade total média no horizonte superficial foi de $0,65 (\pm 0,1)$

$\text{cm}^3.\text{cm}^{-3}$, com $0,17 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ referente a macroporos, e $0,48 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ referente a microporosidade. Nos horizontes subsuperficiais a porosidade total do solo foi menor, principalmente devido à diminuição de macroporos, o que já era esperado, visto que nas camadas mais profundas há uma redução dos teores de matéria orgânica e também da atividade da biota edáfica e das raízes, com valores médios de $0,57 (\pm 0,05) \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ de porosidade total, dos quais $0,08 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ refere-se aos macroporos e $0,49 \text{ cm}^3.\text{cm}^{-3}$ aos microporos.

Em geral, de acordo com as sugestões de parâmetros médios para a interpretação preliminar de fertilidade do solo (SERRAT *et al.*, 2006), os solos de todas as parcelas e em todas as profundidades possuem elevada acidez ($\text{pH} < 4,3$ em CaCl_2 e $\text{pH} < 4,9$ em SMP = muito baixo), apresentando um pequeno aumento gradual com a profundidade e idade da floresta. Os teores de carbono apresentaram valores muito altos (2,9% – 6,2%) nas camadas superficiais, e entre muito baixo a médio (0,6% - 1,6%) nos horizontes subsuperficiais. As porcentagens de carbono no solo diminuem expressivamente (1/4) com a profundidade. No que concerne os estágios sucessionais, o carbono tende a aumentar até a floresta de 90 anos e nas florestas mais velhas (100 e 200 anos) os teores de carbono no solo estão abaixo do valor médio para todas as florestas.

Os valores de Ca^{+2} trocáveis são de baixo a muito baixo ($0,1 - 1,8 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$) para os horizontes A e muito baixos ($0,1 - 0,6 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$) para os horizontes B, apresentando os menores valores nos solos sob florestas maduras (primárias). Os valores de K^+ (Mehlich) são muito baixos para todas as profundidades. O teor de Mg^{+2} trocável varia de muito baixo a alto ($0,2 - 1,3 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$) nas camadas superficiais, e muito baixo ($0,05 - 0,3 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$) nos horizontes subsuperficiais; e apresenta um aumento gradativo com a idade da floresta.

Os níveis de P (Mehlich) variam de muito baixo a muito alto (2,9 – 17,3 ppm) nas camadas mais superficiais, e de muito baixo a alto (0,1 – 11,1 ppm) nos horizontes subsuperficiais, apresentando o dobro do valor médio nos solos sob florestas maduras (primárias).

1.3.2 SELEÇÃO DAS ESPÉCIES

As espécies foram selecionadas levando em consideração os seguintes critérios:

1º) pela ocorrência na floresta; selecionando espécies arbóreas que apresentaram os maiores IVIs (índice de valor de importância, o qual utiliza valores de densidade da espécie (n°/ha), área basal (m^2/ha) e frequência), em levantamento fitossociológico realizado em 2008/2009 (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados). Procurou-se também selecionar espécies que melhor representam os diferentes estágios sucessionais da floresta e para os quais existia um número necessário de indivíduos para amostragem;

2º) deveriam estar entre as 50 espécies arbóreas (totalizando 1230 indivíduos) previamente monitoradas (desde 2010), por meio de cintas dendrométricas, em projeto desenvolvido nas mesmas parcelas em parceria realizada entre a SPVS e a Earthwatch (com financiamento do HSBC de 2008 a 2012); e

3º) deveriam apresentar potencial para estudos dendrocronológicos, selecionando-se, preferencialmente, espécies com anéis de crescimento distintos e visíveis macroscopicamente. Para isso, foi feita pesquisa bibliográfica em literatura específica, e selecionadas 26 espécies para uma tradagem exploratória. Em campo, foi coletado material de lenho, de forma não destrutiva, com uso de sondas de incremento (trados de *Pressler*), removendo-se uma seção radial do tronco de 5 mm de diâmetro (orientação: medula-câmbio). Essas amostras foram submetidas à secagem natural, fixadas sobre suportes de madeira e polidas com lixas de diferentes granulometrias, procurando evidenciar os limites dos anéis de crescimento. (Apêndice 3 - Tabela com a classificação das espécies quanto à formação de anéis de crescimento distintos, pouco distintos e indistintos).

Uma vez definidas as espécies arbóreas, foram obtidos em campo os dados dendrométricos dos indivíduos, como: diâmetro a altura do peito (DAP), altura total e posição sociológica na estrutura vertical (e.g.: dominante, co-dominante, dominada com luz e dominada) (Apêndice 8).

Espécies selecionadas

***Alchornea glandulosa* Poepp. & Endl.**

Alchornea glandulosa, popularmente chamada de tapiá, tanheiro, pertence à família Euphorbiaceae, é uma árvore perenifólia, heliófita, não tolerante à sombra (BORGIO *et al.*, 2011), pioneira, mas também podendo ocorrer na floresta madura, principalmente nas bordas e clareiras (LORENZI, 1992). Com ampla distribuição, ocorre em quase todos os Estados da Federação, nos biomas Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (CORDEIRO e SECCO, 2016), principalmente em beiras de rio e em planícies aluviais da Floresta Atlântica (LORENZI, 1992). Planta dióica, com 10-20 metros de altura, e de 50-70 cm de diâmetro (Fig. 1.9A). Folhas simples, recurvadas nos bordos (Fig. 1.9B). Possui madeira leve, mole, bastante porosa, de densidade $0,38 \text{ g.cm}^{-3}$ (ZANNE *et al.*, 2009) a $0,40 \text{ g.cm}^{-3}$ (LORENZI, 1992).

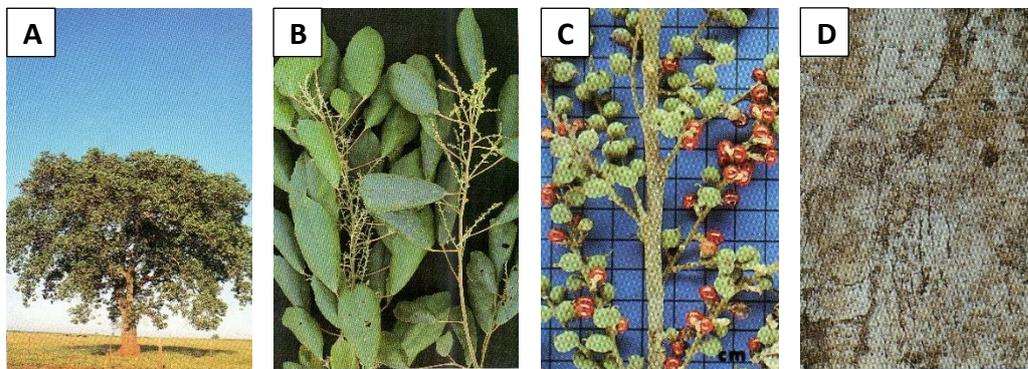


Figura 1. 9 - Características gerais de *Alchornea glandulosa*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e sementes e (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1992)

***Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll.Arg.**

Alchornea triplinervia, popularmente chamada de tapiá, pertence à família Euphorbiaceae, é uma árvore semi-decídua, com maior período de deposição foliar entre julho e novembro (CARDOSO, 2006; SLOBODA, 2013), heliófita, não tolerante à sombra (BORGIO *et al.*, 2011), pioneira, pouco comum em floresta madura, geralmente quando ocorre são indivíduos adultos ou velhos, indicando que se estabeleceu em um estágio sucessional anterior (LORENZI, 1992; CARVALHO, 2004). Possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo em quase todos os Estados da Federação, nos biomas Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (CORDEIRO e SECCO, 2016), principalmente na Floresta Atlântica que sofreu

interferência humana (capoeiras), mostrando-se praticamente indiferente às condições físicas do solo (LORENZI, 1992). Planta dióica, com 15-30 metros de altura, e de 40-100 cm de diâmetro (Fig. 1.10A). Folhas simples, subcoriáceas, levemente pubescentes na face abaxial (Fig. 1.10B). Possui madeira leve, macia, mole, de densidade $0,47 \text{ g.cm}^{-3}$ (ZANNE *et al.*, 2009) a $0,49 \text{ g.cm}^{-3}$ (LORENZI, 1992); anéis de crescimento distintos, marcados pelo espessamento de parede e achatamento das fibras do lenho tardio (CALLADO *et al.*, 2001b).

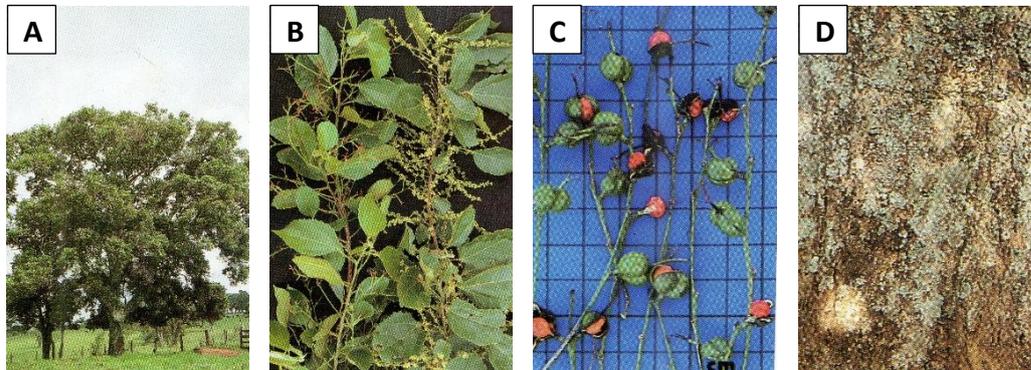


Figura 1. 10 - Características gerais de *Alchornea triplinervia*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e sementes e (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1992)

***Casearia obliqua* Spreng.**

Casearia obliqua, popularmente chamada de guaçuatunda-vermelha, pertence a família Salicaceae, é uma árvore ou arbusto, perenifolia, tolerante à sombra (BORGIO *et al.*, 2011), com altura entre 3 a 8 metros (até 30 m) (IPE, 2016) (Fig. 1.11), de crescimento lento, estabelecendo-se na floresta secundária normalmente no início da sucessão e permanecendo até os estágios mais avançados de desenvolvimento. Planta endêmica, ocorrendo nos biomas Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Pampa (MARQUETE *et al.*, 2016). Apresenta queda foliar o ano todo, com maior deposição entre os meses de julho a outubro (SLOBODA, 2013). Possui anéis de crescimento distintos (TEIXEIRA, 1983), marcados pela presença de zonas fibrosas transversais mais escuras.



Figura 1. 11 - Características gerais de *Casearia obliqua*: (A) Folhas, (B) Folhas e flores e (C) Tronco e casca. Fonte: O AUTOR (fotos A e C), <http://sites.unicentro.br/wp/manejoflorestal> (março/2016) (foto B).

***Cupania oblongifolia* Mart.**

Cupania oblongifolia, popularmente chamada de covatã, é uma árvore da família Sapindaceae, perenifólia, heliófita (não tolerante à sombra (BORGIO *et al.*, 2011)) a ciófito (tolerante à sombra (LORENZI, 1998; IPE, 2016)). É endêmica do Brasil, com ampla distribuição, ocorrendo nos biomas Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (SOMMER *et al.*, 2016), em formações primárias e secundárias iniciais. Pode alcançar até 20 metros de altura, com copa densa verde-escura, possui tronco ereto e cilíndrico, com 30-50 cm de DAP (Fig. 1.12A) (LORENZI, 1998; IPE, 2016). Folhas compostas, pinadas com folíolos coriáceos, ferrugíneos com aspecto rugoso (Fig. 1.12B); Fruto cápsula trilocular, deiscente; sementes com arilo muito apreciadas pela avifauna (Fig. 1.12C) (LORENZI, 1998). Apresenta queda foliar o ano todo, com picos de novembro a janeiro (SLOBODA, 2013). Madeira moderadamente pesada, dura, de densidade $0,67 \text{ g.cm}^{-3}$ (LORENZI, 1998); anéis de crescimento distintos (KLAASSEN, 1999), marcados pelo espessamento de parede e suave achatamento das fibras do lenho tardio.

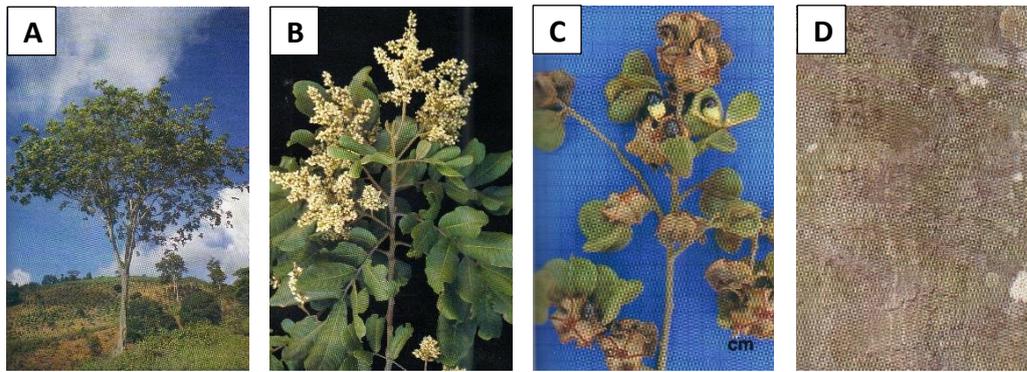


Figura 1. 12 - Características gerais de *Cupania oblongifolia*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e sementes e (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1998)

***Matayba guianensis* Aubl.**

Matayba guianensis, popularmente chamada de miguel-pintado, é uma árvore da família Sapindaceae, perenifólia, heliófita, não tolerante à sombra (BORGIO *et al.*, 2011). Possui ampla distribuição no Brasil, ocorrendo em quase todos os Estados da Federação, nos biomas Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal (SOMMER *et al.*, 2016), em formações primárias e secundárias iniciais. Apresenta queda foliar o ano todo, com picos de novembro a março (SLOBODA, 2013; BIANCHIN, 2013). Madeira de alta densidade $0,82 \text{ g.cm}^{-3}$ (ZANNE *et al.*, 2009); anéis de crescimento distintos (KLAASSEN, 1999; COSMO, 2012), marcados pelo espessamento de parede e achatamento das fibras do lenho tardio.



Figura 1. 13 - Aspectos das folhas (A) e frutos (B) de *Matayba guianensis*. Fonte: <http://sites.unicentro.br/wp/manejoflorestal> (acessado em março/2016).

***Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naudin**

Miconia cinnamomifolia, popularmente chamada de jacatirão-copada, pertence à família Melastomataceae, é uma árvore perenifólia, heliófita (não tolerante à sombra),

pioneira, exclusiva da vegetação secundária (LORENZI, 1992; BORGIO *et al.*, 2011), a qual desempenha expressivo papel na recuperação de áreas degradadas (IPE, 2016). Endêmica, exclusiva da Floresta Ombrófila Atlântica, ocorre desde a Bahia até Santa Catarina (GOLGENBERG e CADDAS, 2016). Pode atingir até 25 m de altura e 30-50 (120) cm de diâmetro (CARVALHO, 2003; LORENZI, 1992) (Fig. 1.14A). Folhas simples, coriáceas, glabras (Fig. 1.14B); frutos muito pequenos, baga (Fig. 1.14C), com várias sementes, muito apreciado por pássaros e formigas (PEREIRA e MANTOVANI, 2001). Possui dois períodos com maior deposição foliar, novembro-dezembro e junho-julho (SLOBODA, 2013; BIANCHIN, 2013), floração entre novembro e janeiro, e frutificação entre fevereiro e junho (LORENZI, 1992; CARVALHO, 2003). A safra normalmente dura de 6-7 meses, e coloca esta espécie em evidência na floresta, por disponibilizar alimentos à fauna por longo tempo (PEREIRA e MANTOVANI, 2001), e no período do outono e inverno, tendo um papel importante na manutenção dos recursos alimentares na floresta, o ano inteiro. Possui madeira moderadamente pesada, de densidade $0,73 \text{ g.cm}^{-3}$ (LORENZI, 1992); anéis de crescimento distintos, demarcados pelo achatamento radial das fibras e maior espessamento de suas paredes no lenho tardio (FERREIRA, 2008).

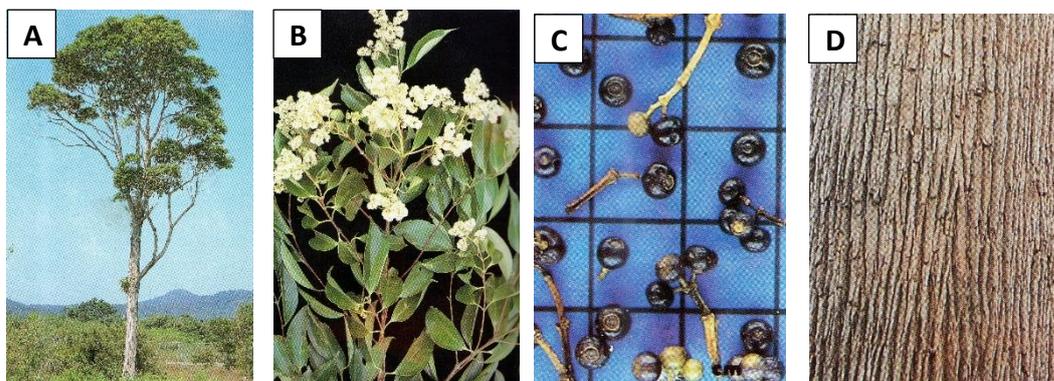


Figura 1. 14 - Características gerais de *Miconia cinnamomifolia*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1992)

***Ocotea catharinensis* Mez**

Ocotea catharinensis, popularmente chamada de canela-preta, é uma espécie da família Lauraceae, ameaçada de extinção (categoria “vulnerável”) principalmente pela exploração intensa e expansão das fronteiras agrícolas (QUINET *et al.*, 2013). É uma árvore perenifólia, ombrófila, tolerante à sombra, típica de floresta primária densa (LORENZI, 1992; BORGIO *et al.*, 2011). Ocorre dentro do Domínio Atlântico, do Espírito Santo ao Rio Grande do

Sul (QUINET *et al.*, 2016). Pode alcançar de 25-30 m de altura, e 50-90 cm de diâmetro (Fig. 1.15A). Folhas simples, alternas, coriáceas e glabras (Fig. 1.15B). Possui período de maior deposição foliar entre novembro e dezembro (SLOBODA, 2013), floração entre dezembro e janeiro e frutificação de junho a agosto (LORENZI, 1992). Madeira moderadamente pesada, de densidade $0,75 \text{ g.cm}^{-3}$ (LORENZI, 1992); camadas de crescimento distintas, demarcadas pelo achatamento radial das fibras e maior espessamento de suas paredes no lenho tardio.

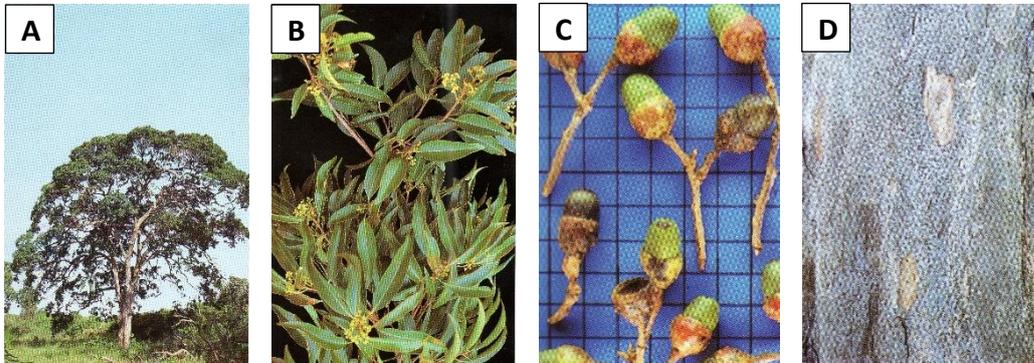


Figura 1. 15 - Características gerais de *Ocotea catharinensis*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1992)

***Pera glabrata* (Schott) Baill**

Pera glabrata, popularmente chamada de tabocuva, seca-ligeiro, pertence à família Peraceae, é perenifólia, heliófita (não tolerante à sombra (BORGIO *et al.*, 2011)), pioneira e secundária inicial (LORENZI, 1992). Possui ampla distribuição, ocorrendo nos biomas Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica, em todos os Estados da Federação (BIGIO *et al.*, 2016). Altura de 8-10 m, e 40-50 cm de diâmetro (Fig. 1.16A) (LORENZI, 1992). Folhas simples, glabras (Fig. 1.16B). Apresenta brotação e queda foliar o ano todo, floração supra anual de dezembro a março, com maturação dos frutos ao longo do ano (CARDOSO, 2006). Madeira leve, mole (LORENZI, 1992), de densidade $0,67 \text{ g.cm}^{-3}$ (ZANNE *et al.*, 2009); anéis de crescimento pouco distintos à indistintos, marcados por bandas contínuas, retas e estreitas de parênquima marginal (1 a 2 células de largura), associadas com espessamento das paredes das fibras e diminuição da frequência de parênquima axial do lenho tardio (CALLADO *et al.*, 2001b).

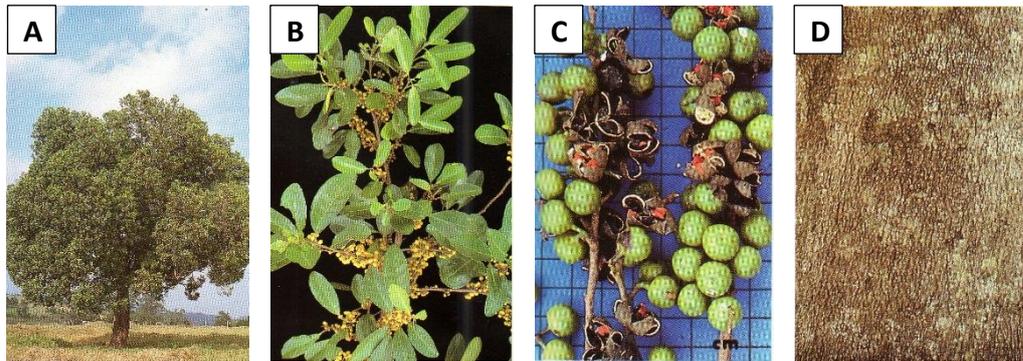


Figura 1. 16 - Características gerais de *Pera glabrata*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e sementes (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1992)

***Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth.**

Sloanea guianensis, popularmente chamada de laranjeira-imbiúva, pertence à família Elaeocarpaceae, é uma árvore perenifólia, tolerante à sombra (BORGIO *et al.*, 2011), comum no interior das florestas avançadas, identificada, junto com *O. catharinensis*, como espécie indicadora do estrato superior de florestas primárias (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados). Possui ampla distribuição no Brasil, ocorrendo em quase todos os Estados da Federação, nos biomas Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica (SAMPAIO *et al.*, 2016), em formações primárias e secundárias avançadas. Apresenta queda foliar o ano todo, com picos de novembro a janeiro (SLOBODA, 2013; BIANCHIN, 2013). Madeira de alta densidade $0,81 \text{ g.cm}^{-3}$ (ZANNE *et al.*, 2009).



Figura 1. 17 - Características gerais de *Sloanea guianensis*: (A) Folhas, (B) Folhas e frutos (C) Tronco e casca. Fonte: <http://sites.unicentro.br/wp/manejoflorestal> (março/2016) (Foto A e B); MARIGO, L.C. (2016) em <http://tyba.com.br/br/registro/cd> (Foto C).

***Virola bicuhyba* (Schott ex Spreng.) Warb.**

Virola bicuhyba, popularmente chamada de bocuva, é uma espécie da família Myristicaceae, ameaçada de extinção (categoria “em perigo”) principalmente pelo extrativismo seletivo e redução do seu hábitat natural (LOBÃO *et al.*, 2013). Endêmica da Floresta Atlântica, ocorre desde o sul da Bahia até o Rio Grande do Sul, principalmente nas florestas em estágio avançado de regeneração (RODRIGUES, 2016; LOBÃO *et al.*, 2013), a qual é considerada, junto com *Hyeronima alchorneoides*, espécie indicadora deste estágio (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados). Árvore que pode alcançar até 30 metros de altura, fuste ereto e cilíndrico com 50-90 cm de diâmetro (Fig. 1.18A). Folhas simples, alternas, dísticas de 12-24 cm de comprimento (Fig. 1.18B). Fruto cápsula, deiscente, com uma semente envolta por arilo vermelho vivo (Fig. 1.18C), muito apreciada pela avifauna. Trata-se de uma espécie semi-decídua, heliófita, que tolera o sombreamento leve quando jovem e exige luz quando adulta (CARVALHO, 2003). Perde suas folhas no inverno (julho-agosto) (CARVALHO, 2003; SLOBODA, 2013), floresce principalmente entre dezembro e janeiro, e os frutos amadurecem principalmente de julho a novembro. Possui madeira moderadamente pesada, de densidade 0,56 g.cm⁻³ (ZANNE *et al.*, 2009) a 0,61 g.cm⁻³ (LORENZI, 1992); anéis de crescimento distintos, marcados pelo leve e gradual aumento no espessamento da parede das fibras do lenho tardio (SHIMAMOTO *et al.*, 2016).

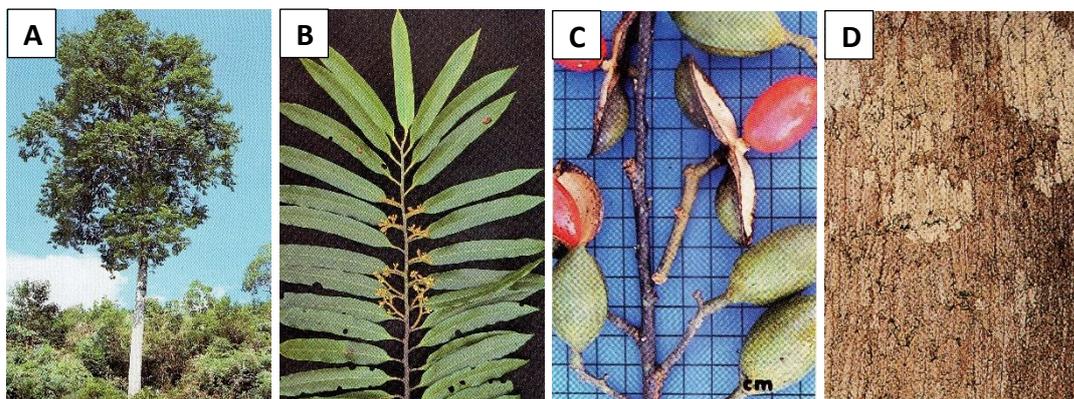


Figura 1. 18 - Características gerais de *Virola bicuhyba*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e sementes e (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1992)

***Vochysia bifalcata* Warm**

Vochysia bifalcata, popularmente chamada de guaricica, pertence à família Vochysiaceae, é uma árvore com até 24 metros de altura, de copa globosa densa, tronco ereto e cilíndrico com 40-60 (100) cm de diâmetro (Fig. 1.19A), com casca fina, rugosa e descamante (Fig. 1.19D). Folhas simples, opostas ou 3-4 verticiladas, inflorescências em racemos paniculados terminais, com flores pediceladas de cor amarela (Fig. 1.19B). Fruto cápsula, trigona, deiscente, de cor verde e brilhante (Fig. 1.19C), com 4-5 sementes (LORENZI, 1998). Espécie endêmica da Floresta Atlântica, ocorrendo do Rio de Janeiro à Santa Catarina (FRANÇA, 2016) nas encostas até a planície litorânea, principalmente em estágios secundários de sucessão florestal. Trata-se de uma planta perenifólia, heliófita, seletiva higrófila, com período de maior deposição foliar entre setembro-janeiro (SLOBODA, 2013; CARDOSO, 2006), floração supra anual entre janeiro e março, e maturação dos frutos ao longo do ano (CARDOSO, 2006). Possui lenho de cor clara, leve, de densidade $0,50 \text{ g.cm}^{-3}$ (LORENZI, 1998) a $0,55 \text{ g.cm}^{-3}$ (CARVALHO, 2003); anéis de crescimento pouco distintos a indistintos (MAURI e OLIVEIRA, 2011; LEÓN, 2005), marcados por faixas de parênquima axial marginal.

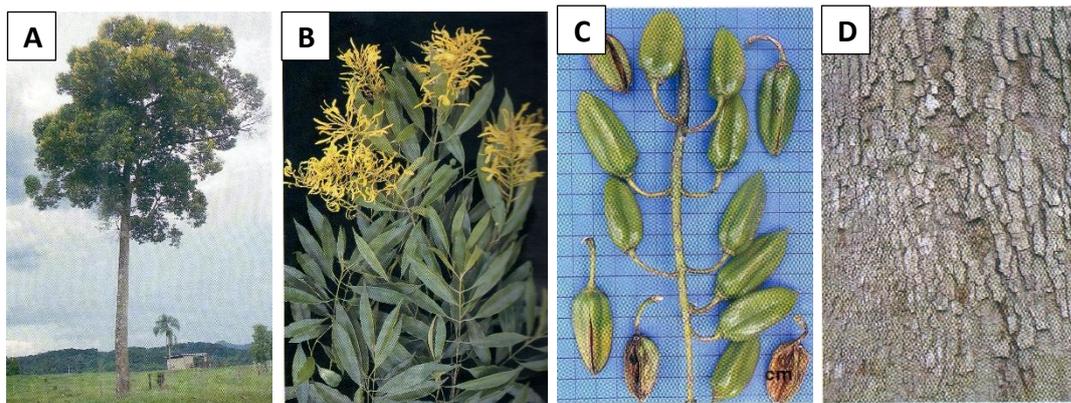


Figura 1. 19 - Características gerais de *Vochysia bifalcata*: (A) Porte, (B) Folhas e flores, (C) Frutos e (D) Tronco e casca. Fonte: LORENZI (1998)

1.3.3 MONITORAMENTO DO INCREMENTO EM CIRCUNFERÊNCIA DO TRONCO POR MEIO DE CINTAS DENDROMÉTRICAS

Foram monitoradas 489 árvores no período de 2012-2014, representando 11 espécies. Cada indivíduo teve seu DAP medido e sua altura estimada. O incremento em circunferência foi avaliado por meio de cintas dendrométricas (bandas dendrométricas metálicas)

individuais, previamente fixadas no fuste das árvores a uma altura de 130 cm do solo (DAP) (Fig. 1.20). As medições do presente trabalho foram iniciadas no ano de 2012, pouco mais de um ano após a instalação das cintas, que foram colocadas no final de 2010 e ajustadas para iniciar leitura em janeiro de 2011, em projeto supracitado. Desta maneira, as cintas já haviam passado pelo período recomendável de ajustamento ao fuste (SILVA *et al.*, 2002; SHIMAMOTO *et al.*, 2016), mínimo de três meses, onde o crescimento medido neste período pode ser subestimado ou até mesmo nulo. Os indivíduos foram selecionados aleatoriamente em campo por meio de sorteio direcionado por classes diamétricas.

As medições de incremento em circunferência do tronco foram trimestrais para o ano de 2012 e mensais nos anos de 2013 e 2014; e realizadas com o auxílio de um paquímetro digital (Fig. 1.20), com precisão de 0,01mm.



Figura 1. 20 - Avaliação do incremento em circunferência do tronco de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, com o uso de cintas dendrométricas permanentes (dendrômetros manuais).

Ao final dos três anos algumas árvores foram excluídas por problemas de defeito da cinta dendrométrica ou morte, sendo considerados, neste documento, um total de 435 indivíduos, pertencentes a onze espécies, distribuídas em 12 parcelas permanentes de 1 ha, contemplando seis estágios sucessionais (Tabela 1.3).

Tabela 1.3 - Dados dendrométricos de 11 espécies arbóreas da Floresta Atlântica selecionadas para avaliação com cintas dendrométricas e coleta de lenho para densidade aparente das espécies, e seus respectivos desvios padrão (D.P.±).

Acrônimo	Espécies	Idade Floresta (anos)	N	DAP(N) (cm)	n	DAP(n) (cm)
A_gla	<i>Alchornea glandulosa</i>	>100	7	21,2 (±7,9)	5(9)	35 (±12,6)
		>200	6	27,8 (±12,1)	2(3)	27 (±23,2)
A_tri	<i>Alchornea triplinervia</i>	25	9	14,9 (±9,0)	2(4)	29,8 (±2,0)
		60	-	-	2(3)	34,4 (±1,8)
		75	-	-	5(9)	27,9 (±7,9)
		90	-	-	2(4)	31,4 (±4,1)
		>100	10	22,8 (±12,4)	-	-
		>200	10	18,9 (±8,3)	4(5)	46,4 (±7,9)
Ca_obl	<i>Casearia obliqua</i>	25	10	8,9 (±1,0)	3(6)	10,9 (±1,1)
		60	8	9,7 (±1,4)	3(6)	11,0 (±1,8)
		75	10	12,4 (±5,1)	7(14)	19,8 (±2,1)
		90	27	13,0 (±4,9)	-	-
Cu_obl	<i>Cupania oblongifolia</i>	60	16	11,4 (±4,6)	7(14)	15,2 (±5,4)
		75	14	17,4 (±6,7)	6(9)	16,6 (±4,2)
		90	14	17,8 (±6,3)	9(14)	21,9 (±3,7)
M_gui	<i>Matayba guianensis</i>	60	8	20,8 (±11,6)	3(3)	37,0 (±8,3)
		75	15	22,5 (±13,8)	7(7)	24,0 (±3,9)
		90	7	22,2 (±12,3)	3(3)	40,9 (±6,9)
M_cin	<i>Miconia cinnamomifolia</i>	25	10	11,9 (±4,8)	3(5)	18,9 (±3,7)
O_cat	<i>Ocotea catharinensis</i>	-	-	-	3(4)	37,8 (±6,1)
		>200	9	26,4 (±16,3)	3(4)	39,8 (±16,5)
P_gla	<i>Pera glabrata</i>	25	10	11,5 (±5,23)	3(6)	20,4 (±8,3)
		60	15	16,4 (±7,0)	6(12)	24,1 (±5,1)
		75	9	20,0 (±9,0)	7(12)	22,4 (±3,5)
		90	9	17,2 (±9,1)	6(11)	20,3 (±1,9)
S_gui	<i>Sloanea guianensis</i>	60	10	15,6 (±7,3)	-	-
		75	16	12,6 (±5,0)	-	-
		90	28	16,0 (±7,6)	-	-
		>100	20	22,4 (±15,0)	-	-
		>200	17	25,6 (±13,3)	-	-
V_bic	<i>Virola bicuhyba</i>	75	10	19,2 (±12,7)	3(5)	26,8 (±15,2)
		90	16	24,0 (±14,3)	7(7)	47,3 (±12,7)
		>100	14	20,7 (±11,2)	6(11)	31,7 (±6,9)
		>200	15	29,1 (±17,3)	6(7)	50,9 (±7,5)
V_bif	<i>Vochysia bifalcata</i>	60	18	30,9 (±20,8)	6(7)	50,4 (±10,9)
		75	19	27,5 (±11,0)	6(8)	53,7 (±32,8)
		90	19	47,4 (±23,9)	5(5)	58,0 (±8,7)

N = número de indivíduos monitorados por meio de cintas dendrométricas; DAP (N) = diâmetro médio (a 130 cm do solo) dos indivíduos avaliados com cintas dendrométricas; n = número de indivíduos coletados (número de séries temporais) para análise densitométrica; DAP (n) = diâmetro médio (a 130 cm do solo) dos indivíduos coletados para análise densitométrica.

As diferenças entre as sucessivas medições mensais representam a quantidade de crescimento da árvore naquele período, mas também podem representar variações do conteúdo de água nas células ou rupturas da casca. A medição da circunferência do tronco com uso de cintas dendrométricas (dendrômetros manuais) inclui a casca, o câmbio e o xilema secundário (madeira propriamente), e mudanças no tamanho da circunferência do tronco são referentes ao efeito da dinâmica (mudanças) na umidade da casca, do floema maduro, do xilema maduro e do crescimento resultante das divisões celulares na região do câmbio (FRITTS, 1976). Além disso, as árvores podem apresentar uma pequena variação diária da circunferência do fuste devido à oscilação do conteúdo de água no tronco. Durante o dia, a perda de água pelas folhas (transpiração) é maior que a quantidade absorvida pelas raízes, levando a uma diminuição do conteúdo de água nas células e contração do tronco. Durante a noite a transpiração das folhas ocorre mais lentamente que a absorção de água pelas raízes, aumentando o conteúdo celular de água (FRITTS, 1976; LARCHER, 2004). Por isso, é recomendável que a leitura seja feita logo cedo pela manhã, quando o tronco está mais distendido (FRITTS, 1976; CHITRA-TARAK *et al.*, 2015; SHIMAMOTO *et al.*, 2016). Além da flutuação induzida pelo transporte hídrico na planta, podem ocorrer também variações na pressão do instrumento de medição (tensão da mola, etc) (SILVA *et al.*, 2002). Por isso, mesmo com todos esses cuidados e controles, os resultados devem ser sempre interpretados com cautela.

1.3.4 COLETA DAS AMOSTRAS DE LENHO PARA ANÁLISE DENDROCRONOLÓGICA, DENSITOMETRIA DE RAIOS X E DENDROQUÍMICA

Para medir a densidade aparente do lenho e determinar os teores de carbono, macro e micronutrientes, foram coletadas amostras cilíndricas do lenho de 5 mm de diâmetro (sentido: medula-câmbio), de forma não destrutiva (trado de *Pressler*), em número de três a quatro raios diametralmente opostos, por indivíduo, a altura do DAP (~1,30 m do solo), contendo séries temporais de anéis de crescimento. As amostras foram acondicionadas em tubos plásticos, permitindo o seu transporte sem danos até o laboratório para análise (Fig. 1.21). O número de amostras variou entre as espécies.



Figura 1. 21 - Extração de amostras do lenho (séries temporais), com auxílio de trado Pressler, de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, PR.

Em razão da elevada densidade da madeira (ZANNE *et al.*, 2009) e pela consequente dificuldade de extração pelo método não destrutivo, não foram coletadas amostras de lenho de *Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth. (Elaeocarpaceae).

1.3.5 ANÁLISE DENDROCRONOLÓGICA

No Laboratório de Biogeoquímica do Depto. de Solos e Eng. Agrícola/UFPR (LAB), as amostras foram secas ao ar, fixadas em suporte de madeira e seu plano transversal submetido ao polimento com lixas abrasivas de diferentes granulometrias (80-600 grãos.cm⁻²), procurando evidenciar a estrutura anatômica que permite definir a presença dos anéis de crescimento.

Os limites dos anéis de crescimento foram delimitados sob microscópio estereoscópico. E, em seguida, as seções transversais do lenho foram digitalizadas em scanner HP Scanjet G4050 (resolução 1200 dpi). A largura dos anéis de crescimento foi determinada com o software de análise de imagem Image Pro Plus. Os dados de largura dos anéis foram exportados para uma planilha eletrônica, para obtenção dos gráficos de variação anual da largura dos anéis de crescimento e sua sincronização, primeiramente entre raios do mesmo indivíduo e então entre indivíduos da mesma espécie.

O controle de qualidade da largura dos anéis de crescimento e sua sincronização foi realizado inicialmente na planilha eletrônica e, posteriormente, com o uso do programa

COFECHA (GRISSINO-MAYER, 2001), para sincronização da largura dos anéis de crescimento e sua correta datação.

1.3.6 ANÁLISE DE DENSITOMETRIA DE RAIOS X

Com o objetivo de auxiliar nas análises dendrocronológicas das espécies e de fornecer dados de densidade do lenho para a quantificação mais precisa dos elementos minerais fixados pelas espécies arbóreas, foram selecionadas amostras radiais de três a quatro indivíduos/espécie/parcela, totalizando 147 amostras para análise de densitometria de raio X (Tabela 1.3).

As amostras cilíndricas de madeira, secas inicialmente ao ar, foram montadas sobre suportes de madeira e seccionadas em aparelho de dupla serra circular paralela no sentido transversal, com espessuras de 1,2 a 1,6 mm. Posteriormente, essas amostras seccionadas foram levadas a uma câmara de climatização a 20°C, 50% de umidade relativa do ar, por 24 horas, até atingirem 12% de umidade (AMARAL e TOMAZELLO FILHO, 1998). A densidade aparente do lenho foi aferida por meio da densitometria de raio-X em aparelho QTRS-01X (Tree Ring Analyzer), na direção radial (sentido medula-casca), a cada 0,08 mm, no Laboratório de Anatomia, Identificação e Densitometria de Raios X em Madeira ESALQ/USP (Fig. 1.22).



Figura 1. 22 - Preparação das amostras de lenho para leitura da densidade aparente, com a densitometria de raio-X, em aparelho QTRS-01X (Tree Ring Analyzer), no Laboratório de Anatomia, Identificação e Densitometria de Raios X em Madeira, ESALQ/USP em Piracicaba, SP.

1.3.7 ANÁLISE QUÍMICA DO LENHO (DENDROQUÍMICA)

Com os anéis de crescimento anuais datados e sincronizados foram determinados os teores de carbono, macro e micronutrientes em amostras de madeira representando intervalos quinquenais, tornando-se séries de cinco anéis de crescimento previamente selecionados. Cada conjunto quinquenal de anéis de crescimento foi seccionado com estilete cortante previamente esterilizado em álcool etílico absoluto. Após o corte, as amostras do lenho foram armazenadas em sacos plásticos e hermeticamente fechados. Para a análise dos elementos químicos do lenho não houve necessidade da moagem prévia das amostras em moinho de faca.

A determinação do carbono e nitrogênio foi realizada pela combustão em analisador da marca Elementar, modelo Vario EL III, no Laboratório de Biogeoquímica/DSEA/UFPR, onde foram pesados 10 mg de material seco, envoltos por lamina de estanho e levados ao aparelho. Os dados foram obtidos em %.

A determinação de macro e micronutrientes e alumínio do lenho das árvores foi realizada pela técnica de espectrometria de emissão óptica por plasma acoplado indutivamente (ICP OES), em analisador modelo Varian 720 ES IIC, no Laboratório de Nutrição Mineral de Plantas/DSEA/UFPR. Foram pesados de 50 a 100 mg de lenho e levados para digestão em forno micro-ondas modelo MARS6, com 6,0 ml de HNO₃ 50% (v/v) e 2,0 ml de H₂O₂, aplicando-se a programação de digestão da Tabela 1.4 (adaptado de MEDEIROS (2005) e CHAGAS (2013)) (Fig. 1.23). Nos processos analíticos foi utilizada água destilada-deionizada, purificada (resistividade de 18 MΩ cm) em sistema Milli-Q® (Millipore, Bedford, MA). Os resultados foram obtidos em ppm e convertidos em mg/kg.

Tabela 1.4 - Rampa de aquecimento do forno de micro-ondas para a digestão do lenho.

Passo	Tempo (min.)	Temperatura (°C)	Potência (W)
1	15	200	1800
2	10	200	1800
3	60	resfriamento	



Figura 1. 23 - Digestão de amostras do lenho, em forno micro-ondas modelo MARS6, para determinação dos macronutrientes e micronutrientes, no Laboratório de Mineralogia do Solo/DSEA/UFPR.

2 DINÂMICA DE CRESCIMENTO E PRODUÇÃO DE BIOMASSA DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM FORMAÇÕES SECUNDÁRIAS DA FLORESTA ATLÂNTICA EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS

2.1 RESUMO: Estudos sobre o crescimento arbóreo em diferentes estágios sucessionais contribuem substancialmente ao entendimento da dinâmica florestal podendo subsidiar ações de restauração, conservação e manejo. O presente estudo teve como objetivo avaliar o crescimento radial e a produção de biomassa acima do solo, em diferentes estágios sucessionais de Floresta Atlântica, levando em consideração a variação inter e intra específica da densidade da madeira para os cálculos de biomassa. Foram monitoradas 11 espécies arbóreas (435 indivíduos), de ocorrência natural, comum nos diferentes estágios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil. O incremento em circunferência do tronco foi avaliado através de cintas dendrométricas permanentes (bandas dendrométricas metálicas) individuais, previamente fixadas no fuste das árvores a uma altura de 130 cm do solo (DAP); de três em três meses no ano de 2012 e mensalmente nos anos de 2013 e 2014. Foram coletadas amostras de lenho (método não destrutivo), para determinação da densidade aparente da madeira (raio X) e cálculo da produção de biomassa arbórea acima do solo. O incremento médio em circunferência variou entre as espécies (12,6 a 77,5 mm nos três anos); os estágios sucessionais e o tamanho (DAP) do indivíduo influenciaram a taxa de crescimento, de maneiras diferentes, entre as espécies. A produção de biomassa tendeu a aumentar do estágio inicial de sucessão florestal ($4,1 \text{ kg.ano}^{-1}\text{.árvore}^{-1}$) ao avançado ($12,1 \text{ kg.ano}^{-1}\text{.árvore}^{-1}$), e a diminuir do avançado à floresta madura ($7,7 \text{ kg.ano}^{-1}\text{.árvore}^{-1}$), devido, principalmente, à alteração no conjunto das espécies representativas dos diferentes estágios sucessionais. Das 11 espécies avaliadas, sete apresentaram variação significativa na densidade aparente da madeira ao longo da seção radial (sentido medula-casca); com variação radial mais pronunciada em espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, com alta densidade da madeira e baixa taxa de crescimento; podendo estar relacionado ao maior tempo de permanência dessas espécies na floresta ao longo de suas modificações estruturais. Este fato pode influenciar as estimativas de biomassa florestal. Assim, estudos que levam em conta a variação radial e intraespecífica da densidade da madeira do fuste melhoram a estimativa da biomassa regional e expandem os conhecimentos sobre as estratégias funcionais e comportamentos sucessionais das espécies florestais tropicais.

Palavras-chave: Sucessão secundária; Floresta Ombrófila Densa Submontana; incremento em circunferência do tronco; produção de biomassa; densidade aparente da madeira

2.2 INTRODUÇÃO

As florestas representam o principal reservatório de carbono fixado biologicamente (biomassa) do mundo. Estima-se que dois terços da quantidade presente como dióxido de carbono na atmosfera esteja estocado na forma de biomassa vegetal, onde mais da metade desta encontra-se armazenada nas florestas tropicais (LAL, 2005); principalmente na biomassa aérea (SALDARRIAGA *et al.*, 1988; CALDEIRA, 2003; BORGIO, 2010).

Dessa maneira, a biomassa vegetal em florestas tropicais é uma propriedade importante e essencial para o conhecimento da dinâmica do ciclo global do carbono e dos nutrientes (BROWN e LUGO, 1990; CHAVE *et al.*, 2001; LAL, 2005; ALVES *et al.*, 2010).

A determinação da biomassa e sua dinâmica de produção, ao longo das fases serais da floresta, fornecem informações importantes sobre a funcionalidade da floresta, a produtividade primária, a ciclagem dos nutrientes, o ciclo global do carbono e do fluxo de energia (GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001). O entendimento dessas relações é importante para o estabelecimento de ações voltadas à conservação, manejo e restauração florestal.

Espécies diferentes produzem e alocam diferentes quantidades de madeira em seu tronco. Espécies de crescimento rápido normalmente produzem menos madeira e mais espaços intercelulares, enquanto que espécies de vida longa e crescimento lento produzem fuste com mais madeira e menos espaços, resultando em maior rigidez e longevidade (WILLIAMSON e WIEMANN, 2010b; SHIMAMOTO *et al.*, 2014).

Normalmente o que se observa é uma relação inversa da densidade da madeira com a taxa de crescimento, produtividade e mortalidade arbórea (MALHI *et al.*, 2004; MULLER-LANDAU, 2004). Em muitas espécies tropicais secundárias e pioneiras observa-se também uma variação radial da densidade da madeira do fuste (WILLIAMSON e WIEMANN, 1989, 2010a, 2012; PAROLIN, 2000, 2002; PLOURDE *et al.*, 2015). Com o desenvolvimento da floresta jovem, indivíduos de muitas espécies arbóreas mudam gradualmente para produzir madeira mais densa, revelado pelo aumento radial na densidade da madeira no sentido medula-casca (WILLIAMSON e WIEMANN, 1989, 2010b; PLOURDE *et al.*, 2015). Segundo esses autores, espécies que apresentam essa dinâmica possuem mais vantagens e maiores chances de permanência na floresta durante a sucessão. Investindo mais no crescimento em altura, no

início do crescimento; e no aumento da resistência às injúrias físicas e biológicas enquanto crescem, durante os estágios mais avançados de sucessão.

Assim, o conhecimento de variações na densidade específica da madeira com a idade, tanto das espécies como das florestas, são importantes e devem ser consideradas nas estimativas de produtividade e estoque de biomassa, carbono e nutrientes (NAVARRO *et al.*, 2013; PLOURDES *et al.*, 2015).

Neste contexto, o presente trabalho teve como objetivo avaliar o crescimento radial e a produção de biomassa de 11 espécies arbóreas representativas de diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, levando em consideração a variação inter e intra específica da densidade da madeira nas estimativas da biomassa, visando contribuir com informações a respeito da dinâmica de crescimento e produtividade primária desse Bioma ímpar e altamente ameaçado.

Dados do monitoramento das cintas dendrométricas¹ (crescimento mensal em circunferência do tronco), do período de 2013-2014, foram utilizados para avaliar o crescimento acumulado em relação ao tempo (meses) nos diferentes estágios sucessionais da floresta, levando em consideração o tamanho do indivíduo, separados em classes diamétricas, buscando responder: *se o tamanho do indivíduo (classe de DAP) e/ou o estágio sucessional de desenvolvimento da floresta interfere na taxa de incremento lateral do tronco das espécies?*

Dados de crescimento anual, no período de 2011-2014, foram obtidos para o cálculo de produção de biomassa, por espécie, por estágio sucessional, considerando o DAP (classes de amplitude diamétrica) como co-variável, buscando responder: *se a produção de biomassa das espécies varia com o estágio sucessional e/ou com o tamanho do indivíduo (entre classes de DAP)?*

Amostras radiais do lenho das árvores selecionadas foram coletadas² para determinação da massa específica aparente da madeira, uma vez que a densidade da madeira é o segundo preditor mais importante para estimar biomassa acima do solo (CHAVE *et al.*, 2005); e para avaliar padrões de variação inter e intraespecíficos da densidade do lenho nos diferentes estágios sucessionais da floresta. As informações obtidas buscaram responder: (i)

¹ Ver capítulo 1 para mais detalhes sobre a metodologia de monitoramento das cintas dendrométricas.

² Ver capítulo 1 para mais detalhes sobre a metodologia de coleta.

se diferentes espécies apresentam diferentes comportamentos de variação na densidade da madeira? (ii) se as diferenças ou variações existentes mudam entre grupos ecológicos (pioneiras de rápido crescimento, pioneiras de crescimento lento, e secundárias tardias e/ou clímax), entre estágios sucessionais e/ou com o tamanho do indivíduo? E (iii) quais as implicações da mudança radial da densidade da madeira para a estimativa da produção de biomassa acima do solo?

2.3 METODOLOGIA

2.3.1 MEDIDA DE MASSA ESPECÍFICA APARENTE DA MADEIRA (DENSIDADE APARENTE DA MADEIRA - pap)

2.3.1.1 Densidade aparente (pap) ponderada

A pap ponderada foi calculada baseada na contribuição de cada segmento (de 80 μm) do raio amostrado em uma área transversal do tronco, assumindo fuste cilíndrico de raio igual ao do rolo de incremento coletado (WILLIAMSON e WIEMANN, 2010b; PLOURDE *et al.*, 2015). Atribuiu-se pesos para cada segmento baseado na porcentagem da área em seção transversal representada pelo seu segmento correspondente, esse peso foi então multiplicado pelo valor da massa específica aparente ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) aferida em aparelho de raio X no ponto correspondente. O somatório desses valores determinou a pap ponderada.

2.3.1.2 Variação radial da pap do tronco

A variação radial da pap do tronco, para cada indivíduo amostrado, foi avaliada de duas maneiras:

- 1) Através da variação da pap da madeira produzida nos primeiros e últimos anos de vida da árvore, calculada pela média das pap, aferidas em aparelho de raio X, nos primeiros dois centímetros de cada extremidade do raio (medula e casca).

2) Assumindo que a mudança radial da pap segue um modelo linear ($y = \beta_0 + \beta_1 \text{raio}$) (WILLIAMSON e WIEMANN, 2010b; PLOURDE *et al.*, 2015), calculou-se o ângulo de inclinação (β_1), por regressão linear simples, gerado com os dados de pap do lenho, aferidos em aparelho de raio X, no sentido medula-casca. Quanto maior o ângulo, maior a variação radial da pap do fuste; e quando o ângulo se aproximar de zero a variação será quase nula. A variação foi analisada no sentido medula-casca, assim quando o indivíduo apresentou uma variação crescente da pap no sentido medula-casca, o ângulo de inclinação foi considerado positivo, e quando a variação da pap foi decrescente, o valor do ângulo foi considerado negativo.

2.3.2 CÁLCULO DE BIOMASSA

Para estimar a biomassa acima do solo (BAS) foi utilizada a equação alométrica desenvolvida por Chave *et al.* (2005) para florestas úmidas, que considera as variáveis DAP (cm), altura (m) e densidade da madeira (g.cm^{-3}) como preditoras no modelo. Essa equação foi desenvolvida a partir de dados de florestas tropicais de 27 localidades diferentes, situadas entre as latitudes 12°S a 25°N, contemplando diferentes formações. Sendo recomendada sua utilização na estimativa da biomassa acima do solo para a Floresta Atlântica (VIEIRA *et al.*, 2008).

$$\text{BAS} = \exp(-2.977 + \ln(\rho \times \text{DAP}^2 \times H))$$

Os dados de BAS foram utilizados para a estimativa de produção de biomassa anual, individual, subtraindo a BAS de um ano pela BAS do ano anterior.

2.3.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As diferenças no crescimento médio acumulado em circunferência do tronco entre as espécies foram analisadas pelo teste de Kruskal-Wallis. Para avaliar a dinâmica de crescimento das espécies ao longo dos meses (período 2013-2014) em relação ao estágio sucessional e tamanho do indivíduo (ver apêndice 2 para classes de DAP), foi realizada uma análise em modelo linear generalizado (GLM), com medidas repetidas em um delineamento

hierarquizado, com estágio sucessional, classe de DAP aninhada ao estágio sucessional (DAP(estágio sucessional)) e tempo (24 meses) como fatores.

As diferenças das densidades médias ponderadas (ρ_{ap}) entre as espécies, e em cada espécie nos diferentes estágios sucessionais, foram avaliadas pela análise de variância (ANOVA) one-way.

Para determinar se a variação radial da densidade do lenho das espécies é estatisticamente significativa, foi realizado um teste t pareado com a variável ρ_{ap} nos primeiros e últimos anos de vida da árvore, e um teste t bicaudal com a variável inclinação (β_1). Utilizou-se ainda, o valor de inclinação para avaliar a intensidade da variação radial da densidade do fuste entre as espécies pelo teste de Kruskal-Wallis, não se preocupando se essa variação era crescente ou decrescente (valores em módulo); e uma ANOVA one-way para avaliar se o grau de inclinação varia entre os estágios sucessionais para a mesma espécie.

Para as espécies que apresentaram variação estatisticamente significativa na densidade do lenho ao longo do raio, foram ajustados dois modelos por regressão linear simples, o primeiro da ρ_{ap} do lenho ao longo do raio, que foi utilizado para gerar o segundo de ρ_{ap} ponderada do lenho pelo DAP. Este último foi utilizado para determinar o valor da densidade utilizada no cálculo de biomassa, segundo equação alométrica de Chave *et al.* (2005).

Para avaliar a dinâmica de produção de biomassa anual das espécies ao longo do tempo (período avaliado 2011-2014) em relação ao estágio sucessional e tamanho do indivíduo (classe DAP), foi realizada uma análise em modelo linear generalizado (GLM), com medidas repetidas em um delineamento hierarquizado, com estágio sucessional, classe de DAP aninhada ao estágio sucessional (DAP(estágio sucessional)) e tempo (4 anos) como fatores.

As premissas para os testes paramétricos foram respeitadas e quando necessário os dados foram transformados (\log_{10} ou raiz quadrada). As diferenças entre as médias avaliadas em todas as ANOVAs foram aferidas pelo teste LSD de Fischer. Em todos os testes foi assumido $p \leq 0,05$.

2.4 RESULTADOS

2.4.1 CRESCIMENTO ACUMULADO EM CIRCUNFERÊNCIA DO TRONCO ENTRE AS ESPÉCIES

As espécies arbóreas diferiram quanto ao crescimento médio acumulado em circunferência do tronco ($H= 99,2706$; $p<0,0001$; Fig. 2.1). No período de 2012 a 2014 (36 meses), dentre as espécies pioneiras de rápido crescimento destacam-se *Vochysia bifalcata* com 77,48 mm de crescimento médio acumulado nos três anos ($25,83 \text{ mm.ano}^{-1}$), com indivíduos chegando até 179,86 mm ($59,95 \text{ mm.ano}^{-1}$; DAP 41 cm); e *Miconia cinnamomifolia* com crescimento médio de 43,06 mm ($14,35 \text{ mm.ano}^{-1}$), máximo de 69,74 mm ($23,25 \text{ mm.ano}^{-1}$; DAP 12 cm).

As espécies pioneiras de crescimento lento variaram de 25,75 mm nos três anos ($8,58 \text{ mm.ano}^{-1}$) para *Pera glabrata* a 12,56 mm ($4,19 \text{ mm.ano}^{-1}$) para *Casearia obliqua*, com crescimento máximo nos três anos de 91,29 mm ($30,43 \text{ mm.ano}^{-1}$; DAP 11 cm) e 33,01 mm (11 mm.ano^{-1} ; DAP 20 cm), respectivamente.

As três espécies representantes de floresta madura apresentaram taxa e ritmo de crescimento similar, variando de 28 mm acumulados em circunferência ao longo dos três anos para *Sloanea guianensis* ($9,33 \text{ mm.ano}^{-1}$) a 22,47 mm para *Virola bicuhyba* ($7,49 \text{ mm.ano}^{-1}$), com crescimento máximo de 102,15 mm ($34,05 \text{ mm.ano}^{-1}$; DAP 27 cm) e 113,54 mm ($37,85 \text{ mm.ano}^{-1}$; DAP 48 cm), respectivamente.

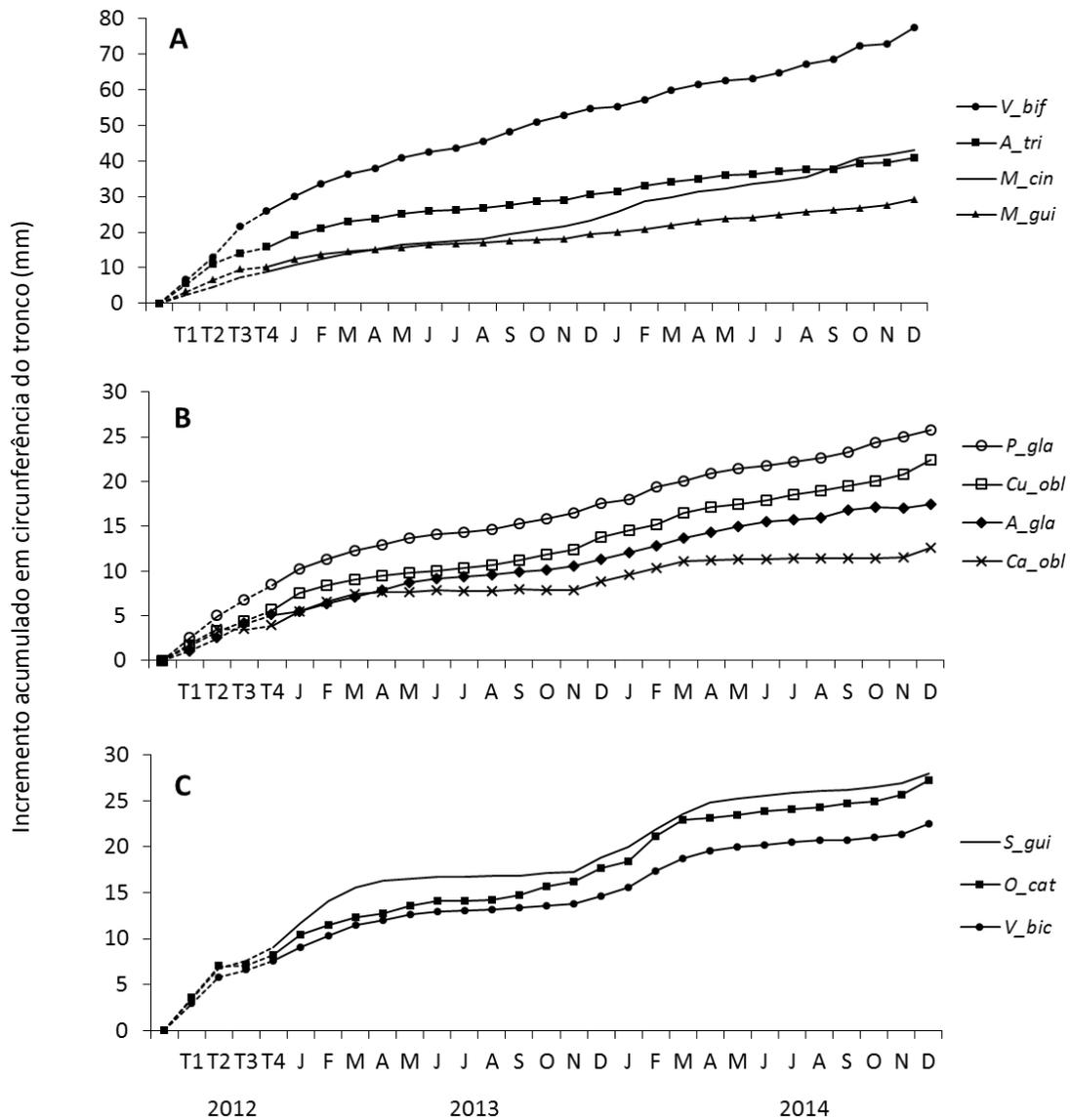


Figura 2. 1 - Crescimento acumulado em circunferência do tronco de 11 espécies arbóreas, num período de 36 meses (janeiro 2012 a dezembro de 2014), na Floresta Atlântica, no sul do Brasil. Os quatro primeiros valores (T1, T2, T3 e T4) correspondem às medições trimestrais realizadas em 2012. **A** = espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais de crescimento rápido (*V_bif* = *Vochysia bifalcata*; *A_tri* = *Alchornea triplinervia*; *M_cin* = *Miconia cinnamomifolia*; *M_gui* = *Matayba guianensis*); **B** = espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais de crescimento lento (*P_gla* = *Pera glabrata*; *Cu_obl* = *Cupania oblongifolia*; *A_gla* = *Alchornea glandulosa*; *Ca_obl* = *Casearia obliqua*); e **C** = espécies secundárias tardias e/ou climáticas (*S_gui* = *Sloanea guianensis*; *O_cat* = *Ocotea catharinensis*; *V_bic* = *Virola bicuhyba*).

2.4.2 CRESCIMENTO ACUMULADO EM CIRCUNFERÊNCIA DO TRONCO DAS ESPÉCIES ENTRE ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA

As espécies apresentaram diferentes dinâmicas de crescimento nos diferentes estágios sucessionais e, o efeito dos fatores estágio sucessional e classe diamétrica³ (que pode ser um indicativo da idade da árvore) variou entre as espécies (Figuras 2.2, 2.3 e 2.4 e Apêndice 5 (ANOVA)).

O crescimento acumulado em circunferência do tronco foi significativamente maior ($p < 0,05$) nas florestas mais alteradas e/ou nos estágios iniciais de sucessão florestal para as espécies *A. glandulosa*, *A. triplinervia*, *C. obliqua* e *P. glabrata*, no decorrer do tempo. Destas, apenas *C. obliqua* apresentou também variação significativa do crescimento em relação à classe diamétrica, com maior crescimento dos indivíduos com maior DAP (tempo x DAP(estag.sucessional)).

As espécies *M. guianensis*, *S. guianensis*, *V. bicuhyba* e *V. bifalcata* mostraram variação significativa do crescimento acumulado na interação dos fatores estágio sucessional, classe de DAP e tempo. O crescimento foi maior na floresta de 60 anos para *V. bifalcata*, na floresta de 75 anos para as espécies *M. guianensis* e *V. bicuhyba* e maior na de 90 anos para *S. guianensis*. No entanto, essa variação foi influenciada principalmente pelo tamanho dos indivíduos arbóreos (classe de DAP), onde os indivíduos das maiores classes diamétricas apresentaram maior crescimento para as espécies *M. guianensis* (classe 3 = acima de 30 cm de DAP) e *V. bicuhyba* (classe 4 = acima de 40 cm); e das classes intermediárias para as espécies *S. guianensis* (classe 2 = 20-30 cm) e *V. bifalcata* (classe 3 = 40-60 cm).

A espécie *C. oblongifolia* não apresentou variação significativa no seu crescimento acumulado em relação ao estágio sucessional ou às classes de DAP.

³ Ver Apêndice 4 para classes diamétricas de todas as espécies.

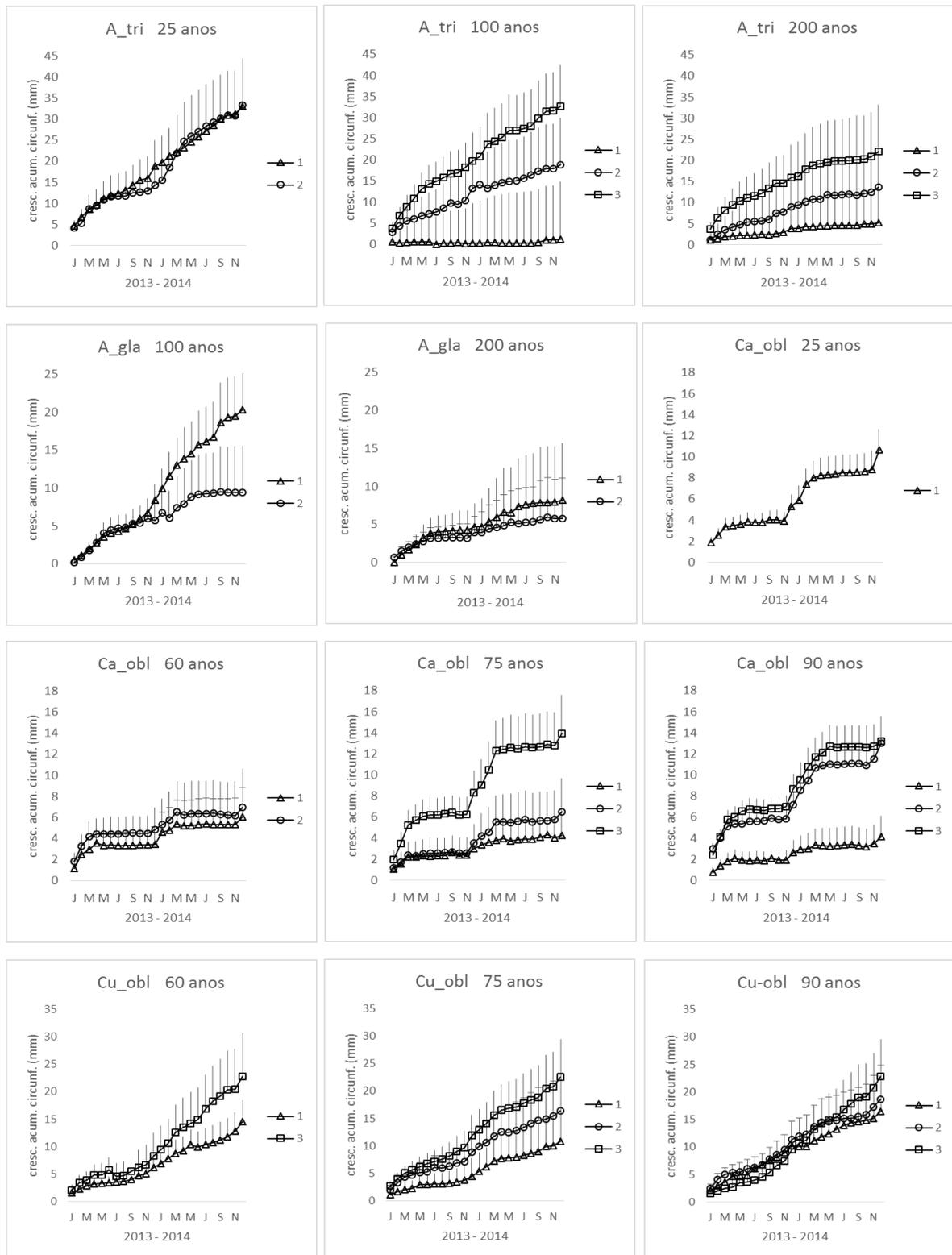


Figura 2. 2 - Crescimento médio acumulado em circunferência do tronco (\pm EP) por estágio sucessionais (25, 60, 75 e 90 anos após distúrbio; mais de 100 e 200 anos sem corte raso) e classe de DAP (1, 2 e 3), de *Alchornea triplinervia* (A_tri), *Alchornea glandulosa* (A_gla), *Casearia obliqua* (Ca_obl) e *Cupania oblongifolia* (Cu_obl) na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil. As classes de DAP e os estágios sucessionais variaram entre as espécies. Classes de DAP: A_tri = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm e 3) >25 cm; A_gla = 1) <25 cm e 2) >25 cm; Ca_obl = 1) <10 cm, 2) 10-15 cm e 3) >15 cm; Cu_obl = 1) <15 cm, 2) 15-21 cm e 3) >22 cm.

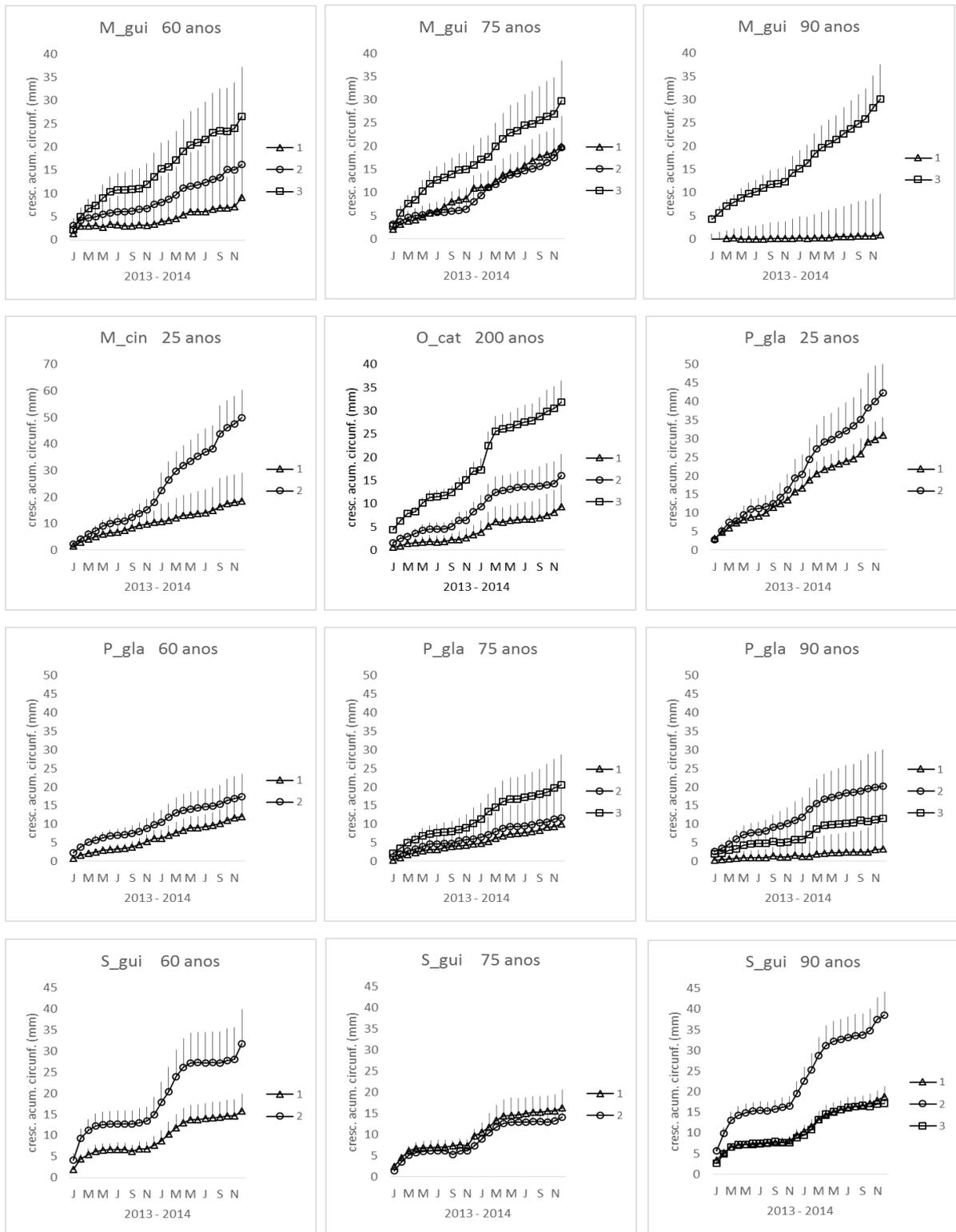


Figura 2.3 - Crescimento médio acumulado em circunferência do tronco (\pm EP) por estágio sucessional (25, 60, 75 e 90 anos após distúrbio; mais de 200 anos sem corte raso) e classe de DAP (1, 2 e 3), de *Matayba guianensis* (M_gui), *Miconia cinnamomifolia* (M_cin), *Ocotea catharinensis* (O_cat), *Pera glabrata* (P_gla) e *Sloanea guianensis* (S_gui) na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil. As classes de DAP e os estágios sucessionais variaram entre as espécies. Classes de DAP: M_gui = 1) <15 cm, 2) 15-30 cm e 3) >30 cm; M_cin = 1) <10 cm e 2) >10 cm; O_cat = 1) <15 cm, 2) 15-30 cm e 3) >35 cm; P_gla = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm e 3) >25 cm; S_gui = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm e 3) 25-40 cm.

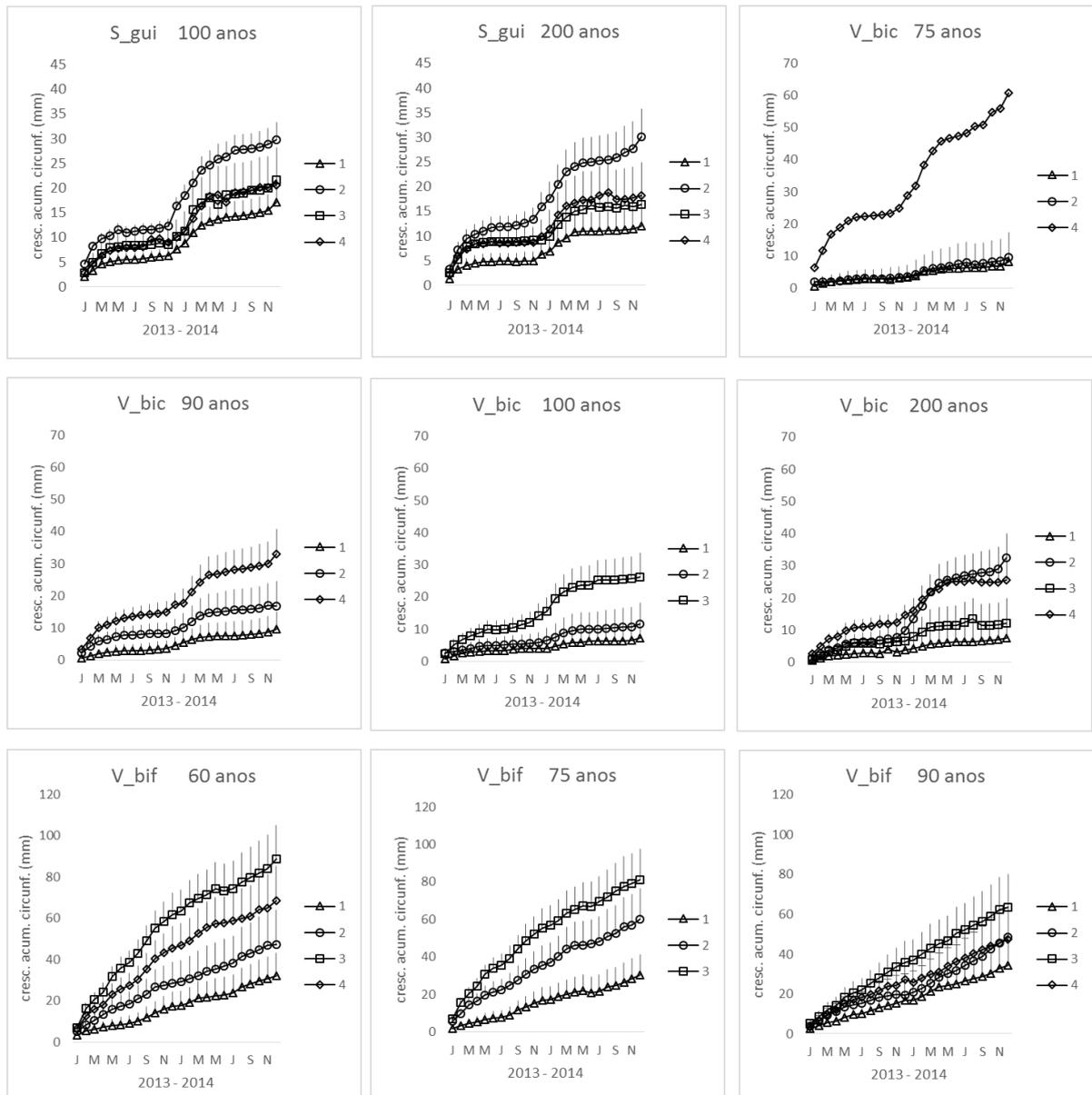


Figura 2. 4 - Crescimento médio acumulado em circunferência do tronco (\pm EP) por estágio sucessionais (25, 60, 75 e 90 anos após distúrbio; mais de 100 e 200 anos sem corte raso) e classe de DAP (1, 2, 3 e 4), de *Sloanea guianensis* (S_gui), *Virola bicuhyba* (V_bic) e *Vochysia bifalcata* (V_bif) na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil. As classes de DAP e os estágios sucessionais variaram entre as espécies. Classes de DAP: S_gui = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm, 3) 25-40 cm e 4) >40 cm; V_bic = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm, 3) 30-40 cm e 4) >40 cm; V_bif = 1) <25 cm, 2) 25-40 cm, 3) 40-60 cm e 4) >60 cm.

Avaliando o conjunto das espécies nos diferentes estágios sucessionais, observou-se uma redução gradativa no incremento diamétrico médio individual em relação à idade da floresta, variando de $4,34 \text{ mm}\cdot\text{ano}^{-1}$ na floresta jovem (25 anos em pouso) a $2,36 \text{ mm}\cdot\text{ano}^{-1}$ na floresta madura (Tabela 2.3).

2.4.3 VARIAÇÃO INTER E INTRAESPECÍFICA DA DENSIDADE APARENTE (ρ_{ap}) DA MADEIRA NOS ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA

A densidade média ponderada da madeira por indivíduo entre todas as espécies variou até duas vezes, sendo o menor valor encontrado para *A. triplinervia* ($0,47 \text{ g.cm}^{-3}$) e o maior valor para *P. glabrata* ($0,97 \text{ g.cm}^{-3}$). Visualmente, pela Figura 2.5, é possível separar as espécies em dois grupos de acordo com a ρ_{ap} : um grupo com densidade menor que $0,7 \text{ g.cm}^{-3}$, o qual inclui *A. glandulosa*, *A. triplinervia*, *V. bifalcata*, *V. bicuhyba* e *O. catharinensis*; e um grupo de espécies que apresenta densidade do lenho maior que $0,7 \text{ g.cm}^{-3}$, formado por *C. obliqua*, *C. oblongifolia*, *M. guianensis*, *M. cinnamomifolia* e *P. glabrata* (Tab. 2.1). Esses dois grupos apresentaram correlação inversa significativa ($r_s = -0,256$; $p = 0,002$) com o incremento médio em circunferência do tronco, ou seja, em geral, espécies com alta densidade da madeira ($>0,7 \text{ g.cm}^{-3}$) apresentaram crescimento mais lento, enquanto espécies de baixa densidade da madeira ($<0,7 \text{ g.cm}^{-3}$) apresentaram maior crescimento.

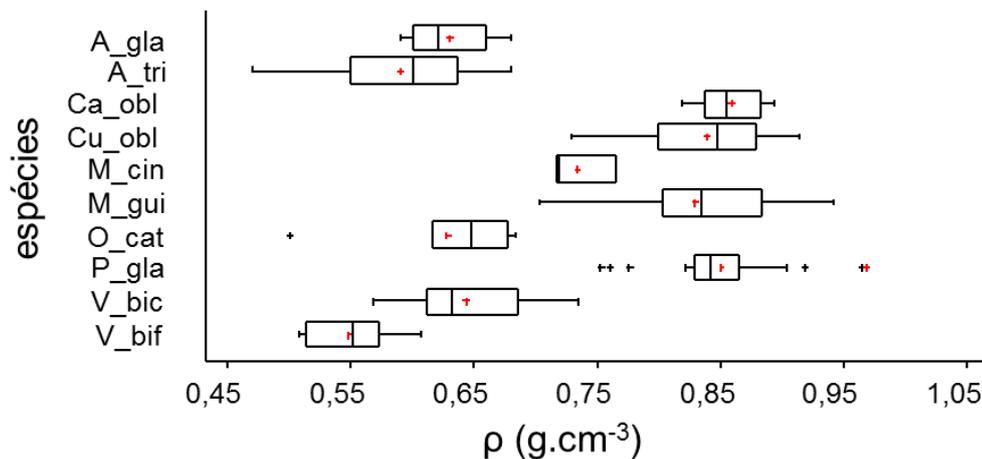


Figura 2. 5 - Variação da densidade aparente da madeira de dez espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no litoral norte do Paraná.

Pera glabrata e *V. bicuhyba* apresentaram diferenças significativas ($p \leq 0,05$) na densidade média ponderada da madeira em relação ao estágio sucessional, sendo que a densidade média aumentou do estágio sucessional inicial para o mais avançado, para a espécie *P. glabrata*, e diminuiu para *V. bicuhyba* (Tabela 2.1). Apenas *C. oblongifolia* apresentou aumento significativo ($p < 0,01$) da densidade média ponderada com o aumento do

DAP (dados não apresentados); as demais espécies não apresentaram variação estatisticamente significativa da densidade média ponderada em relação ao DAP e/ou ao estágio sucessional (Fig. 2.6).

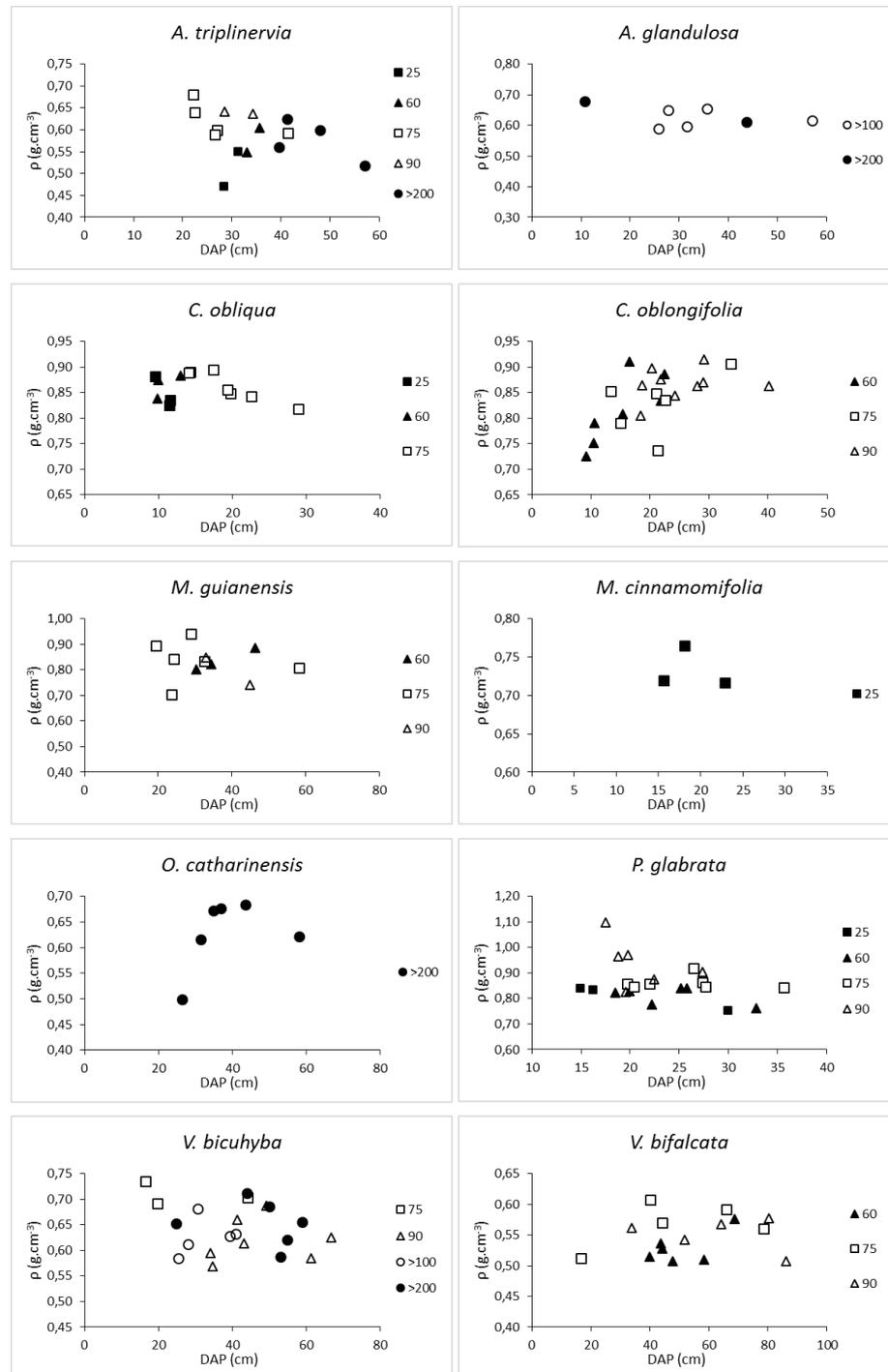


Figura 2. 6 - Variação da densidade aparente da madeira em dez espécies arbóreas, com diferentes DAP (cm), em diferentes estágios sucessionais (25, 60, 75, 90 anos após distúrbio, mais de 100 e 200 sem distúrbio) da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná.

Com os perfis densitométricos da seção radial da madeira do fuste (análise de raio X), verificou-se uma variabilidade dos dados confirmando uma tendência de crescimento ou diminuição da massa específica aparente ao longo da seção radial, no sentido medula-casca (Apêndice 6). *Cupania oblongifolia*, *M. guianensis*, *O. catharinensis*, *Virola bicuhyba*, *V. bifalcata*, *C. obliqua* e *P. glabrata* apresentam variação radial da densidade estatisticamente significativa ($p < 0,05$), por meio da variação produzida nos primeiros e últimos anos de vida da árvore (Tabela 2.1); sendo que as cinco primeiras espécies apresentaram um padrão de variação crescente da densidade em relação à idade, enquanto *C. obliqua* e *P. glabrata* apresentaram maiores densidades na região da medula e menores valores na região da casca (variação decrescente).

O estágio sucessional da floresta influenciou de maneira diferente o aumento da variação radial da densidade para as espécies *V. bifalcata* e *V. bicuhyba*. Os indivíduos de *V. bifalcata* apresentaram maior variação nas florestas mais avançadas, enquanto os de *V. bicuhyba* tiveram diferenças na densidade radial apenas na floresta com 75 anos após distúrbio, não apresentando variação nos demais estágios (90, 100 e 200 anos) (Tabela 2.1). *Cupania oblongifolia* apresentou diferença radial significativa da densidade da madeira no estágio sucessional mais avançado (90 anos), porém o aumento nessa variação radial, muito provavelmente, está relacionado ao aumento no DAP.

Outra variável utilizada para avaliar o grau de variação radial da densidade do fuste foi o ângulo de inclinação (β_1) gerado entre os valores de densidade ao longo do raio no sentido medula-casca. Quanto maior o ângulo, maior a variação, e quando o ângulo se aproxima de zero a variação é quase nula. As espécies *C. oblongifolia*, *M. guianensis*, *O. catharinensis*, *P. glabrata*, *Virola bicuhyba* e *V. bifalcata* apresentaram ângulo de inclinação estatisticamente diferente de zero ($p < 0,05$). *Pera glabrata* e *C. oblongifolia* apresentaram as maiores inclinações (variação radial da densidade da madeira do fuste mais pronunciada); *O. catharinensis*, *M. cinnamomifolia* e *C. obliqua* apresentaram grau de inclinação intermediário; e *A. triplinervia*, *A. glandulosa*, *V. bicuhyba*, *V. bifalcata* e *M. guianensis* apresentaram inclinação baixa ou nula (Tabela 2.1).

Tabela 2. 1 - Média da densidade aparente (pap) ponderada e da variação radial da pap no fuste: (RM) região próxima à medula, (RC) região próxima à casca; e coeficiente angular (β_1); e seus respectivos desvios padrão; de dez espécies florestais em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná, Brasil.

Espécies	Estágio sucessional (anos)	DAP (cm)	pap ponderada (g.cm ⁻³)	pap (RM) (g.cm ⁻³)	pap (RC) (g.cm ⁻³)	β_1 (x 0,001)
<i>Alchornea glandulosa</i>	Todos os	30,3 (13,7)	0,63 (0,09)bc	0,64 (0,13)A	0,61 (0,09)A	1,7 (6,6)abc ^{ns}
<i>Alchornea triplinervia</i>	estágios	36,2 (11,7)	0,59 (0,05)b	0,56 (0,07)A	0,58 (0,05)A	0,7 (4,4)a ^{ns}
<i>Casearia obliqua</i>		15,6 (5,8)	0,86 (0,03)e	0,88 (0,03)B	0,85 (0,04)A	-5,4 (10,4)bc ^{ns}
<i>Cupania oblongifolia</i>		21,1 (7,5)	0,84 (0,05)e	0,77 (0,07)A	0,85 (0,07)B	18,9 (21,3)d ^{**}
<i>Matayba guianensis</i>		36,0 (11,4)	0,83 (0,07)e	0,77 (0,11)A	0,83 (0,11)B	3,6 (4,1)abc [*]
<i>Miconia cinnamomifolia</i>		18,9 (3,7)	0,73 (0,03)d	0,72 (0,01)A	0,72 (0,01)A	-1,3 (6,6)abcd ^{ns}
<i>Ocotea catharinensis</i>		38,6 (11,2)	0,63 (0,04)c	0,56 (0,10)A	0,65 (0,09)B	7,9 (3,9)cd ^{**}
<i>Pera glabrata</i>		23,2 (5,4)	0,85 (0,06)e	0,94 (0,09)B	0,80 (0,05)A	-17,4 (9,6)d ^{***}
<i>Virola bicuhyba</i>		40,3 (13,9)	0,64 (0,05)c	0,61 (0,04)A	0,66 (0,06)B	4,5 (4,8)ab ^{***}
<i>Vochysia bifalcata</i>		54,7 (18,5)	0,55 (0,03)a	0,50 (0,04)A	0,57 (0,05)B	3,5 (3,1)abc ^{***}
<i>Alchornea glandulosa</i>	100	35,5 (12,6)	0,62 (0,04)a	0,61 (0,11)A	0,59 (0,07)A	2,1 (8,0)a
	200	27,2 (23,2)	0,64 (0,05)a	0,72 (0,01)A	0,65 (0,01)A	0,7 (0,5)a
<i>Alchornea triplinervia</i>	25	29,8 (2,0)	0,51 (0,06)a	0,53 (0,05)A	0,49 (0,05)A	-1,4 (0,6)a
	60	34,4 (1,8)	0,58 (0,04)a	0,49 (0,07)A	0,58 (0,05)A	4,2 (0,4)a
	75	27,9 (7,9)	0,62 (0,04)a	0,63 (0,04)A	0,62 (0,04)A	-2,1 (6,3)a
	90	31,4 (4,1)	0,64 (0,01)a	0,61 (0,03)A	0,63 (0,00)A	1,3 (3,1)a
	200	46,4 (7,9)	0,58 (0,05)a	0,52 (0,07)A	0,57 (0,04)A	3,1 (1,9)a
<i>Casearia obliqua</i>	25	10,9 (1,1)	0,87 (0,02)a	0,88 (0,02)A	0,84 (0,04)A	-13,3 (14,7)a
	60	11,0 (1,8)	0,86 (0,03)a	0,86 (0,03)A	0,85 (0,03)A	-2,2 (14,5)a
	75	19,5 (5,1)	0,85 (0,03)a	0,88 (0,03)A	0,84 (0,04)A	-3,5 (5,8)a
<i>Cupania oblongifolia</i>	60	15,2 (5,4)	0,82 (0,07)a	0,76 (0,09)A	0,82 (0,07)B	18,0 (17,5)a
	75	21,2 (7,2)	0,83 (0,06)a	0,77 (0,08)A	0,83 (0,07)A	14,9 (29,1)a
	90	25,2 (6,6)	0,87 (0,02)a	0,77 (0,06)A	0,89 (0,05)B	21,9 (20,4)a
<i>Matayba guianensis</i>	60	37,0 (8,3)	0,84 (0,04)a	0,78 (0,04)A	0,84 (0,03)A	2,0 (2,7)a
	75	33,4 (14,2)	0,84 (0,08)a	0,79 (0,07)A	0,85 (0,09)A	3,0 (4,5)a
	90	40,9 (6,9)	0,79 (0,08)a	0,71 (0,15)A	0,79 (0,12)B	7,7 (2,5)a
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	25	18,9 (3,7)	0,73 (0,03)	0,72 (0,01)A	0,72 (0,01)A	-2,3 (4,4)
<i>Ocotea catharinensis</i>	100	37,3 (6,1)	0,66 (0,03)a	0,58 (0,03)A	0,70 (0,04)A	9,0 (2,2)a
	200	39,8 (16,5)	0,60 (0,09)a	0,54 (0,15)A	0,60 (0,11)A	6,7 (5,4)a
<i>Pera glabrata</i>	25	20,4 (8,3)	0,81 (0,06)ab	0,91 (0,06)B	0,78 (0,05)A	-21,9 (12,3)a
	60	24,1 (5,1)	0,81 (0,04)a	0,89 (0,08)B	0,77 (0,03)A	-13,0 (11,6)a
	75	25,6 (5,5)	0,86 (0,03)bc	1,00 (0,05)B	0,83 (0,03)A	-20,3 (7,7)a
	90	20,9 (3,6)	0,91 (0,09)c	0,94 (0,11)B	0,82 (0,07)A	-15,8 (8,4)a
<i>Virola bicuhyba</i>	75	26,8 (15,2)	0,71 (0,03)b	0,64 (0,05)A	0,73 (0,02)B	12,5 (6,1)b
	90	47,3 (12,7)	0,62 (0,04)a	0,58 (0,04)A	0,64 (0,07)A	2,8 (3,6)a
	100	31,7 (6,9)	0,63 (0,04)a	0,59 (0,04)A	0,64 (0,06)A	4,0 (3,5)ab
	200	47,6 (12,3)	0,65 (0,04)ab	0,62 (0,04)A	0,67 (0,06)A	2,8 (2,4)ab
<i>Vochysia bifalcata</i>	60	50,4 (10,9)	0,53 (0,03)a	0,50 (0,02)A	0,54 (0,07)B	2,2 (2,3)a
	75	51,7 (22,4)	0,57 (0,04)a	0,51 (0,04)A	0,59 (0,03)B	4,9 (3,4)a
	90	63,3 (21,3)	0,55 (0,03)a	0,49 (0,04)A	0,59 (0,04)B	3,8 (3,5)a

Médias seguidas pela mesma letra minúscula na vertical e maiúscula na horizontal, não diferem estatisticamente pelo teste Fisher LSD a 5% de probabilidade.

^{ns} = não significativo; * = p<0,05; ** = p<0,005 e *** = p<0,0001 pelo teste t bicaudal para a variável inclinação (β_1).

Casearia obliqua e *P. glabrata* apresentaram, em média, ângulos de inclinação negativos, ou seja, uma tendência de variação radial decrescente (no sentido medula-casca) da densidade da madeira do tronco, enquanto que a maioria das espécies apresentou variação radial crescente da densidade aparente da madeira. *Virola bicuhyba* apresentou diferenças no grau de inclinação nos diferentes estágios sucessionais, mostrando uma maior variação da densidade radial (expressado por um ângulo maior) no estágio mais jovem de sucessão florestal (Tabela 2.1). Enquanto que as espécies *C. oblongifolia*, *P. glabrata* e *V. bifalcata* apresentaram diferenças no grau de inclinação em relação ao DAP (dados não apresentados), mostrando maior variação radial da densidade aparente na menor classe de DAP (indivíduos com até 15 cm, 20 cm e 40 cm de DAP, respectivamente).

2.4.4 VARIAÇÃO RADIAL DA DENSIDADE ENTRE GRUPOS ECOLÓGICOS

A variação radial na densidade da madeira apresentou forte relação com a taxa de crescimento e a densidade média da madeira. Espécies pioneiras de crescimento lento apresentaram uma variação radial na densidade do lenho muito maior que as espécies de crescimento intermediário (formado pelo grupo das espécies da floresta madura), e as espécies de crescimento rápido (menor variação radial) ($H=39,2$; $p < 0,0001$) (Fig 2.7A). Assim, espécies com alta densidade da madeira ($> 0,7 \text{ g.cm}^{-3}$) também apresentaram maior variação radial da densidade quando comparadas com as espécies de baixa densidade da madeira ($< 0,7 \text{ g.cm}^{-3}$) ($H=38,0$; $p= 0,0001$) (Fig 2.7B).

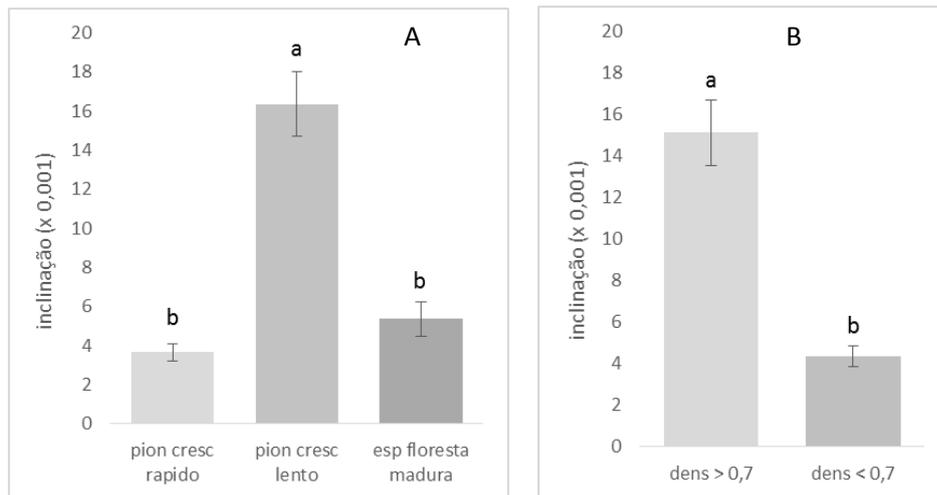


Figura 2. 7 - Diferenças na média de inclinação (que expressa a variação radial da densidade aparente da madeira) entre espécies pioneiras de crescimento rápido, lento e espécies de floresta madura (A, variável crescimento); e entre espécies com pap menor e maior que 0,7 g.cm⁻³ (B, variável densidade da madeira). O teste de Kruskal-Wallis foi usado para comparar os grupos. As barras indicam o erro padrão da média.

2.4.5 PRODUÇÃO DE BIOMASSA DAS ESPÉCIES NOS DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA

A produção de biomassa variou entre as espécies; e os fatores idade da floresta e tamanho do indivíduo (classe de DAP) influenciaram nessa dinâmica. De maneira geral, indivíduos arbóreos maiores (classes de DAP) tenderam a produzir maior quantidade de biomassa anual (Figuras 2.8, 2.9 e 2.10; Tabela 2.2; Apêndice 7 (ANOVA)).

A espécie que apresentou maior produção anual de biomassa foi *V. bifalcata*, com média de 33,3 kg.ano⁻¹.árvore⁻¹ e biomassa média acumulada acima do solo de 854,9 kg.árvore⁻¹, chegando a produzir em média até 92 kg.ano⁻¹ (indivíduos com DAP>60 cm, na floresta de 60 anos) (Fig. 2.10). Em seguida, *O. catharinensis*, *M.guianensis*, *V. bicuhyba* e *S. guianensis*, com produção média anual de 13,9 kg, 10,5 kg, 8,5 kg e 6,3 kg, respectivamente (Figuras 2.9 e 2.10). *Casearia obliqua* foi a espécie que apresentou a menor produção média de biomassa acima do solo (1,7 kg.ano⁻¹.árvore⁻¹) (Fig. 2.8).

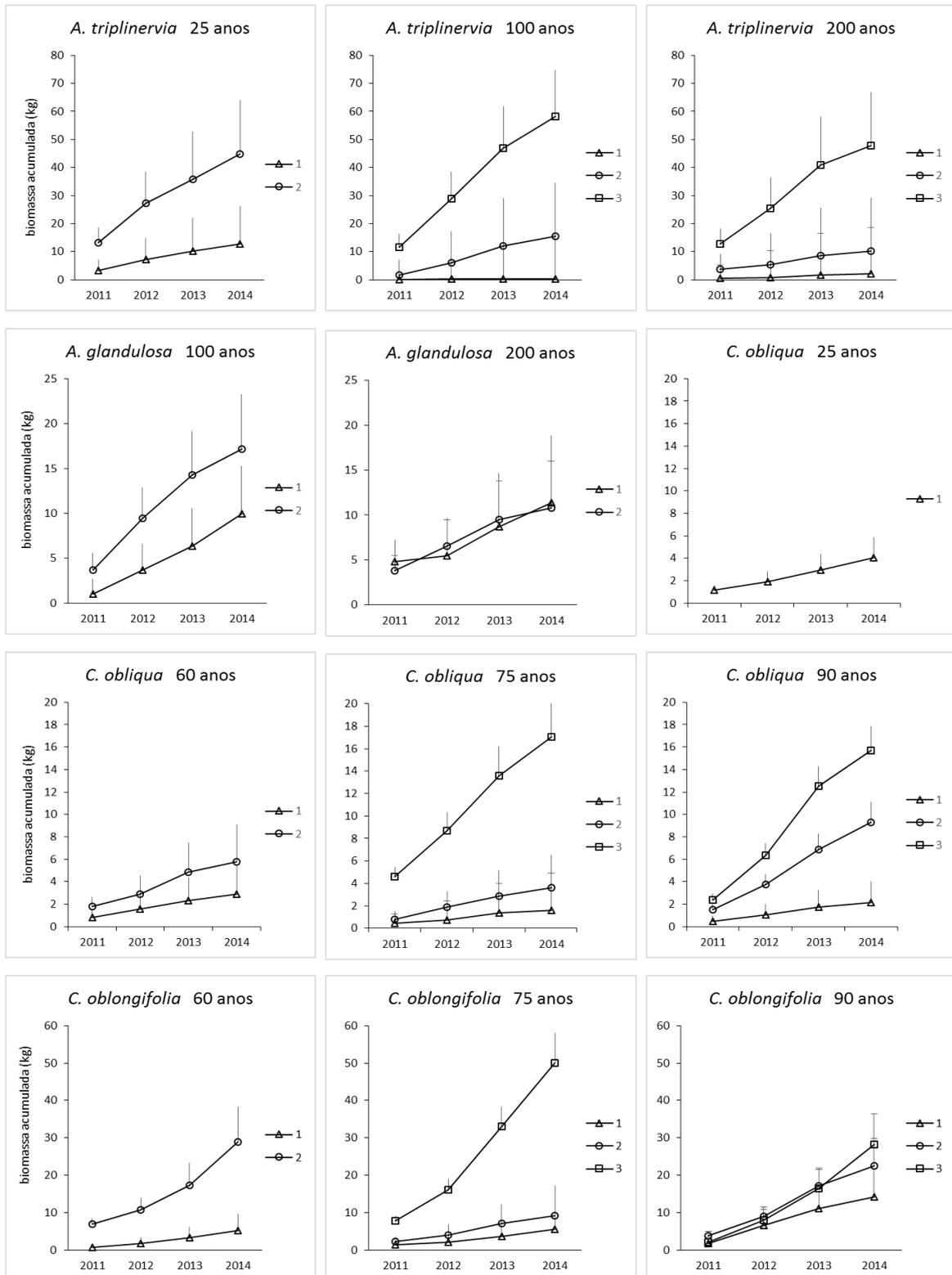


Figura 2. 8 - Produção média acumulada de biomassa (\pm EP) por estágio sucessional (idade aproximada da floresta após último distúrbio (25, 60, 75 e 90 anos; e mais de 100 e 200 anos sem corte raso) e classe de DAP (1, 2 e 3) de *A. triplinervia*, *A. glandulosa*, *C. obliqua* e *C. oblongifolia* na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil. As classes de DAP e os estágios sucessionais variaram entre as espécies. Classes de DAP: *A. triplinervia* = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm e 3) >25 cm; *A. glandulosa* = 1) <25 cm e 2) >25 cm; *C. obliqua* = 1) <10 cm, 2) 10-15 cm e 3) >15 cm; *C. oblongifolia* = 1) <15 cm, 2) 15-21 cm e 3) >22 cm.

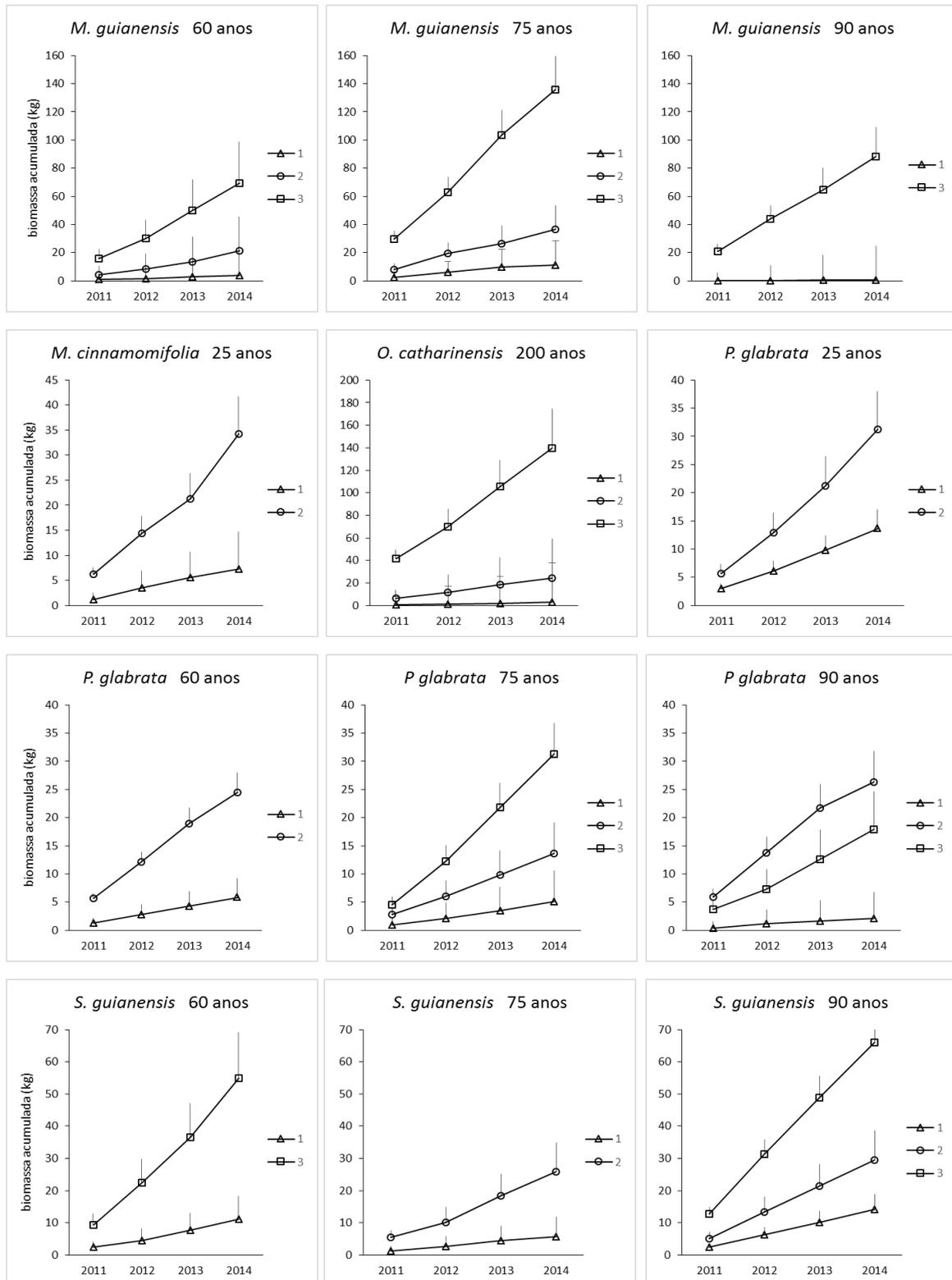


Figura 2. 9 - Produção média acumulada de biomassa (\pm EP) por estágio sucessional (25, 60, 75 e 90 anos após distúrbio; mais de 200 anos sem corte raso) e classe de DAP (1, 2 e 3), de *M. guianensis*, *M. cinnamomifolia*, *O. catharinensis*, *P. glabrata* e *S. guianensis* na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil. As classes de DAP e os estágios sucessionais variaram entre as espécies. Classes de DAP: *M. guianensis* = 1) <15 cm, 2) 15-30 cm e 3) >30 cm; *M. cinnamomifolia* = 1) <10 cm e 2) >10 cm; *O. catharinensis* = 1) <15 cm, 2) 15-30 cm e 3) >35 cm; *P. glabrata* = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm e 3) >25 cm; *S. guianensis* = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm e 3) 25-40 cm.

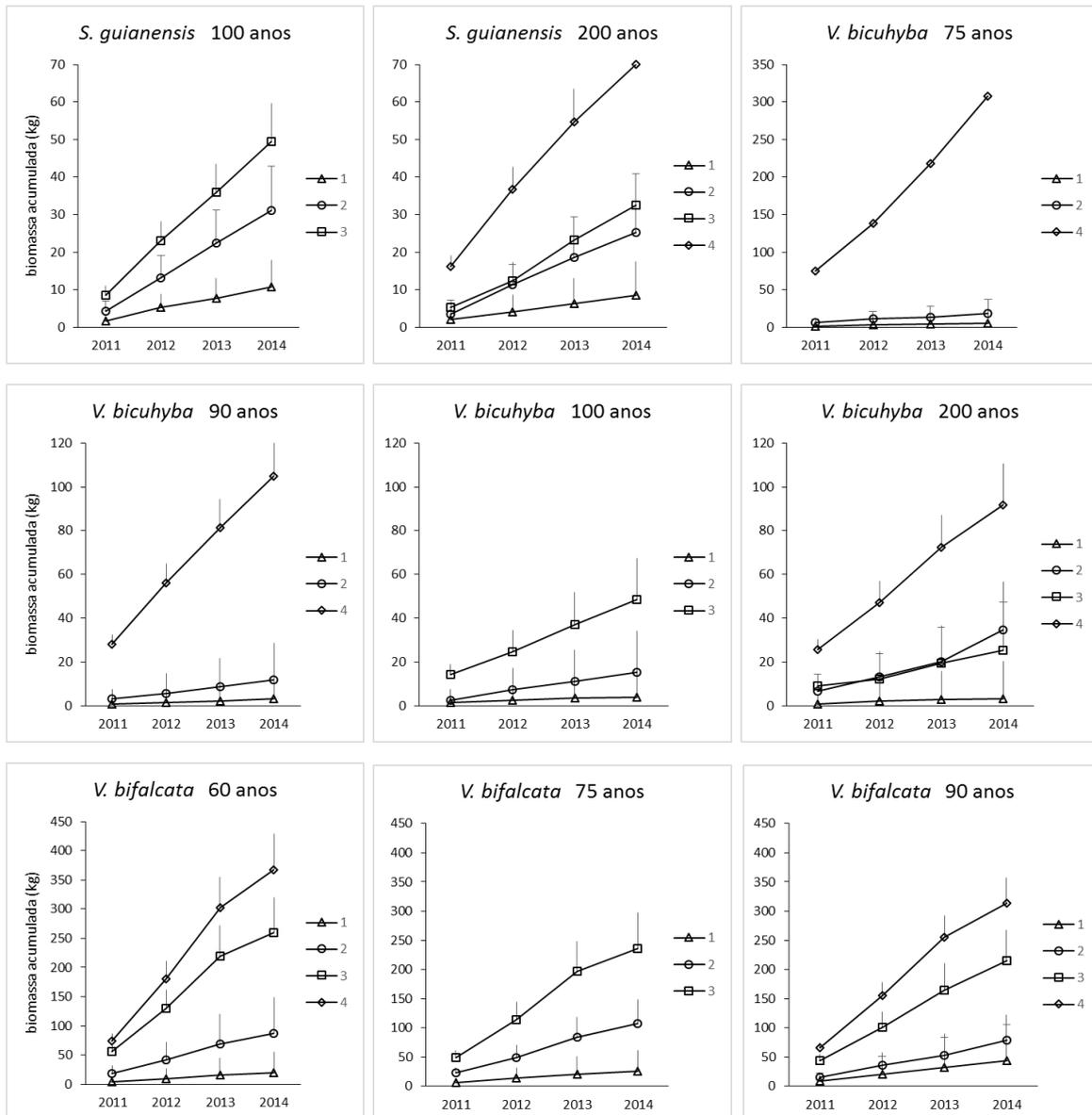


Figura 2. 10 - Produção média acumulada de biomassa (\pm EP) por estágio sucessional (25, 60, 75 e 90 anos após distúrbio; mais de 100 e 200 anos sem corte raso) e classe de DAP (1, 2, 3 e 4), de *S. guianensis*, *V. bicuhyba* e *V. bifalcata* na Floresta Atlântica, Paraná, Brasil. As classes de DAP e os estágios sucessionais variaram entre as espécies. Classes de DAP: *S. guianensis* = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm, 3) 25-40 cm e 4) >40 cm; *V. bicuhyba* = 1) <15 cm, 2) 15-25 cm, 3) 30-40 cm e 4) >40 cm; *V. bifalcata* = 1) <25 cm, 2) 25-40 cm, 3) 40-60 cm e 4) >60 cm.

A produção média de biomassa por árvore, por classe diamétrica, tendeu a diminuir com o avanço dos estágios sucessionais para as espécies *A. triplinervia*, *P. glabrata*, *V. bicuhyba* e *V. bifalcata*. Por exemplo, indivíduos de *V. bifalcata* com porte entre 40-60 cm de DAP produziram em média 65 kg de biomassa.ano⁻¹ na floresta de 60 anos, enquanto indivíduos da mesma espécie, com o mesmo porte arbóreo produziram em torno de 54 kg.ano⁻¹ de biomassa na floresta de 90 anos (Fig. 2.10). Indivíduos de *A. triplinervia*, com DAP

entre 15-25 cm, produziram de 3 a 4 vezes mais biomassa na floresta de 25 anos que nas florestas mais avançadas (100 e 200 anos) (Fig. 2.8).

As espécies *C. obliqua*, *C. oblongifolia*, *M. guianensis* e *S. guianensis* apresentaram aumento na produção média de biomassa com o avanço dos estágios sucessionais. Isso ocorreu principalmente pela presença de indivíduos maiores nos estágios mais avançados. Porém, na mesma classe diamétrica, a produção de biomassa tendeu a diminuir com o avanço dos estágios sucessionais para as espécies *C. obliqua* e *C. oblongifolia* (Fig. 2.8); permaneceu constante para *S. guianensis*; e aumentou em *M. guianensis* (Figs. 2.9 e 2.10).

Não foram observadas diferenças significativas na produção de biomassa em relação ao DAP e estágio sucessional para *A. glandulosa*. Já as espécies *O. catharinensis* e *M. cinnamomifolia* foram avaliadas em apenas um estágio sucessional.

No geral, a produção de biomassa arbórea individual (kg) tendeu a aumentar do estágio inicial de sucessão florestal (25 anos; 4 kg.ano⁻¹) até a floresta com 90 anos após distúrbio (12 kg.ano⁻¹), com uma pequena queda na produção de biomassa na floresta de 100 anos (6 kg.ano⁻¹) e estabilização na floresta madura (8 kg.ano⁻¹) (Tabela 2.3). O mesmo comportamento foi observado para o estoque total de biomassa individual. Esse comportamento está relacionado principalmente com a variação da altura dos indivíduos arbóreos avaliados nessas tipologias; a qual está diretamente relacionada com a mudança (substituição) na composição das espécies, da floresta secundária avançada (90 anos) para a floresta com menos distúrbio, que não sofreu corte raso há, pelo menos, mais de 100 anos.

Tabela 2. 2 - Tamanho médio (\pm DP) (altura e diâmetro a altura do peito), massa específica aparente da madeira (ρ), incremento diamétrico médio (IDM) e biomassa acima do solo (BAS) por árvore, de onze espécies da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná, Brasil.

Espécie	A_gla (n=13)	A_tri (n=29)	Ca_obl (n=55)	Cu_obl (n=44)	M_gui (n=30)	M_cin (n=10)
Altura (m)	11,54 (\pm 1,94)	10,28 (\pm 2,15)	9,87 (\pm 2,34)	10,68 (\pm 2,25)	12,53 (\pm 2,78)	9,30 (\pm 1,16)
DAP (cm)	24,23 (\pm 9,70)	19,03 (\pm 10,38)	11,85 (\pm 4,15)	15,33 (\pm 6,28)	22,14 (\pm 12,80)	11,87 (\pm 4,84)
ρ (g.cm ⁻³)	0,63 (\pm 0,09)	0,59 (\pm 0,05)	0,86 (\pm 0,03)	0,84 (\pm 0,05)	0,83 (\pm 0,07)	0,73 (\pm 0,03)
IDM (mm)	1,69 (\pm 1,20)	3,46 (\pm 3,41)	1,35 (\pm 0,96)	2,13 (\pm 1,67)	2,88 (\pm 2,52)	5,03 (\pm 3,76)
BAS total/árvore (kg)	261,14 (\pm 205,38)	157,80 (\pm 203,85)	75,81 (\pm 75,92)	141,21 (\pm 141,22)	409,42 (\pm 518,69)	58,96 (\pm 54,39)
BAS méd. anual/árvore (kg.ano ⁻¹)	3,02 (\pm 2,41)	5,79 (\pm 8,97)	1,67 (\pm 1,84)	4,10 (\pm 4,08)	10,51 (\pm 14,05)	5,19 (\pm 5,29)
BAS 2011 (kg.ano ⁻¹)**	3,09 (\pm 3,26)	5,57 (\pm 9,62)	1,37 (\pm 1,66)	2,63 (\pm 3,33)	9,41 (\pm 13,00)	3,71 (\pm 3,92)
BAS 2012 (kg.ano ⁻¹)	3,07 (\pm 3,32)	6,65 (\pm 10,91)	1,59 (\pm 1,90)	3,24 (\pm 4,16)	10,90 (\pm 13,16)	5,25 (\pm 5,43)
BAS 2013 (kg.ano ⁻¹)	3,35 (\pm 2,74)	6,66 (\pm 11,62)	2,19 (\pm 2,65)	5,11 (\pm 6,58)	11,15 (\pm 17,04)	4,51 (\pm 4,48)
BAS 2014 (kg.ano ⁻¹)	2,58 (\pm 2,43)	4,27 (\pm 5,84)	1,50 (\pm 1,75)	5,41 (\pm 7,60)	11,33 (\pm 14,98)	7,29 (\pm 8,36)

Espécie	O_cat (n=9)	P_gla (n=43)	S_gui (n=91)	V_bic (n=55)	V_bif (n=56)
Altura (m)	12,89 (\pm 3,62)	11,26 (\pm 2,69)	11,19 (\pm 2,37)	12,15 (\pm 2,92)	14,77 (\pm 3,59)
DAP (cm)	26,41 (\pm 16,28)	16,16 (\pm 7,85)	18,77 (\pm 11,49)	23,87 (\pm 14,39)	35,31 (\pm 20,63)
ρ (g.cm ⁻³)	0,63 (\pm 0,04)	0,85 (\pm 0,06)	0,82*	0,64 (\pm 0,05)	0,55 (\pm 0,03)
IDM (mm)	3,04 (\pm 2,06)	2,67 (\pm 2,25)	2,85 (\pm 1,78)	2,54 (\pm 2,40)	7,69 (\pm 4,92)
BAS total/árvore (kg)	516,78 (\pm 732,38)	166,39 (\pm 174,19)	252,07 (\pm 355,94)	370,47 (\pm 478,75)	854,89 (\pm 1158,92)
BAS méd.anual/árvore (kg.ano ⁻¹)	13,94 (\pm 20,56)	3,89 (\pm 3,27)	6,33 (\pm 6,99)	8,54 (\pm 15,23)	33,28 (\pm 38,30)
BAS 2011 (kg.ano ⁻¹)**	16,16 (\pm 22,31)	3,18 (\pm 2,88)	4,69 (\pm 6,03)	9,14 (\pm 15,50)	27,34 (\pm 31,01)
BAS 2012 (kg.ano ⁻¹)	11,53 (\pm 21,08)	3,88 (\pm 3,52)	6,91 (\pm 8,53)	8,07 (\pm 15,06)	36,24 (\pm 44,53)
BAS 2013 (kg.ano ⁻¹)	14,25 (\pm 20,44)	4,35 (\pm 3,79)	6,90 (\pm 7,29)	8,45 (\pm 15,57)	41,29 (\pm 51,21)
BAS 2014 (kg.ano ⁻¹)	13,83 (\pm 23,04)	4,08 (\pm 3,69)	6,80 (\pm 7,47)	8,50 (\pm 16,03)	27,77 (\pm 29,53)

n = número de indivíduos avaliados;

* dados de Zanne *et al.* (2009).

** dados de HSBC Earth Watch/SPVS (2011).

Tabela 2. 3 - Tamanho médio (\pm DP) (altura e diâmetro a altura do peito), densidade aparente da madeira (ρ), incremento diamétrico médio (IDM) e biomassa acima do solo (BAS) por árvores, das espécies representantes dos diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná, Brasil.

Idade da Floresta	25 (n=4)	60 (n=6)	75 (n=7)	90 (n=7)	100 (n=4)	200 (n=5)
Altura (m)	8,43 (\pm 0,90)	11,33 (\pm 1,74)	11,58 (\pm 1,62)	12,88 (\pm 1,96)	11,08 (\pm 0,30)	11,92 (\pm 0,85)
DAP (cm)	11,80 (\pm 2,45)	17,44 (\pm 7,66)	18,85 (\pm 5,40)	22,56 (\pm 11,51)	22,26 (\pm 1,22)	25,55 (\pm 3,95)
ρ (g.cm ⁻³)	0,73 (\pm 0,16)	0,78 (\pm 0,12)	0,78 (\pm 0,12)	0,77 (\pm 0,13)	0,66 (\pm 0,11)	0,66 (\pm 0,09)
IDM (mm)	4,34 (\pm 1,83)	2,95 (\pm 2,38)	2,98 (\pm 2,20)	3,11 (\pm 2,08)	2,58 (\pm 0,51)	2,36 (\pm 0,71)
BAS total/árvore (kg)	56,33 (\pm 23,92)	228,31 (\pm 228,68)	249,59 (\pm 142,56)	425,79 (\pm 504,75)	269,54 (\pm 97,25)	394,06 (\pm 156,61)
BAS méd. anual/árvore (kg.ano ⁻¹)	4,08 (\pm 2,15)	8,48 (\pm 11,81)	8,24 (\pm 7,17)	12,13 (\pm 15,05)	5,99 (\pm 2,24)	7,66 (\pm 4,37)
BAS 2011 (kg.ano ⁻¹)**	3,74 (\pm 2,21)	7,16 (\pm 9,77)	7,19 (\pm 6,34)	9,98 (\pm 12,25)	4,71 (\pm 1,71)	8,30 (\pm 4,98)
BAS 2012 (kg.ano ⁻¹)	4,32 (\pm 2,76)	8,73 (\pm 13,73)	8,11 (\pm 7,95)	12,83 (\pm 16,17)	7,01 (\pm 3,05)	6,86 (\pm 3,68)
BAS 2013 (kg.ano ⁻¹)	3,74 (\pm 1,80)	10,50 (\pm 15,98)	9,82 (\pm 9,27)	13,42 (\pm 17,27)	6,60 (\pm 2,54)	8,39 (\pm 4,21)
BAS 2014 (kg.ano ⁻¹)	4,54 (\pm 2,56)	7,89 (\pm 8,74)	8,07 (\pm 5,68)	11,77 (\pm 13,60)	5,65 (\pm 2,35)	7,10 (\pm 5,00)

n = número de espécies avaliadas;

** dados de HSBC Earth Watch/SPVS (2011).

2.5 DISCUSSÃO

A média do crescimento diamétrico de 3,3 mm.ano⁻¹, para espécies da Floresta Atlântica, no presente estudo, está dentro da faixa para Florestas Tropicais em geral (Tabela 2.4). Na mesma região deste trabalho, Shimamoto *et al.* (2016) encontraram uma média de 8,3 mm.ano⁻¹ entre espécies pioneiras, crescendo em áreas de restauração florestal, e de 1,9 mm.ano⁻¹ para espécies secundárias tardias ou clímax, em floresta madura. Cardoso *et al.* (2012), na mesma região, avaliando duas espécies pioneiras crescendo em áreas de restauração na borda de estradas, encontraram média de crescimento de 12,7 mm.ano⁻¹.

Tabela 2. 4 - Incremento diamétrico médio (IDM) de árvores em Florestas Tropicais.

FLORESTA	LOCAL	CARACTERÍSTICAS	IDM mm.ano ⁻¹	REFERÊNCIA
<i>Ombrófila Densa Atlântica</i>	Antonina, PR	2 espécies pioneiras	12,7	Cardoso <i>et al.</i> 2012
<i>Ombrófila Densa Atlântica</i>	Antonina, PR	6 espécies pioneiras 4 espécies clímax	8,3 1,9	Shimamoto <i>et al.</i> 2016
<i>Ombrófila Densa Atlântica</i>	Antonina, PR	4 espécies pioneiras de rápido cresc. 4 espécies pioneiras de cresc. lento 3 espécies clímax	4,8 2,0 2,8	Este estudo
<i>Ombrófila Mista</i>	Irati, PR	7 espécies	2,3	Figueiredo Filho <i>et al.</i> 2002
<i>Estacional Semidecidual</i>	São Paulo	24 espécies em floresta e plantios	3,0	Lisi <i>et al.</i> 2008
<i>Ombrófila Densa Terra Firme</i>	Amazônia	-	1,6	Silva <i>et al.</i> 2002
<i>Ombrófila Densa Terra Firme</i>	Amazônia	-	3,7	Carvalho <i>et al.</i> 2004
<i>Ombrófila Densa Terra Firme</i>	Amazônia	-	2,7	Vieira <i>et al.</i> 2004
<i>Planície de inundação</i>	Amazônia	-	4,0	Worbes e Junk 1999
<i>Planície de inundação</i>	Amazônia	Espécies clímax Espécies pioneiras	1,9 13,5	Schongart <i>et al.</i> 2000
<i>Neotropical</i>	<i>Equador</i>	-	2,6	Korning e Balslev 1994 ¹
<i>Neotropical</i>	<i>Venezuela</i>	Fl. Estacional Fl. Ombrófila	3,8 4,5	Veillon 1985 ¹
<i>Neotropical</i>	<i>Venezuela</i>	-	4,0	Worbes e Junk 1999
<i>Neotropical</i>	<i>Panamá</i>	DAP < 10 cm DAP > 10 cm	0,7 2,8	Condit <i>et al.</i> 2004
<i>Neotropical</i>	<i>Costa Rica</i>	-	4,2	Liberman <i>et al.</i> 1985 ¹
<i>Neotropical</i>	<i>Costa Rica</i>	Espécies de cresc. lento (sub-bosque) Espécies de rápido cresc. (dossel)	1,0 16,0	Finengan <i>et al.</i> 1999
<i>Neotropical</i>	<i>Costa Rica</i>	10 esp.	6,5	O'Brien <i>et al.</i> 2008 ²
<i>Tropical (Ásia)</i>	<i>Malásia</i>	-	2,6	Manokaran e Kochumen 1987 ¹
<i>Tropical (África Central)</i>	<i>Camarões</i>	Fl. Estacional	3,8	Worbes 2003

¹ Citado em Worbes 2003; ² Citado em Cardoso *et al.* 2012

Ainda dentro do domínio Atlântico, mas em ambientes onde a precipitação média anual é em torno de 1500 mm, Figueiredo Filho *et al.* (2002) encontraram uma média de 2,3 mm.ano⁻¹, trabalhando com sete espécies da Floresta Ombrófila Mista, no interior do Paraná; e Lisi *et al.* (2008) encontraram uma média de 3,1 mm.ano⁻¹, avaliando 24 espécies da Floresta Estacional Semidecidual e plantios, no interior de São Paulo. Para a região da Amazônia Central, o crescimento diamétrico médio alcança em média 2,7 mm.ano⁻¹ na Floresta Ombrófila Densa de Terra Firme (SILVA *et al.*, 2002; CARVALHO *et al.*, 2004; VIEIRA *et al.*, 2004); e 5,8 mm.ano⁻¹ em florestas sobre planície de inundação (WORBES e JUNK, 1999; SCHONGART *et al.*, 2000). Em outras florestas neotropicais a média de crescimento diamétrico é de 4,6 mm.ano⁻¹ (FINEGAN *et al.*, 1999; WORBES e JUNK, 1999; WORBES, 2003; CONDIT *et al.*, 2004); e para florestas tropicais fora do continente Americano é de 3,2 mm. ano⁻¹ (WORBES, 2003) (Tabela 2.4).

Vários fatores podem ser responsáveis pelas diferenças significativas observadas nas taxas de crescimento entre as espécies, nas diferentes áreas do presente trabalho, como: (I) disponibilidade de luz - diretamente relacionada com a estrutura da floresta e a composição florística, observando um aumento da altura e o fechamento do dossel com a idade do remanescente (estágio sucessional), diminuindo a incidência de luz no chão da floresta (BROWN e LUGO, 1990; FINEGAN, 1996; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001; VIEIRA *et al.*, 2004); (II) diferenças nas características do solo (e.g.: disponibilidade de nutrientes, taxas de decomposição, textura do solo, topografia, etc.) (VIEIRA *et al.*, 2004) – apesar da baixa variação dos atributos pedológicos entre as parcelas (capítulo1), existem diferenças na qualidade da serapilheira (BALBINOT, 2010; WOICIECHOWSKI, 2015) e na comunidade de macro, meso e microfauna (BIHN *et al.*, 2008; HOOP *et al.*, 2010) entre os estágios sucessionais da floresta; devido a alterações das condições de luminosidade, temperatura e umidade (microclima) no chão da floresta decorrentes das mudanças estruturais e florísticas ao longo da sucessão (OTTERMANN *et al.*, 2011); influenciando as taxas de decomposição da serapilheira (WOICIECHOWSKI, 2015) e conseqüentemente, a disponibilidade de nutrientes às plantas; (III) posição sociológica dos indivíduos arbóreos (posição vertical na floresta), diretamente relacionada à iluminação da copa (FINEGAN *et al.*, 1999); observou-se forte correlação com o incremento diamétrico e com o porte das árvores (altura e DAP), e pouco

com o estágio sucessional (Apêndice 8 e 9); (IV) e diferenças intrínsecas das espécies (genética, idade do indivíduo, etc).

Quando se avalia a relação intraespecífica do crescimento em circunferência do tronco nos diferentes estágios sucessionais, depara-se com quatro situações distintas:

(I) Espécies que apresentaram maior crescimento nos estágios sucessionais iniciais, independentemente do tamanho do indivíduo (DAP), provavelmente pelo aumento da disponibilidade de luz ocasionada pela abertura do dossel em áreas mais alteradas (estágios iniciais de sucessão), fazendo com que tanto indivíduos maiores como menores (normalmente do dossel e do sub-bosque, respectivamente) experimentem as mesmas condições de luminosidade (CARVALHO *et al.*, 2004; VIEIRA *et al.*, 2004).

(II) indivíduos maiores (maduros) crescendo mais que indivíduos menores, independente do estágio sucessional, muito provavelmente por esses já terem alcançado uma estabilidade dentro da comunidade; essa tendência de indivíduos maiores crescerem mais está relacionada com o aumento da atividade fotossintética destes indivíduos, os quais geralmente dominam a área com luz do dossel (HUBBEL *et al.*, 1999).

(III) a interação dos fatores estágio sucessional e tamanho do indivíduo (classe de DAP), ou seja, nos estágios iniciais os indivíduos maiores cresceram mais que indivíduos da mesma classe de DAP crescendo em estágios mais avançados; dessa maneira, não apenas a luz (na copa das árvores) pode atuar como um fator limitante nas florestas mais avançadas, pois nestes indivíduos maiores (normalmente dominantes a co-dominantes) provavelmente ela nem atue mais como limitador; mas a presença de árvores vizinhas com maior área basal nos estágios mais avançados, pode levar a uma condição de competição por recursos do solo (nutrientes), reduzindo a taxa de crescimento (SCHONGART *et al.*, 2000). Além disso, a baixa densidade de árvores e menor cobertura do dossel no estágio inicial de sucessão (CAPRETZ *et al.*, dados não publicados) permite a entrada direta da radiação solar sobre o solo, facilitando a decomposição e diminuindo a acumulação de matéria orgânica (CORRÊA, 2007; DICKOW, 2010). Pesquisas na mesma área do estudo têm mostrado maiores taxas de decomposição da serapilheira nos estágios iniciais de sucessão que em florestas avançadas e/ou maduras (DICKOW, 2010; SILVEIRA, 2015), proporcionando maior disponibilidade de nutrientes às plantas nos estágios iniciais de sucessão.

(IV) nenhum efeito do fator estágio sucessional ou da classe diamétrica sobre o crescimento em circunferência do tronco.

Finegan *et al.* (1999), estudando o efeito dos tratamentos de manejo de talhões florestais nativos sobre o crescimento diamétrico de espécies na Costa Rica, constataram que, em primeiro lugar, a forma da copa, seguido do grau de iluminação e da presença de lianas foram as principais características que influenciaram o aumento do crescimento diamétrico, sendo mais importantes que o tamanho do DAP e a altura do indivíduo. Essas características podem ser interpretadas em termos de disponibilidade de luz (grau de iluminação e presença de lianas) e capacidade da árvore de utilizar a luz para fotossíntese (forma da copa), independente da sua idade (FINEGAN *et al.*, 1999). Carvalho *et al.* (2004), monitorando o crescimento do tronco de espécies da Floresta Amazônica, relatam que em florestas sem distúrbio ocorreram diferenças nas taxas de incremento em relação ao tamanho dos indivíduos (classes de DAP), enquanto que em florestas submetidas ao corte seletivo não houve diferenças atribuídas às classes diamétricas, afirmando que a variação no crescimento entre indivíduos da mesma espécie e entre espécies está relacionada à abertura do dossel, provavelmente devido à mesma disponibilidade de luz dos indivíduos.

As espécies que apresentaram maior crescimento em circunferência do tronco foram *Vochysia bifalcata*, *Alchornea triplinervia* - com baixa densidade da madeira - e *Miconia cinnamomifolia* - com alta densidade da madeira -, sempre encontradas como pioneiras e/ou secundárias iniciais, em áreas alteradas (CARVALHO 2003, 2004; BORG, 2010). Juntas apresentaram média de crescimento diamétrico anual de 5,4 mm.ano⁻¹, abaixo da média de crescimento para espécies pioneiras estudadas na mesma área (SHIMAMOTO *et al.*, 2015), e muito abaixo das médias de crescimento para espécies consideradas do mesmo grupo ecológico (pioneiras de rápido crescimento, geralmente com baixa densidade da madeira) crescendo em Floresta Tropical da Costa Rica (FINEGAN *et al.*, 1999).

As espécies típicas de floresta madura apresentaram incremento diamétrico médio anual intermediário, crescendo em média 2,8 mm.ano⁻¹, valores maiores que os encontrados para espécies do mesmo grupo ecológico, crescendo na mesma área (SHIMAMOTO *et al.*, 2016). Com exceção de *Virola bicuhyba* que, segundo Shimamoto *et al.* (2015), apresentou valores médios de incremento da ordem de 3,2 mm.ano⁻¹, enquanto que no presente estudo a média ficou entre 2,5 mm.ano⁻¹. Essa diferença pode ser atribuída devido ao tamanho

(amplitude diamétrica) dos indivíduos avaliados, com aproximadamente 2/3 deles pertencentes às classes 1 e 2 (DAP < 25 cm) no presente trabalho.

Espécies que apresentaram baixo crescimento diamétrico anual (crescimento médio de 2,1 mm.ano⁻¹) foram, principalmente, aquelas com alta densidade da madeira (> 0,7 g.cm⁻³), e que podem colonizar desde áreas em estágios iniciais de sucessão (pioneiras), até florestas secundárias mais desenvolvidas (BORGIO, 2010; CAPRETZ *et al.*, dados não publicados). A espécie que apresentou o menor incremento diamétrico (*Casearia obliqua*), foi a que apresentou a maior densidade da madeira (0,86 g.cm⁻³). Normalmente, observa-se uma relação inversa da densidade da madeira com o crescimento radial (PAROLIN, 2000, 2002; SCHONGART *et al.* 2000; MULLER-LANDAU, 2004; MALHI *et al.*, 2004). Árvores com baixa densidade da madeira investem em altas taxas de crescimento radial e altura, em detrimento da produção de uma estrutura do fuste que as protegeriam contra injúrias por herbivoria ou fatores físicos (PAROLIN, 2002; HENRY *et al.*, 2010, PLOURDE *et al.*, 2015). Árvores que produzem baixa densidade da madeira, como é o caso da *Vochysia bifalcata* e *Alchornea triplinervia*, ganham em vantagens no crescimento radial e em altura, em relação às suas vizinhas, mas ao custo da redução de sua longevidade (HENRY *et al.*, 2010; SHIMAMOTO *et al.*, 2014; PLOURDE *et al.*, 2015).

Das dez espécies avaliadas no presente estudo, sete apresentaram variação significativa na massa específica aparente produzida na seção radial do lenho, sendo cinco com variação crescente e duas decrescente. Plourde *et al.* (2015) encontraram variação radial da densidade do fuste em 58% das espécies avaliadas; e, destas, 88% com variação crescente (inclinação positiva) no sentido medula-casca. A variação radial da densidade do fuste parece ser uma característica comum entre as espécies tropicais, apesar de ser pouco estudada. Segundo os mesmos autores, o aumento radial na densidade parece ser mais comum em árvores no estágio inicial e intermediário de sucessão florestal. Neste estudo, a variação radial na densidade do lenho foi mais pronunciada (maior ângulo de inclinação) nos indivíduos mais jovens (com menores DAP), mostrando uma maior dinâmica no início do ciclo de vida da árvore e, naquelas crescendo em florestas em estágios iniciais a intermediários de sucessão. Em muitas espécies tropicais secundárias e pioneiras observa-se uma variação radial crescente da densidade da madeira (WILLIAMSON e WIEMANN 1989, 2010a; PAROLIN, 2002; WILLIAMSON *et al.*, 2012; PLOURDE *et al.*, 2015), onde, com o desenvolvimento da floresta,

indivíduos de muitas espécies arbóreas mudam gradualmente para produzir madeira mais densa, revelado pelo aumento radial na densidade da madeira no sentido medula-casca. Essa estratégia pode lhes conferir vantagens e maiores chances de permanência na floresta durante a sucessão, investindo mais em altura no início do crescimento e, no aumento da resistência às injúrias físicas e biológicas, enquanto crescem durante os estágios mais avançados de sucessão (WILLIAMSON e WIEMANN 1989, 2010b; PAROLIN, 2002; PLOURDE *et al.*, 2015). A variação radial decrescente da densidade do lenho, muitas vezes, está associada ao acúmulo de compostos secundários no cerne (PAROLIN, 2002; WILLIAMSON e WIEMANN, 2010b).

A variação radial na massa específica aparente do lenho apresentou também forte relação com a taxa de crescimento e a densidade média do lenho das espécies. Em geral, indivíduos com alta densidade da madeira e baixa taxa de crescimento radial (representados neste estudo pelas espécies pioneiras e secundárias iniciais), apresentaram maior variação radial na densidade da madeira que os demais, ao contrário do que dizem estudos recentes, desta natureza, onde relatam maior variação radial em espécies com menores densidades específicas da madeira (PAROLIN, 2002; PLOURDE *et al.*, 2015). No presente estudo, esse fato pode ser justificado porque espécies com menores taxas de crescimento e maior densidade da madeira tendem a ser mais longevas (FINEGAN *et al.*, 1996; SCHONGART *et al.*, 2000; SHIMAMOTO *et al.*, 2014); permanecendo por mais tempo na floresta justamente num período onde ocorrem altas variações estruturais como é o caso das fases sucessionais iniciais, como: fechamento do dossel, substituição de espécies de vida curta por espécies mais longevas e tolerantes à sombra, aumento da estratificação vertical, aumento da altura média das árvores, diminuição da disponibilidade de luz, etc (BROWN e LOGO, 1990; FINEGAN *et al.*, 1996; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2000); podendo ser um mecanismo para ajustar estratégias de crescimento às mudanças das condições florestais ao longo da sua vida (PLOURDE *et al.*, 2015). Contudo, esse fato mostra a necessidade e a importância de se aumentar o número de estudos com esse enfoque, ampliando também o número de espécies avaliadas, pois no presente trabalho avaliou-se apenas dez espécies, universo ainda restrito, considerando a diversidade existente na Floresta Atlântica, mas que já traz informações interessantes sobre estratégias funcionais e sobre comportamentos sucessionais de espécies florestais tropicais.

As espécies que apresentaram variação radial crescente da densidade da madeira, ao longo de sua vida, teriam o valor de suas densidades médias subestimados em 1,8% se não fosse usado o cálculo de densidade ponderada; e a estimativa de produção de biomassa seria subestimada em 10% se não fosse considerado, além do cálculo da densidade ponderada, a variação radial da densidade. Por outro lado, para as duas espécies que apresentaram variação decrescente da densidade da madeira com a idade, suas densidades médias seriam superestimadas em 1,2% se não fossem ponderadas; e a estimativa de produção de biomassa seria superestimada em 8% sem o cálculo da densidade ponderada, e sem a consideração da variação radial da densidade. Plourde *et al.* (2015) estimaram um erro de até 14% na estimativa de biomassa para espécies com alto grau de variação radial e baixa densidade. No entanto, a maioria das espécies mostraram erros menores que 4%, podendo ser maior em espécies de baixa densidade da madeira, crescendo nos estágios mais iniciais de sucessão florestal, onde a variação radial da densidade tem se mostrado mais pronunciada (NAVARRO *et al.*, 2013; PLOURDE *et al.*, 2015).

A produção anual média de biomassa acima do solo não seguiu a mesma tendência do incremento diamétrico anual, com exceção para *V. bifalcata* que apresentou o maior incremento em circunferência do tronco e a maior produção de biomassa. Das quatro espécies seguintes que apresentaram maior produção de biomassa, três são típicas de floresta madura, e apresentaram velocidades intermediárias de crescimento em circunferência do tronco. Essa alta produção de biomassa se deve principalmente ao porte elevado desses indivíduos; justificado também, pela baixa produtividade de *Miconia cinnamomifolia* e *Alchornea triplinervia*, que apresentaram altos valores de incremento radial do fuste (estando entre as três espécies com maior velocidade de crescimento radial do tronco), mas baixos valores de produção de biomassa, devido principalmente ao baixo porte das mesmas.

Observando a relação do crescimento diamétrico médio do fuste com a produção média de biomassa anual (BAS méd.anual (kg): IDM (mm)), todas as espécies presentes na floresta inicial (25 anos) apresentaram os menores valores, com destaque para *M. cinnamomifolia*, que foi a segunda espécie com maior crescimento anual e a apresentar menor relação biomassa:crescimento (1:1, ou seja para cada milímetro de crescimento diamétrico a espécie produz em média 1kg em biomassa), apesar da densidade da madeira relativamente alta ($0,73 \text{ g.cm}^{-3}$).

Outra espécie interessante foi *Ocotea catharinensis*, que apresentou a maior relação BAS:IDM (“eficiência na produção de biomassa”), produzindo 4,6 kg de biomassa a cada milímetro de crescimento diamétrico, maior até que *Vochysia bifalcata* (4,3 : 1), apesar desta última apresentar crescimento até 2,5 vezes maior, e porte (DAP e altura) mais elevado. Essa eficiência na produtividade mostra forte relação com a densidade da madeira, maior em *O. catharinensis* do que em *V. bifalcata*.

No geral, a produção de biomassa (kg) tendeu a aumentar do estágio inicial de sucessão florestal (25 anos) ao avançado (floresta com 90 anos), com uma pequena queda na produção de biomassa na floresta com >100 anos e estabilização na floresta madura (>200 anos). O mesmo comportamento foi observado para o estoque total de biomassa por indivíduo. Esse comportamento está relacionado principalmente com a variação da altura dos indivíduos arbóreos avaliados nessas tipologias, a qual parece estar diretamente relacionada com a mudança (substituição) na composição das espécies, da floresta secundária avançada (90 anos) para a floresta com mais de 100 anos (com menor distúrbio, sem corte raso há, pelo menos, mais de 100 anos). Nesse caso, principalmente pela ausência da espécie *Vochysia bifalcata* na amostragem das florestas maduras (>100 e >200 anos).

Apesar da baixa densidade da madeira de *Vochysia bifalcata*, em detrimento da sua elevada taxa de incremento (radial e em altura) e porte arbóreo, essa espécie endêmica da Floresta Atlântica, ocorrendo apenas do Rio de Janeiro à Santa Catarina (FRANÇA, 2016), mostra grande importância na fixação de carbono e ciclagem de nutrientes, com elevada deposição de serapilheira (SLOBODA, 2013; BIANCHIN, 2013; WOICIECHOWSKI, 2015) nos estágios intermediários e avançados de sucessão florestal, podendo ser considerada uma espécie-chave na dinâmica dos processos funcionais da floresta e de grande contribuição à produtividade primária nos remanescentes secundários da Floresta Atlântica no sul do Brasil.

2.6 CONCLUSÕES

As diferentes espécies apresentaram comportamentos distintos de crescimento e de produção de biomassa dependendo do tamanho do indivíduo (DAP), do estágio sucessional em que se encontra e/ou do grupo ecológico ao qual pertence (e.g.: pioneira de rápido crescimento, pioneira de crescimento lento, secundária tardia com crescimento intermediário). Enquanto algumas espécies (e.g.: *A. glandulosa*, *A. triplinervia*, *C. obliqua*, *P. glabrata*) são extremamente sensíveis às alterações da floresta no decorrer da sucessão, outras se mostraram indiferentes a essas mudanças (e.g.: *C. oblongifolia*, *M. guianensis*). Em geral, indivíduos maiores (maior classe de DAP) cresceram mais e produziram mais biomassa que indivíduos menores, da mesma espécie; e, indivíduos crescendo nos estágios iniciais de sucessão florestal apresentaram maior crescimento e produção de biomassa em relação aos indivíduos da mesma espécie, pertencentes a mesma classe de DAP, crescendo nas florestas em estágios sucessionais mais avançados.

Em relação às variações na densidade da madeira, tanto a variação radial quanto a intraespecífica, devem ser levadas em consideração nas estimativas de produção e estoque de biomassa nas florestas tropicais, principalmente em espécies dos estágios iniciais de sucessão florestal, onde a variação radial da densidade se mostrou mais pronunciada. Estudos que levam em conta essa variação radial e intraespecífica melhoram a estimativa da biomassa regional e expandem os conhecimentos sobre as estratégias funcionais e comportamentos sucessionais das espécies florestais tropicais.

3 PERIODICIDADE E INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS NO CRESCIMENTO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA

3.1 RESUMO: O conhecimento do ritmo e da periodicidade no crescimento arbóreo e suas relações com o clima, estrutura florestal e características do solo contribui substancialmente ao entendimento da dinâmica florestal e seus efeitos sobre a produtividade. No presente trabalho, monitorou-se o crescimento em circunferência do tronco de 11 espécies arbóreas tropicais (435 indivíduos), de ocorrência natural, comum nos diferentes estágios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil; com o objetivo de avaliar a periodicidade no crescimento do fuste e sua relação com as variáveis meteorológicas; e determinar quais os fatores ambientais (e.g.: sazonalidade climática, estrutura da floresta, atributos do solo) influenciam no crescimento dessas espécies. Os dados de incremento foram obtidos pelo monitoramento mensal (24 meses) de cintas dendrométricas permanentes (bandas dendrométricas metálicas) individuais, previamente fixadas no fuste das árvores a uma altura de 1,30 cm do solo (DAP). Para avaliar os efeitos da sazonalidade climática, da estrutura da floresta e das características físicas e químicas do solo sobre o crescimento arbóreo, foram realizadas Análises de Componentes Principais (ACP) independentes para cada fator; gerando variáveis artificiais, que foram analisadas por regressões múltiplas demonstrando quais variáveis exercem influência significativa sobre o crescimento das espécies. As espécies estudadas variaram quanto ao período e a intensidade de crescimento ao longo do ano; em geral, com um intenso crescimento no período mais quente e chuvoso do ano e dias mais longos do verão (dezembro-março) e uma redução durante os meses com temperaturas mais amenas, menos chuvosos e dias mais curtos do outono-inverno (maio a setembro). Dez das onze espécies estudadas apresentaram correlação positiva do crescimento do tronco com a temperatura, a precipitação e o comprimento do dia, indicando o possível efeito dessas variáveis climáticas como agentes reguladores da atividade cambial nestas espécies. A relação entre o crescimento arbóreo e os fatores ambientais variou entre as espécies, indicando que estas possuem diferentes sensibilidades. Das onze espécies avaliadas, sete apresentaram relação com o fator sazonalidade climática, mostrando haver uma semelhança no comportamento dessas espécies em relação à sazonalidade da região. Espécies pioneiras com alto valor de incremento e baixa densidade da madeira tiveram o seu crescimento radial explicado pela variável sazonalidade climática e pedológica (atributos químicos do solo); enquanto que espécies pioneiras com crescimento lento e alta densidade da madeira tiveram seu incremento em circunferência do tronco explicado pelas variáveis sazonalidade climática e estrutura da floresta; em geral, com maior crescimento nas subparcelas com menor número de indivíduos e menor porte arbóreo. As espécies que crescem nas florestas maduras apresentaram forte influência da sazonalidade do clima, do teor de Al e da fertilidade do solo (P, K, Ca, Mg e Mn) sobre o crescimento arbóreo.

Palavras-chave: Estágio sucessionais; Floresta Atlântica; crescimento arbóreo; sazonalidade climática; atributos físicos e químicos do solo; interação solo-planta-clima

3.2 INTRODUÇÃO

O conhecimento do ritmo e da periodicidade de crescimento de árvores tropicais são importantes para entender a dinâmica florestal e seus possíveis efeitos sobre a produtividade, conservação, e manejo de florestas tropicais, bem como prever cenários futuros em caso de alterações no clima (SCHONGART *et al.*, 2000; WORBES, 2002; TOLEDO *et al.*, 2011; FAUSET *et al.*, 2015).

Apesar da alta diversidade nos ecossistemas neotropicais, ainda existem relativamente poucos estudos sobre a periodicidade e o ritmo de crescimento de espécies arbóreas, em condições naturais, nesses ambientes (BOTOSSO e VETTER, 1991; ROIG, 2000; SILVA *et al.*, 2002; DUNISH *et al.*, 2003; LISI *et al.*, 2008; BALLANTYNE *et al.*, 2011; CARDOSO *et al.*, 2012; SHIMAMOTO *et al.*, 2016), comparativamente à quantidade existente para a zona temperada. Parte disto se explica pela crença, até meados do século passado, de que plantas crescendo sob condições climáticas mais homogêneas - clima sempre quente e úmido com temperaturas praticamente constantes, não apresentariam periodicidade no crescimento, pela ausência de variáveis climáticas que pudessem atuar como agentes desencadeadores da atividade cambial (WORBES, 2002).

A sazonalidade da atividade cambial em espécies arbóreas de florestas tropicais e/ou subtropicais tem sido reportada principalmente em ambientes sazonais e sujeitos a deficiência hídrica em determinado período do ano (WORBES, 1999; ENQUIST e LEFFER, 2001; BAKER *et al.*, 2003; WORBES *et al.*, 2003; LISI *et al.*, 2008; BALLANTYNE *et al.*, 2011) e/ou em florestas inundadas (CALLADO *et al.*, 2001a; SCHONGART *et al.*, 2002; DEZZEO *et al.*, 2003). Porém a produção cíclica da madeira também pode ocorrer em ambientes quentes e úmidos, com baixa sazonalidade climática, como a Floresta Atlântica (CARDOSO *et al.*, 2012; SHIMAMOTO *et al.*, 2016).

A atividade cambial e o crescimento do tronco são fortemente afetados pela temperatura, fotoperíodo e precipitação (BOTOSSO e TOMAZELLO-FILHO, 2001; CALLADO *et al.*, 2001a; WORBES, 2002; OLIVEIRA *et al.*, 2004; SHIMAMOTO *et al.*, 2016). Essas variáveis meteorológicas afetam o metabolismo endógeno da planta causado por variações interanuais dos recursos limitantes como água, luz e nutrientes, afetando o crescimento da planta (WORBES, 1999).

Além do clima, a fertilidade e o tipo do solo (CLEVELAND *et al.*, 2011; TOLEDO *et al.*, 2011; CARDOSO *et al.*, 2012; MARTINS *et al.*, 2015), topografia (BAKER *et al.*, 2003; ALVES, *et al.* 2010), bem como o grau de distúrbio, tipo e intensidade do uso prévio do solo (HUGHES *et al.*, 1999; AIDE *et al.*, 2000; CHAVE *et al.*, 2001; CARVALHO *et al.*, 2004; TOLEDO *et al.*, 2011; FAUSET, 2012), também influenciam no ritmo e intensidade do crescimento arbóreo e na produtividade da floresta. Características do solo como teor de areia, argila, relação C:N, concentração de P e Al podem atuar como filtros ambientais, determinando o conjunto de espécies da comunidade arbórea, e influenciando a trajetória sucessional em florestas secundárias tropicais (MARTINS *et al.*, 2015).

Durante a sucessão florestal, mudanças como o aumento da riqueza de espécies, diminuição da densidade arbórea, aumento da área basal e alterações na estrutura do dossel são observadas, e refletirão nas condições de luminosidade, temperatura e umidade (condições microclimáticas) dentro da floresta, determinando as mudanças na estruturação das comunidades (BROWN e LUGO, 1990; FINEGAN, 1996; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2000; SCHONGART *et al.*, 2000; OTTERMANN *et al.*, 2011).

A compreensão dessa dinâmica biológica e a determinação dos fatores ambientais envolvidos no desenvolvimento da floresta ao longo da trajetória sucessional – os quais frequentemente estão sobrepostos, dificultando seu entendimento-, fornecem informações importantes e essenciais ao entendimento do funcionamento da floresta como um todo (e.g.: produção primária, ciclagem de nutrientes, reprodução, fenologia, etc.).

Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo avaliar a periodicidade no crescimento em circunferência do fuste de 11 espécies arbóreas representativas dos diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica e sua relação com as variáveis meteorológicas; em seguida, determinar quais os fatores ambientais (e.g.: sazonalidade climática, estrutura da floresta, atributos do solo) influenciam o crescimento dessas espécies.

3.3 METODOLOGIA

Neste capítulo foram utilizados dados de crescimento em circunferência do tronco, coletados mensalmente por um período de dois anos (2013-2014), por meio de cintas dendrométricas permanentes, com o objetivo de avaliar a periodicidade do crescimento e sua relação com as variáveis meteorológicas. Em seguida, os dados de crescimento das árvores foram usados em análises de correlação com as variáveis meteorológicas, com os atributos físicos e químicos do solo e com as características estruturais das subparcelas amostrais para determinar quais os fatores ambientais (e.g: sazonalidade climática, atributos do solo, idade da floresta) exercem efeito significativo sobre o crescimento do fuste dessas espécies; avaliadas individualmente, por estágio sucessional e por grupos ecológicos. A metodologia para o monitoramento do crescimento arbóreo com cintas dendrométricas está descrita na primeira parte deste documento (pág. 39).

3.3.1 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

O incremento mensal em circunferência (IC) por indivíduo de cada espécie foi usado para calcular a média mensal por espécie nos diferentes estágios sucessionais, com o tamanho das amostras variando de 6 a 28 indivíduos por espécie, por estágio sucessional; e de 9 a 89 indivíduos totais por espécie (Tabela 1.3).

Para avaliar a correlação entre o incremento em circunferência do tronco e as variáveis climáticas empregou-se o teste não paramétrico de correlação de Spearman (ZAR, 1999). Assim, correlacionou-se o crescimento mensal médio para cada espécie e para cada indivíduo com as médias mensais do comprimento do dia (horas), precipitação acumulada mensal (mm) e média das temperaturas média, máxima e mínima (°C) mensal, corrente ao período do crescimento (2013-2014) e da série histórica (1978-2014) (Fig. 1.2; 1.3; 1.5 e 1.7). A correlação considerou os meses do mesmo ano ao crescimento e da série histórica, com o objetivo de testar se as árvores respondem diferentemente a esses dois estímulos, e com um período de até três meses de antecedência para avaliar possíveis atrasos na resposta da árvore à variação sazonal (SHIMAMOTO *et al.*, 2016).

Para determinar quais fatores ambientais (e.g: sazonalidade climática, atributos do solo e estrutura da floresta) influenciam no crescimento em circunferência do tronco das espécies arbóreas, primeiramente calculou-se quatro Análises de Componentes Principais (ACP) independentes; com o objetivo de reduzir o número de variáveis ambientais (correlacionadas) a ser analisado, sem perdas significativas de informações, por meio da construção de novas variáveis sintéticas (não correlacionadas – evitando-se a multicolinearidade) obtidas pela combinação linear do conjunto original de variáveis (VICINI, 2005; GOTELLI e ELLISON, 2011). A ACP referente à sazonalidade climática (1), utilizou dados de coeficiente de correlação de Spearman entre o crescimento mensal individual em circunferência do tronco e as médias mensais do comprimento do dia, precipitação acumulada e temperaturas média, máxima e mínima; como um valor da sensibilidade da espécie à variação sazonal de temperatura, precipitação e comprimento do dia; A ACP com os dados de estrutura da floresta (2), buscou avaliar possíveis situações de competição por luz e/ou nutrientes, com as variáveis *densidade* = número de fustes com DAP ≥ 4 cm na mesma subparcela (100 m²) do indivíduo arbóreo avaliado, *área basal* = área basal total da mesma subparcela (100 m²) e, *altura* = altura média dos indivíduos da mesma subparcela; e ACPs com os atributos físicos e químicos do solo, a uma profundidade de 0-10 cm (3) (Tabela 3.1) e a uma profundidade de 10-20 cm (4) (Tabela 3.2). Para os atributos físicos e N total do solo, utilizou-se os dados dos perfis, abertos em duas extremidades opostas, por parcela de 1ha, onde cada parcela foi dividida ao meio e todas as árvores inseridas nas subparcelas de uma metade receberam o mesmo valor do perfil do solo mais próximo. Quanto aos atributos químicos do solo, nem todas as subparcelas foram coletadas. Assim, quando a árvore avaliada estava numa subparcela onde não tinha sido coletado o solo, atribuiu-se o valor da subparcela adjacente onde havia coleta de solo, no caso de duas ou mais subparcelas adjacentes com coletas de solo, fez-se uma média aritmética com todas.

Com as componentes (ACP) geradas, e selecionadas pelo critério de Kaiser (autovalores maiores que 1), foram executadas regressões múltiplas com eliminação regressiva (*backward*) de modelos (ou seja, primeiramente todas as variáveis entram no modelo e passo a passo foram sendo retiradas com base no teste-t e valor de *p*) (TOLEDO *et al*, 2011; GOTELLI e ELLISON, 2011), uma vez que coeficientes significativos ($p < 0,10$) ao modelo de regressão,

implicam em variáveis determinantes no crescimento das espécies avaliadas (GOTELLI e ELLISON, 2011).

Como os atributos pedológicos nas diferentes profundidades (0-10 cm e 10-20 cm) são dependentes, foram calculadas regressões múltiplas para cada profundidade do solo independentemente. Modelos de regressão com valores de $p < 0,05$ (razão-F) foram considerados significativos. Todas as análises foram realizadas com o programa Statgraphics Plus 5.1.

Neste estudo foram avaliadas as espécies individualmente; por grupos ecológicos: (1) pioneiras e/ou secundárias iniciais, em geral com rápido crescimento e baixa densidade da madeira (*Alchornea triplinervia*, *Alchornea glandulosa*, *Miconia cinnamomifolia* e *Vochysia bifalcata*); (2) pioneiras e/ou secundárias, com alta densidade da madeira e, em geral, com baixo crescimento (*Casearia obliqua*, *Cupania oblongifolia*, *Matayba guianensis* e *Pera glabrata*); e (3) espécies secundárias tardias ou climácicas (*Sloanea guianensis*, *Virola bicuhyba* e *Ocotea catharinensis*); e por grupos distribuídos nos diferentes estágios sucessionais (Tabela 1.3, Cap.1).

Tabela 3. 1 - Média (\pm DP) dos atributos físicos e químicos do solo, na profundidade 0-10 cm, em um gradiente sucessional de Floresta Ombrófila Densa secundária, em Antonina, Paraná, Brasil.

Atributos físicos e químicos do solo	Idades da Floresta					
	25 (anos)	60 (anos)	75 (anos)	90 (anos)	100 (anos)	200 (anos)
Porosidade total (cm ³ /cm ³)	0,68 \pm 0,05	0,64 \pm 0,02	0,62 \pm 0,05	0,65 \pm 0,02	0,64 \pm 0,03	0,66 \pm 0,02
Microporosidade (cm ³ /cm ³)	0,49 \pm 0,06	0,45 \pm 0,06	0,47 \pm 0,05	0,49 \pm 0,05	0,50 \pm 0,06	0,49 \pm 0,03
Areia (g/kg)	441,04 \pm 106,26	456,10 \pm 55,78	424,26 \pm 105,15	375,00 \pm 96,32	372,54 \pm 61,60	364,16 \pm 31,02
Silte (g/kg)	132,63 \pm 15,85	139,20 \pm 16,83	142,94 \pm 19,23	126,52 \pm 10,91	141,54 \pm 16,17	160,96 \pm 13,21
Argila (g/kg)	426,33 \pm 122,11	404,70 \pm 58,81	432,79 \pm 93,21	498,48 \pm 90,64	485,92 \pm 45,55	474,88 \pm 31,75
N (%)	0,33 \pm 0,10	0,39 \pm 0,06	0,43 \pm 0,03	0,44 \pm 0,06	0,34 \pm 0,04	0,38 \pm 0,10
pH CaCl ₂	3,43 \pm 0,13	3,30 \pm 0,23	2,96 \pm 0,31	3,56 \pm 0,29	3,55 \pm 0,13	3,61 \pm 0,11
C (g/dm ³)	32,61 \pm 7,50	38,76 \pm 8,84	34,98 \pm 8,79	31,34 \pm 6,67	25,41 \pm 8,26	28,80 \pm 3,53
Al (cmol _c /dm ³)	1,97 \pm 0,30	2,87 \pm 0,46	2,44 \pm 0,39	1,85 \pm 0,57	2,00 \pm 0,47	2,03 \pm 0,18
Ca (cmol _c /dm ³)	0,37 \pm 0,18	0,17 \pm 0,11	0,34 \pm 0,09	0,57 \pm 0,77	0,58 \pm 0,62	0,30 \pm 0,15
Mg (cmol _c /dm ³)	0,41 \pm 0,31	0,28 \pm 0,14	0,34 \pm 0,12	0,59 \pm 0,40	0,43 \pm 0,30	0,41 \pm 0,10
K (cmol _c /dm ³)	0,12 \pm 0,03	0,11 \pm 0,04	0,10 \pm 0,02	0,13 \pm 0,04	0,14 \pm 0,04	0,10 \pm 0,02
P (ppm)	9,99 \pm 7,11	8,18 \pm 7,09	8,49 \pm 8,78	8,24 \pm 7,52	6,05 \pm 3,42	3,93 \pm 0,74
Na (cmol _c /dm ³)	0,05 \pm 0,01	0,25 \pm 0,43	0,21 \pm 0,34	0,18 \pm 0,31	0,07 \pm 0,02	0,05 \pm 0,01
Fe (mg/kg)	15,74 \pm 2,13	11,98 \pm 4,08	10,61 \pm 3,36	10,93 \pm 4,49	8,78 \pm 2,36	7,62 \pm 1,61
Cu (mg/kg)	0,62 \pm 0,41	0,22 \pm 0,18	0,36 \pm 0,19	0,59 \pm 0,47	0,81 \pm 0,31	0,11 \pm 0,06
Mn (mg/kg)	0,81 \pm 0,42	0,17 \pm 0,12	0,74 \pm 1,11	2,69 \pm 2,21	2,64 \pm 1,79	1,48 \pm 0,81
Zn (mg/kg)	0,16 \pm 0,12	0,17 \pm 0,12	0,16 \pm 0,12	0,19 \pm 0,10	0,22 \pm 0,12	0,19 \pm 0,04

FONTE: o autor para o N% e os atributos físicos do solo;

WOICIECHOWSKI (2015) para os atributos químicos em florestas com 25, 60, 75, 90 e 100 anos;

SLOBODA (2013) para os atributos químicos em florestas com 90 e 200 anos;

BIANCHIN (2013) para os atributos químicos em florestas com 60, 75 e 90 anos.

Tabela 3. 2 - Média (\pm DP) dos atributos físicos e químicos do solo, na profundidade 10-20 cm, em um gradiente sucessional de F.O.D. secundária, em Antonina, Paraná, Brasil.

Idades da Floresta	25	60	75	90	100	200
Atributos físicos e químicos do solo	(anos)	(anos)	(anos)	(anos)	(anos)	(anos)
Porosidade total (cm ³ /cm ³)	0,58 \pm 0,01	0,58 \pm 0,05	0,57 \pm 0,04	0,59 \pm 0,03	0,60 \pm 0,04	0,63 \pm 0,05
Microporosidade (cm ³ /cm ³)	0,48 \pm 0,03	0,46 \pm 0,05	0,44 \pm 0,04	0,46 \pm 0,06	0,49 \pm 0,04	0,50 \pm 0,04
Areia (g/kg)	411,13 \pm 90,90	427,78 \pm 67,90	434,02 \pm 80,63	370,30 \pm 96,85	336,10 \pm 51,01	339,88 \pm 69,25
Silte (g/kg)	151,58 \pm 32,93	135,40 \pm 33,65	122,59 \pm 7,93	121,54 \pm 13,69	134,97 \pm 47,70	139,09 \pm 21,45
Argila (g/kg)	437,29 \pm 123,83	436,82 \pm 73,16	443,39 \pm 81,20	508,15 \pm 102,81	528,93 \pm 44,63	521,03 \pm 64,50
N (%)	0,18 \pm 0,05	0,19 \pm 0,07	0,22 \pm 0,04	0,26 \pm 0,08	0,16 \pm 0,04	0,22 \pm 0,05
pH CaCl ₂	3,48 \pm 0,14	3,40 \pm 0,16	3,11 \pm 0,25	3,55 \pm 0,19	3,57 \pm 0,13	3,76 \pm 0,06
C (g/dm ³)	20,77 \pm 7,01	26,4 \pm 7,4	20,4 \pm 4,8	22,70 \pm 12,63	16,17 \pm 5,57	15,92 \pm 4,39
Al (cmol _c /dm ³)	1,97 \pm 0,29	2,80 \pm 0,41	2,10 \pm 0,36	2,08 \pm 0,55	2,08 \pm 0,70	1,93 \pm 0,24
Ca (cmol _c /dm ³)	0,20 \pm 0,09	0,13 \pm 0,10	0,25 \pm 0,05	0,21 \pm 0,36	0,22 \pm 0,47	0,10 \pm 0,14
Mg (cmol _c /dm ³)	0,12 \pm 0,10	0,14 \pm 0,08	0,14 \pm 0,05	0,30 \pm 0,27	0,19 \pm 0,24	0,15 \pm 0,10
K (cmol _c /dm ³)	0,07 \pm 0,02	0,08 \pm 0,02	0,05 \pm 0,02	0,09 \pm 0,05	0,08 \pm 0,04	0,05 \pm 0,01
P (ppm)	8,07 \pm 7,15	6,03 \pm 5,26	4,88 \pm 5,70	5,27 \pm 5,14	3,92 \pm 2,73	2,21 \pm 0,89
Na (cmol _c /dm ³)	0,03 \pm 0,02	0,20 \pm 0,37	0,14 \pm 0,25	0,12 \pm 0,21	0,04 \pm 0,02	0,03 \pm 0,01
Fe (mg/kg)	13,69 \pm 2,97	13,97 \pm 3,90	12,12 \pm 3,28	12,14 \pm 4,56	9,85 \pm 2,98	7,11 \pm 1,91
Cu (mg/kg)	0,45 \pm 0,35	0,20 \pm 0,15	0,27 \pm 0,17	0,59 \pm 0,52	0,68 \pm 0,34	0,10 \pm 0,07
Mn (mg/kg)	0,23 \pm 0,20	0,11 \pm 0,06	0,67 \pm 1,26	1,59 \pm 1,91	1,17 \pm 1,27	0,54 \pm 0,29
Zn (mg/kg)	0,10 \pm 0,16	0,13 \pm 0,14	0,11 \pm 0,12	0,13 \pm 0,11	0,12 \pm 0,08	0,13 \pm 0,06

FONTE: o autor para o N% e os atributos físicos do solo;

WOICIECHOWSKI (2015) para os atributos químicos em florestas com 25, 60, 75, 90 e 100 anos;

SLOBODA (2013) para os atributos químicos em florestas com 90 e 200 anos;

BIANCHIN (2013) para os atributos químicos em florestas com 60, 75 e 90 anos.

3.4 RESULTADOS

3.4.1 RITMO E PERIODICIDADE DE CRESCIMENTO

As onze espécies arbóreas apresentaram crescimento em circunferência do tronco sazonal com periodicidade similar, caracterizado por períodos de maior crescimento do tronco (primavera-verão) e períodos de menor crescimento e/ou com redução gradual e mesmo cessação do incremento do tronco (outono-inverno) (Fig. 3.1 e 3.2). O período de maior incremento radial do tronco ocorre, em geral, durante os meses mais quentes e chuvosos do ano (verão: dezembro-março) com ligeiro aumento já nos últimos meses que antecedem esse período (na primavera: outubro-novembro); e o de menor crescimento ou nenhum crescimento nos meses de inverno (de julho a agosto), quando há uma redução da precipitação, da temperatura e do comprimento do dia.

Casearia obliqua, *S. guianensis* e *V. bicuhyba* apresentaram períodos e padrão de crescimento bastante similares, com um evento de maior crescimento ao longo do ano, entre dezembro e março; e com redução gradual nas taxas de incremento alcançando os menores valores entre julho e setembro/outubro (Fig. 3.1 b,h e Fig. 3.2a).

Matayba guianensis apresentou pico de crescimento de dezembro a janeiro e nos demais meses cresceu continuamente (Fig. 3.1 d). *Cupania oblongifolia*, *O. catharinensis*, *A. glandulosa* e *A. triplinervia* apresentaram um período de maior crescimento, como as demais, entre dezembro e março (até junho para *A. glandulosa*); e um segundo período de crescimento, porém mais curto e de menor intensidade, entre setembro e outubro (Fig. 3.1 c,f,a,e).

Miconia cinnamomifolia e *P. glabrata* apresentam mais de um pico de crescimento durante o ano (Fig. 3.2 b e Fig. 3.1, g); um mais prolongado como as demais espécies (dezembro a março), e outro com mesma intensidade, entre setembro e outubro. E a espécie *V. bifalcata*, que tem altos valores de crescimento durante todo o ano em comparação às demais espécies, não apresentou sazonalidade definida (Fig. 3.2 c).

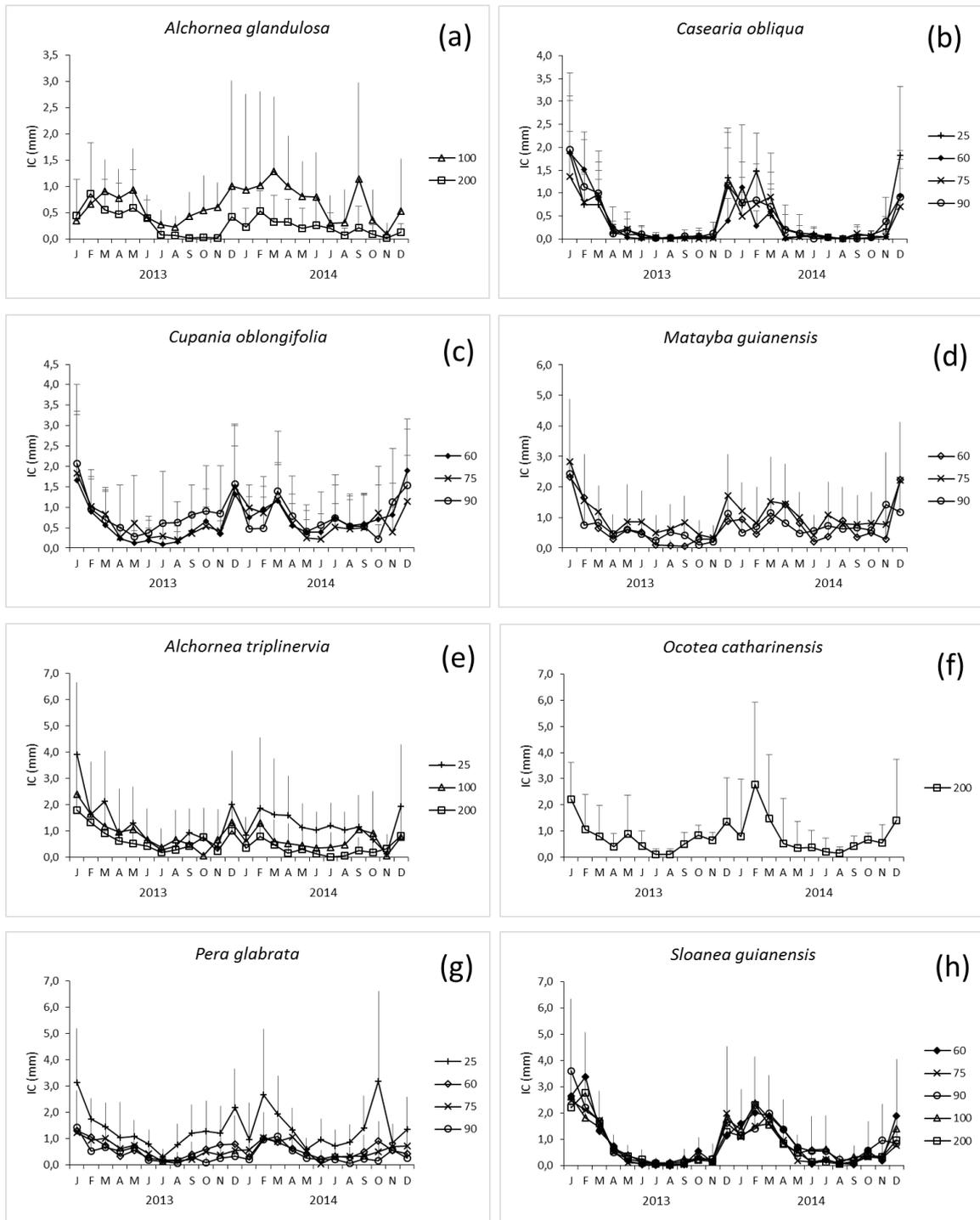


Figura 3. 1 - Incremento médio corrente mensal em circunferência do tronco (IC), avaliado em 2013-2014, de oito espécies arbóreas, em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica/PR. As barras indicam o desvio padrão; e os marcadores referem-se às idades aproximadas da floresta após distúrbio - corte raso em pelo menos parte da parcela (25, 60, 75 e 90 anos após distúrbio; e a mais de 100 e 200 anos sem distúrbio).

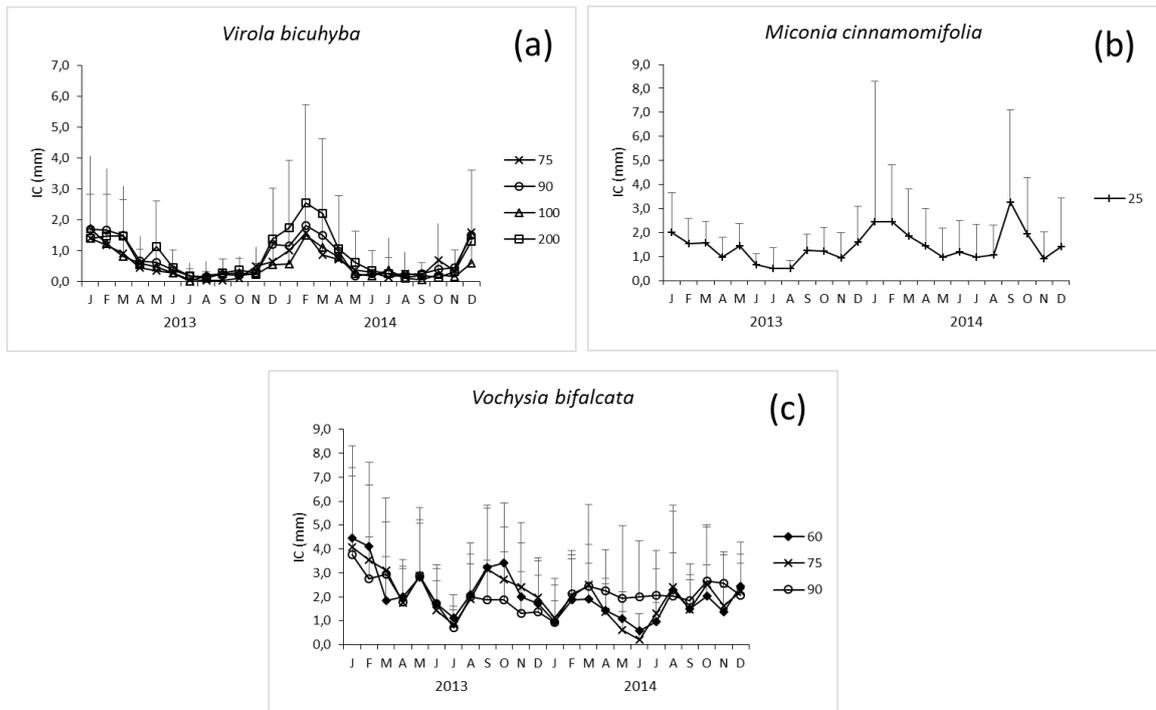


Figura 3. 2 - Incremento médio corrente mensal em circunferência do tronco (IC), avaliado em 2013-2014, de três espécies arbóreas, em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica/PR. As barras indicam o desvio padrão; e os marcadores referem-se às idades aproximadas da floresta após distúrbio - corte raso em pelo menos parte da parcela (25, 60, 75 e 90 anos após distúrbio; e a mais de 100 e 200 anos sem distúrbio).

3.4.2 VARIÁVEIS METEOROLÓGICAS E CRESCIMENTO

A maioria das espécies apresentou o crescimento em circunferência fortemente e positivamente correlacionado com a temperatura, precipitação (série histórica ou corrente) e comprimento do dia, do mês corrente e/ou do mês anterior ao crescimento, evidenciando um atraso (*lagged effect*) na resposta das árvores às variações meteorológicas para algumas espécies (Tabela 3.3).

A relação entre crescimento e variáveis climáticas diferiu entre as espécies estudadas, e entre indivíduos da mesma espécie. *Casearia obliqua*, *C. oblongifolia*, *O. catharinensis*, *P. glabrata*, *S. guianensis* e *V. bicuhyba* tiveram seu crescimento radial fortemente correlacionado com a precipitação, temperatura (série histórica ou corrente) e comprimento do dia ($p < 0,001$). O incremento de *Alchornea glandulosa* e *A. triplinervia* foi fortemente relacionado com a temperatura (média, máxima e mínima) e fracamente com a precipitação

Tabela 3. 3 - Coeficientes de correlação de Spearman (r_s) entre o crescimento mensal em circunferência do tronco de 11 espécies arbóreas em relação às variáveis climáticas.

Variável climática	Espécies										
	V_bic	O_cat	S_gui	Ca_obl	P_gla	Cu_obl	A_gla	A_tri	M_gui	M_cin	V_bif
Ppt (0)	0,69	0,64	0,58	0,70	0,58	0,54	0,44	0,54	0,58		
Ppt (1)	0,51		0,64	0,48		0,38		0,42	0,45		
Ppt (2)											
Ppt (3)							0,44	0,43			
Ppt SH (0)	0,73	0,81	0,79	0,76	0,75	0,84		0,57	0,51	0,67	
Ppt SH (1)	0,85	0,70	0,85	0,78	0,72	0,60	0,57	0,58	0,54	0,45	
Ppt SH (2)	0,75	0,46	0,69	0,72	0,48		0,77	0,64	0,53		
Ppt SH (3)	0,54		0,44				0,65	0,48			
T med (0)	0,85	0,85	0,85	0,87	0,78	0,79	0,54	0,62	0,60	0,65	
T med (1)	0,93	0,71	0,91	0,87	0,71	0,58	0,66	0,64	0,63	0,52	
T med (2)	0,76		0,72	0,66			0,69	0,57	0,57		
T med (3)	0,44						0,57	0,42			
T med SH (0)	0,86	0,85	0,87	0,88	0,80	0,77	0,54	0,66	0,59	0,62	0,42
T med SH (1)	0,93	0,72	0,88	0,88	0,70	0,53	0,76	0,70	0,60	0,50	
T med SH (2)	0,73		0,66	0,61			0,71	0,55	0,45		
T med SH (3)							0,56				
T min (0)	0,86	0,83	0,87	0,87	0,77	0,79	0,58	0,62	0,60	0,66	
T min (1)	0,91	0,65	0,90	0,83	0,67	0,56	0,62	0,62	0,65	0,49	
T min (2)	0,71		0,67	0,62			0,70	0,55	0,53		
T min (3)							0,58				
T min SH (0)	0,87	0,86	0,88	0,89	0,81	0,75	0,57	0,66	0,58	0,62	
T min SH (1)	0,89	0,69	0,87	0,86	0,68	0,51	0,75	0,67	0,58	0,46	
T min SH (2)	0,70		0,63	0,59			0,69	0,53	0,45		
T min SH (3)							0,55				
T max (0)	0,80	0,82	0,82	0,81	0,75	0,78	0,45	0,58	0,59	0,65	
T max (1)	0,93	0,77	0,87	0,89	0,75	0,61	0,70	0,67	0,65	0,59	
T max (2)	0,81	0,46	0,75	0,68	0,50		0,67	0,61	0,56		
T max (3)	0,45						0,50				
T max SH (0)	0,84	0,85	0,86	0,87	0,79	0,77	0,51	0,66	0,60	0,61	0,42
T max SH (1)	0,93	0,75	0,89	0,89	0,71	0,55	0,76	0,72	0,61	0,54	
T max SH (2)	0,75		0,70	0,63	0,41		0,72	0,56	0,45		
T max SH (3)							0,56				
Comp dia (0)	0,54	0,74	0,61	0,67	0,67	0,82		0,42	0,46	0,52	
Comp dia (1)	0,86	0,85	0,87	0,90	0,78	0,77	0,51	0,65	0,61	0,62	
Comp dia (2)	0,94	0,73	0,91	0,88	0,69	0,56	0,74	0,71	0,60	0,50	
Comp dia (3)	0,75		0,68	0,63			0,73	0,56	0,48		

Valores em negrito $p < 0,001$; normal $p < 0,05$.

Ppt = precipitação acumulada mensal; Ppt SH = precipitação acumulada mensal da série histórica (1978-2014); T med = temperatura média mensal; T med SH = temperatura média mensal da série histórica (1978-2014); T min = temperatura mínima média mensal; T min SH = temperatura mínima média mensal da série histórica (1978-2014); T max = temperatura máxima média mensal; T max SH = temperatura máxima média mensal da série histórica (1978-2014); Comp dia = comprimento do dia. Valores entre parênteses expressam as variáveis meteorológicas de: 0= mês corrente, 1= mês anterior, 2= dois meses passados, 3= três meses passados.

e comprimento do dia. Enquanto que *M. guianensis* e *M. cinnamomifolia* apresentaram fraca correlação do crescimento radial com todas as variáveis meteorológicas. *Vochysia bifalcata* apresentou apenas uma fraca correlação do crescimento com a temperatura média da série histórica e temperatura máxima corrente.

Para algumas espécies, as correlações com as variáveis meteorológicas parecem depender do tamanho das árvores (dados não apresentados). De maneira geral, os indivíduos de *V. bicuhyba*, *M. guianensis*, *A. triplinervia*, *P. glabrata* e *M. cinnamomifolia* com maiores diâmetros (DAP), e supostamente mais velhos, apresentaram correlações mais fortes entre crescimento em circunferência e clima. Enquanto que para *V. bifalcata* essa relação foi inversa, indivíduos mais jovens (menores DAP e que apresentaram menor crescimento – ver Cap.2) apresentaram correlações mais fortes entre crescimento e as variáveis meteorológicas, do que indivíduos mais velhos. E para *S. guianensis*, indivíduos de tamanho intermediário (que apresentaram maior crescimento – ver Cap.2) apresentaram as melhores correlações com as variáveis meteorológicas.

As espécies apresentaram diferentes graus de afinidades em resposta às variações sazonais ($K=480,5$; $p<0,0001$). Pelo coeficiente de correlação (r_s) individual foi possível separar as espécies em três grupos: o primeiro com as espécies que apresentam menor afinidade às variáveis climáticas, composto por *A. glandulosa*, *A. triplinervia*, *M. cinnamomifolia* e *V. bifalcata* (valor médio de correlação para todas as variáveis meteorológicas avaliadas = $0,185 \pm 0,26$). Esse grupo é caracterizado principalmente por pioneiras de rápido crescimento (com exceção de *A. glandulosa*); contínuo mesmo no inverno e, em geral⁴ com baixa densidade da madeira ($<0,7 \text{ g.cm}^{-3}$). O segundo grupo, com espécies que apresentaram valor intermediário de correlação de Spearman, composto por *C. oblongifolia*, *P. glabrata* e *M. guianensis* ($r_s= 0,37 \pm 0,23$); são espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, heliófitas, com taxa de incremento menor que as do primeiro grupo, apresentando sazonalidade no crescimento e alta densidade da madeira ($>0,7 \text{ g.cm}^{-3}$). E o terceiro grupo formado por espécies que apresentaram alta correlação de Spearman, composto por *C. obliqua*, *S. guianensis*, *O catharinensis* e *V. bicuhyba* ($r_s=0,48 \pm 0,24$); com exceção de *C. obliqua* que é uma espécie pioneira longeva, as demais espécies deste grupo são típicas de floresta madura e, em geral⁵, tolerantes à sombra. (Fig. 3.3)

⁴ Somente *Miconia cinnamomifolia* com densidade da madeira $> 0,7$ ($0,73 \text{ g.cm}^{-3}$).

⁵ *Virola bicuhyba* relatada como tolerante e/ou não tolerante à sombra (heliófita). Ver Borgo *et al.* (2011), Lorenzi (1992) e Lobão *et al.* (2013).

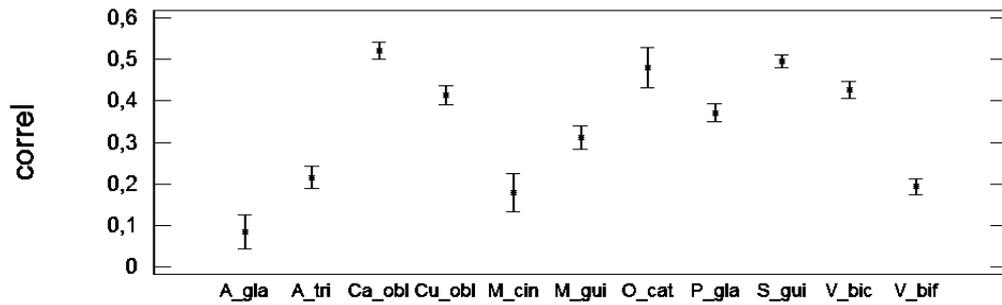


Figura 3. 3 - Valores médios de correlação de Spearman (crescimento radial do fuste x variáveis climáticas) entre espécies da Floresta Atlântica, revelando diferentes graus de afinidades em resposta às variações sazonais.

3.4.3 INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS SOBRE O CRESCIMENTO EM CIRCUNFERÊNCIA DO TRONCO EM ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA

Alchornea triplinervia

O primeiro eixo da ACP climática explicou 84% da variação dos dados, correlacionando-se positivamente com a precipitação, temperatura média, máxima e mínima e comprimento do dia; e negativamente com a umidade relativa (Tabela A do Apêndice 10). Os dois primeiros eixos da ACP da estrutura da floresta explicaram 89% da variação dos dados, com o primeiro eixo (53%) correlacionado positivamente com a densidade e com a área basal das subparcelas; e o segundo eixo (36%) correlacionado positivamente com a altura média dos indivíduos das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os três primeiros eixos explicaram 69% da variação, o primeiro (29%) representando a microporosidade do solo, teor de areia, C, P, Ca e Al; o segundo eixo (21%) os atributos físicos e N; e o terceiro eixo (19%) o pH do solo, P, Mg e Fe (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os cinco primeiros eixos explicaram 80% da variação, o primeiro (28%) representando os atributos físicos do solo, mais Mg e Fe; o segundo eixo (22%) a fertilidade com N, P, K, Ca, Mg; e o terceiro eixo (14%) a porosidade total e Al; o quarto eixo (10%) representando o silte e o quinto eixo (7%) o C e Zn (Tabela D do Apêndice 10).

Os fatores que influenciaram o crescimento diamétrico do tronco de *Alchornea triplinervia* foram principalmente a sensibilidade à sazonalidade climática ($p=0,01$); pH, P, Mg

e Fe do solo na profundidade 0-10 cm ($p=0,02$); e, em menor intensidade N, P, K, Ca e Mg ($p=0,06$) e C e Zn ($p=0,09$) do solo, na profundidade 10-20 cm (Tabelas 3.4a e b, 3.5a e b; Fig. 3.4). Em geral, os indivíduos desta espécie apresentaram maior incremento em circunferência do tronco nos solos mais ricos em Ca, Mg, P, K e Fe, menor teor de N, e pH mais baixo.

Tabela 3. 4a - Análise de regressão múltipla para *A. triplinervia* com dados de solo de 0-10 cm (\sqrt{IC}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Clima	0,53	0,19	2,83	0,01
Solo (pH, P, Mg, Fe)	0,64	0,26	2,50	0,02

Tabela 3.4b - ANOVA da regressão *A. triplinervia* com dados de solo 0-10 cm.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	2	48,64	24,32	5,40	0,01
Resíduo	26	117,10	4,50		

$R^2 = 29,35$; $R^2_{ajustado} = 23,92$.

$$\sqrt{IC} \text{ (mm)} = 3,78 + 0,53*CP_{\text{sazonalidade climática}} + 0,64*CP_{\text{solo 0-10 cm (pH, P, Mg, Fe)}}$$

Tabela 3. 5a - Análise de regressão múltipla para *A. triplinervia* (solo 10-20 cm) (\sqrt{IC}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste T	<i>P</i>
Clima	0,53	0,19	2,72	0,01
Solo (N, P, K, Ca, Mg)	-0,45	0,23	-1,97	0,06
Solo (C, Zn)	-0,68	0,38	-1,77	0,09

Tabela 3.5b - ANOVA da regressão *A. triplinervia* (solo 10-20 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>P</i>
Modelo	3	52,31	17,44	3,84	0,02
Resíduo	25	113,41	4,54		

$R^2 = 31,57$; $R^2_{ajustado} = 23,35$.

$$\sqrt{IC} \text{ (mm)} = 3,78 + 0,53*CP_{\text{sazonalidade climática}} - 0,45*CP_{\text{solo 10-20 cm (N, P, K, Ca, Mg)}} - 0,68*CP_{\text{solo 10-20 cm (C, Zn)}}$$

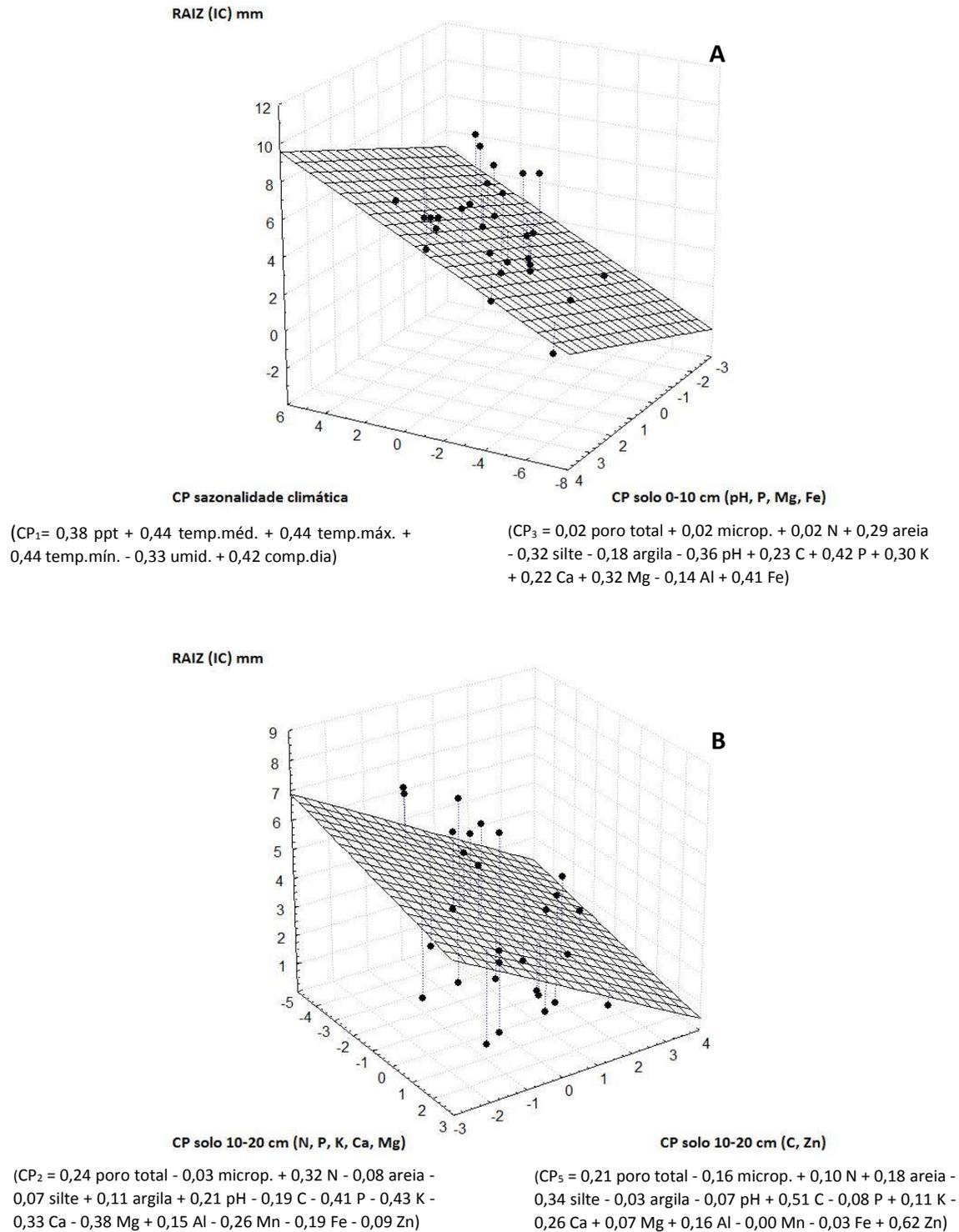


Figura 3. 4 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Alchornea triplinervia* na Floresta Atlântica do sul do Brasil.

Vochysia bifalcata

O primeiro eixo da ACP climática explicou 78% da variação dos dados, correlacionando-se positivamente com a precipitação, temperatura média, máxima e mínima e o comprimento do dia; e negativamente com a umidade relativa (Tabela A do Apêndice 10). Os dois primeiros eixos da ACP da estrutura da floresta explicaram 84% da variação dos dados, com o primeiro eixo (52%) correlacionado positivamente com a área basal e a altura média dos indivíduos das subparcelas; e o segundo eixo (32%) correlacionado positivamente com a densidade das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os quatro primeiros eixos explicaram 79% da variação, o primeiro (32%) representando a microporosidade do solo, pH, C, P, Al, Fe e Zn; o segundo eixo (26%) os atributos físicos e N; o terceiro eixo (12%) Ca e Mg; e o quarto eixo (9%) o teor de silte e K (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os cinco primeiros eixos explicaram 85% da variação, o primeiro (31%) representando os atributos físicos do solo, C, Al, Mn e Zn; o segundo eixo (20%) o teor de silte, C e Fe; o terceiro eixo (15%) o P, K e Mg; o quarto eixo (11%) o N; e o quinto eixo (10%) o pH (Tabela D do Apêndice 10).

Os fatores que influenciaram o crescimento em circunferência do tronco de *Vochysia bifalcata* foram principalmente o clima ($p < 0,001$), a microporosidade, pH, C, P, Al, Fe e Zn do solo na profundidade 0-10 cm ($p = 0,03$) e o teor de silte, Ca e Fe do solo na profundidade 10-20 cm ($p = 0,03$) (Tabelas 3.6a e b, 3.7a e b; Fig. 3.5 e 3.6). Em geral, os indivíduos desta espécie apresentaram maior incremento em solos com menores teores de P, Fe, menor microporosidade e pH, e maior teor de C, Al e Zn na profundidade de 0-10 cm; na profundidade 10-20 cm apresentaram maior crescimento em solos com maiores teores de Ca e silte, e menor teor de Fe.

Tabela 3. 6a - Análise de regressão múltipla para *V. bifalcata* com dados de solo de 0-10cm.

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Clima	-7,84	2,02	-3,87	<0,01
Solo (microp, pH, C, P, Al, Fe, Zn)	-4,58	2,01	-2,28	0,03

Tabela 3.6b - ANOVA da regressão *V. bifalcata* com dados de solo 0-10 cm.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	2	12133,7	6066,86	7,59	<0,01
Resíduo	53	42360,1	799,247		

$R^2 = 22,27$; $R^2_{\text{ajustado}} = 19,33$.

$$IC (mm) = 49,65 - 7,84*CP_{\text{sazonalidade climática}} - 4,58*CP_{\text{solo 0-10 cm (microp., pH, C, P, Al, Fe, Zn)}}$$

Tabela 3.7a - Análise de regressão múltipla para *V. bifalcata* (solo 10-20 cm).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Clima	-6,04	1,78	-3,40	<0,01
Solo (silte, Ca, Fe)	4,90	2,18	2,25	0,03

Tabela 3.7b - ANOVA da regressão *V. bifalcata* (solo 10-20 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	2	12045,8	6022,89	7,52	<0,01
Resíduo	53	42448,0	800,91		

$R^2 = 22,11$; $R^2_{\text{ajustado}} = 19,17$.

$$IC (mm) = 49,65 - 6,04*CP_{\text{sazonalidade climática}} + 4,90*CP_{\text{solo 10-20 cm (silte, Ca, Fe)}}$$

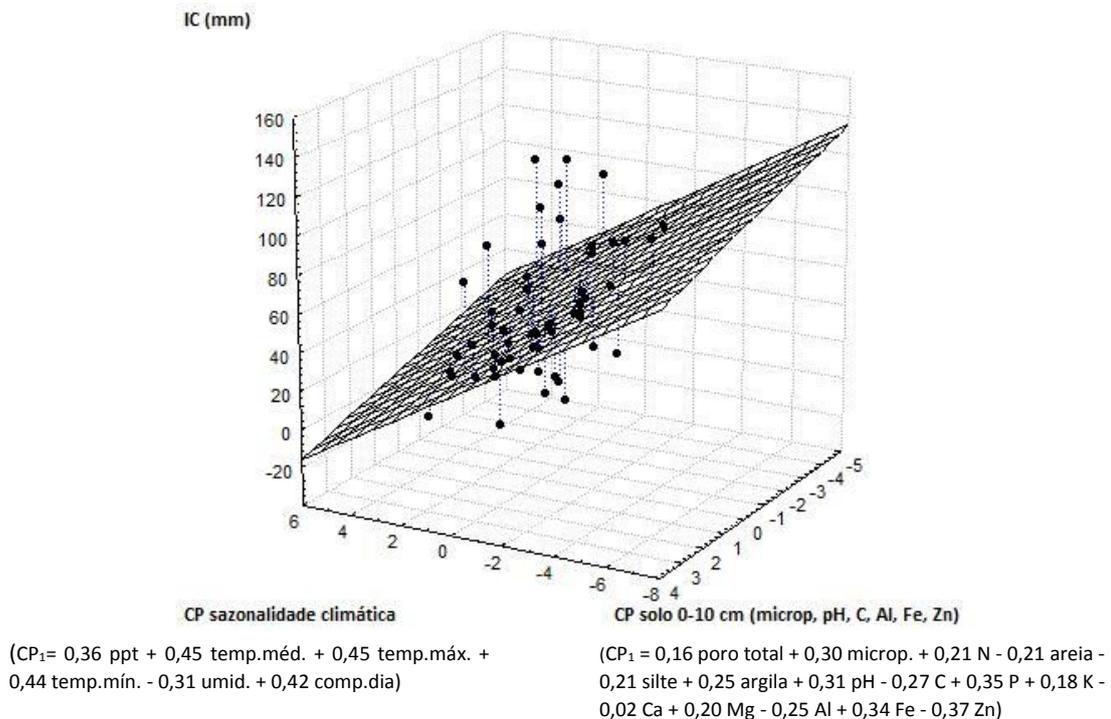


Figura 3. 5 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Vochysia bifalcata* na Floresta Atlântica do sul do Brasil.

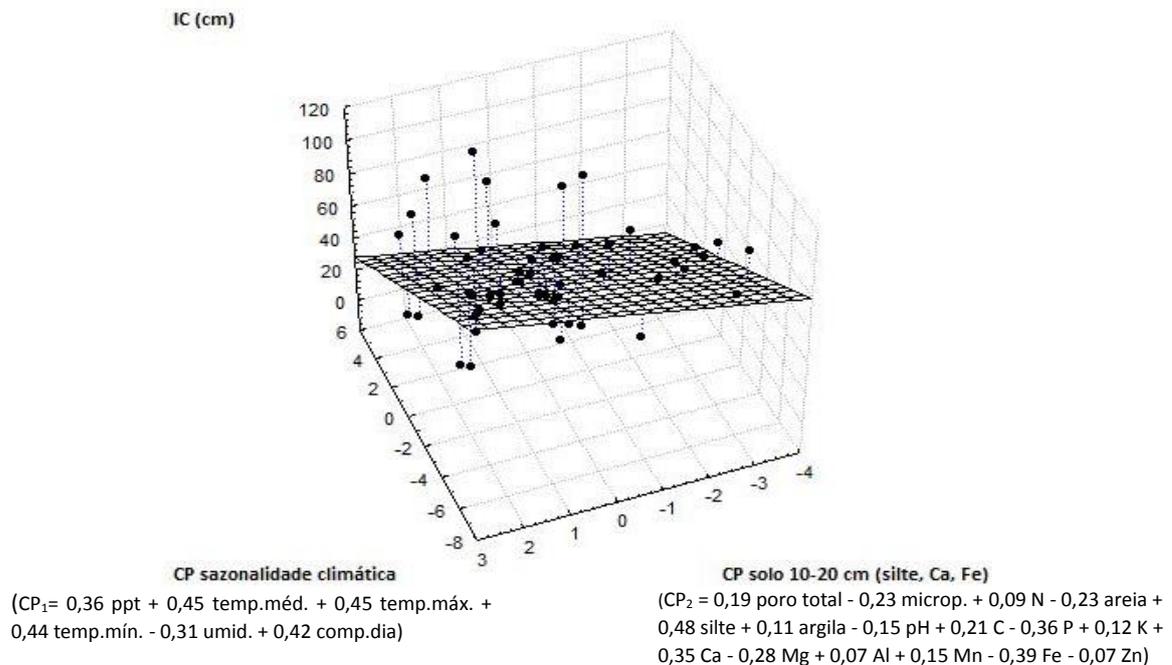


Figura 3. 6 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 10-20 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Vochysia bifalcata* na Floresta Atlântica do sul do Brasil.

Casearia obliqua

O primeiro eixo da ACP climática explicou 87% da variação dos dados, correlacionando-se positivamente com a precipitação, temperatura média, máxima e mínima e o comprimento do dia; e negativamente com a umidade relativa (Tabela A do Apêndice 10). O primeiro eixo da ACP da estrutura da floresta explicou 61% da variação dos dados, correlacionado positivamente com a densidade, a área basal e a altura média dos indivíduos das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os quatro primeiros eixos explicaram 74% da variação, o primeiro (28%) representando os teores de silte, C, Ca, Mg e Fe; o segundo eixo (20%) os atributos físicos; o terceiro eixo (17%) representando poro total, P e Al; e o quarto eixo (10%) o N e pH (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os cinco primeiros eixos explicaram 83% da variação, o primeiro (32%) representando os atributos físicos do solo, pH, C e Mg; o segundo eixo (22%) o N, K, Ca, Mn, Fe e Zn; o terceiro eixo (12%) os teores de silte e Al; o quarto eixo (9%) com

baixa correlação com todas as variáveis; e o quinto eixo (7%) representando os teores de P (Tabela D do Apêndice 10).

Os fatores que influenciaram o crescimento em circunferência do tronco de *Casearia obliqua* foram principalmente o clima ($p < 0,001$) e a estrutura da floresta ($P = 0,023$) (Tabelas 3.8a e b; Fig. 3.7). Em geral, os indivíduos desta espécie apresentaram maior incremento nas subparcelas com menores densidades, área basal e altura média.

Tabela 3. 8a - Análise de regressão múltipla para *Casearia obliqua* (\sqrt{IC}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Clima	0,31	0,06	5,53	<0,01
Estrutura (densidade, altura, área basal)	-0,22	0,10	-2,34	0,02

Tabela 3.8b - ANOVA da regressão *C. obliqua*.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	p
Modelo	2	33,39	16,70	19,97	<0,01
Resíduo	49	40,96	0,84		

$R^2 = 44,91$; $R^2_{ajustado} = 42,66$.

$$\sqrt{IC} \text{ (mm)} = 2,85 + 0,31 * CP_{\text{sazonalidade climática}} - 0,22 * CP_{\text{estrutura climática (dens., alt., área basal)}}$$

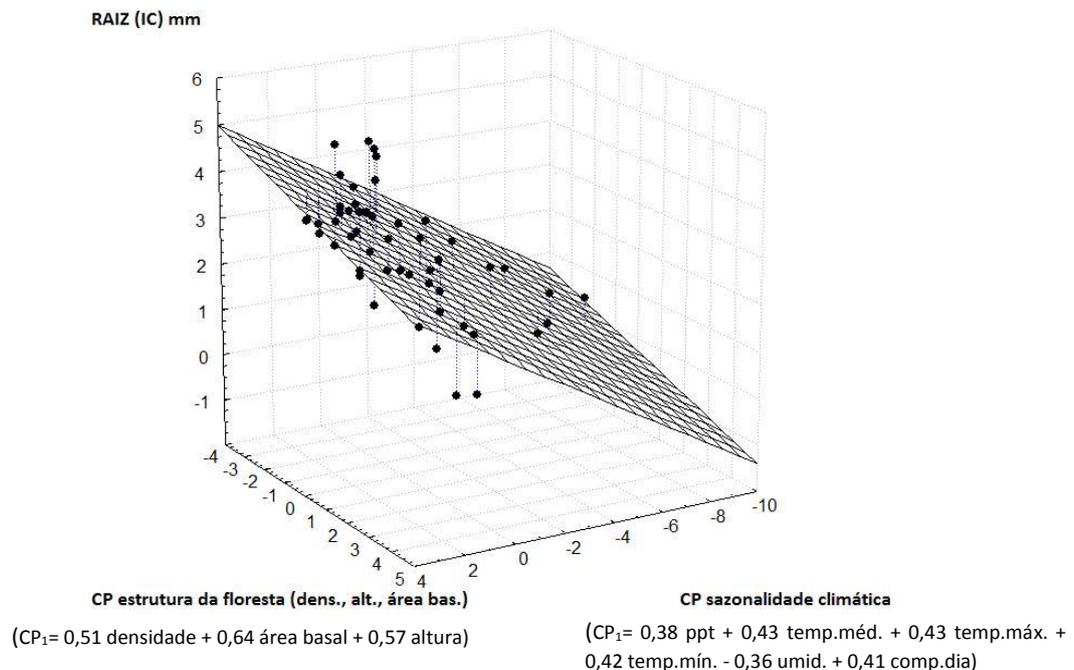


Figura 3. 7 - Efeito das componentes principais do clima e da estrutura da floresta, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Casearia obliqua* na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.

Pera glabrata

Os dois primeiros eixos da ACP climática explicaram 96% da variação dos dados, o primeiro eixo (73%) correlacionando-se positivamente com a temperatura média, máxima e mínima e o comprimento do dia; e negativamente com a umidade relativa. O segundo eixo (23%) correlacionou positivamente com a precipitação (Tabela A do Apêndice 10). Os dois primeiros eixos da ACP da estrutura da floresta explicaram 87% da variação dos dados, o primeiro eixo (48%) correlacionou positivamente com a densidade e a área basal das subparcelas; e o segundo eixo (39%) correlacionou positivamente com a altura dos indivíduos das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os quatro primeiros eixos explicaram 83% da variação, o primeiro (33%) representando os atributos físicos, N, Fe e Zn; o segundo eixo (21%) os teores de K, Ca, Mg e Al; o terceiro eixo (19%) os teores de silte, C e pH; e o quarto eixo (11%) os teores de P (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os cinco primeiros eixos explicaram 80% da variação, o primeiro (30%) representando os atributos físicos do solo, C e K; o segundo eixo (19%) o P, Al e Fe; o terceiro eixo (18%) o pH e Ca; o quarto eixo (8%) o Mg; e o quinto eixo (6%) o Mn e Zn (Tabela D do Apêndice 10).

Os fatores que influenciaram o crescimento em circunferência do tronco de *Pera glabrata* foram principalmente o clima ($p=0,007$) e a estrutura da floresta ($p=0,064$) (Tabelas 3.9a e b; Fig. 3.8). Em geral, os indivíduos desta espécie apresentaram maior incremento em circunferência do tronco nas subparcelas com menores densidades e área basal.

Tabela 3. 9a - Análise de regressão múltipla para *P. glabrata* (\sqrt{IC}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Clima	0,34	0,12	2,84	0,01
Estrutura (densidade, área basal)	-0,39	0,21	-1,91	0,06

Tabela 3.9b - ANOVA da regressão *P. glabrata*.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	p
Modelo	2	33,66	16,83	6,63	<0,01
Resíduo	40	101,51	2,54		

$R^2 = 24,91$; $R^2_{ajustado} = 21,15$.

$$\sqrt{IC} \text{ (mm)} = 3,82 + 0,34*CP_{\text{sazonalidade climática}} - 0,39*CP_{\text{estrutura da floresta (dens., área basal)}}$$

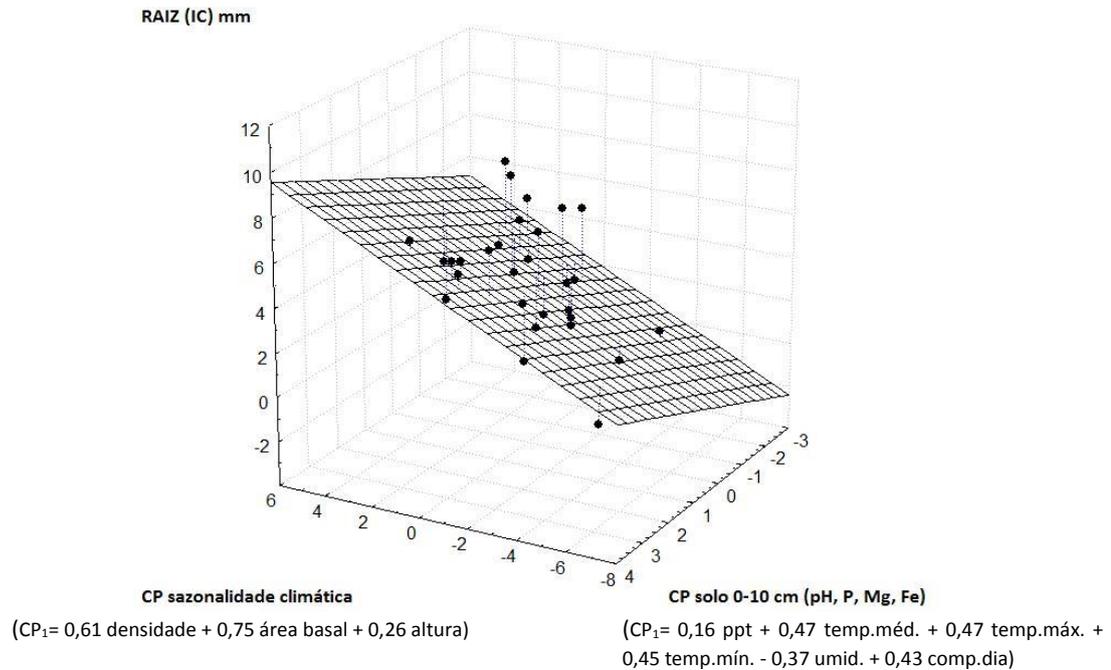


Figura 3. 8 - Efeito das componentes principais do clima e da estrutura da floresta, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Pera glabrata* na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.

Cupania oblongifolia

O primeiro eixo da ACP climática explicou 82% da variação dos dados, correlacionando-se positivamente com a precipitação, temperatura média, máxima e mínima e o comprimento do dia; e negativamente com a umidade relativa (Tabela A do Apêndice 10). Os dois primeiros eixos da ACP da estrutura da floresta explicaram 81% da variação dos dados, com o primeiro eixo (46%) correlacionado positivamente com a densidade das subparcelas; e o segundo eixo (35%) correlacionado positivamente com a área basal e a altura média dos indivíduos das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os seis primeiros eixos explicaram 89% da variação dos dados, o primeiro (29%) representando os atributos físicos, C e Al; o segundo eixo (20%) o P, K, Mg e Fe; o terceiro eixo (16%) o teor de silte e pH; e o quarto (9%) e sexto (7%) eixos representando, respectivamente, Ca e N (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os cinco primeiros eixos explicaram 90% da variação, o primeiro (36%) representando os atributos físicos do solo, C e Al; o segundo eixo (20%) os teores de silte, N e Fe; o terceiro eixo (14%) o

P, K e Mn; o quarto eixo (11%) o Mg; e o quinto eixo (10%) o pH e Ca (Tabela D do Apêndice 10).

Aproximadamente 15% do crescimento mensal de *Cupania oblongifolia* é explicado pela disponibilidade de N, teor de silte e pH a 0-10 cm de profundidade do solo ($p=0,081$ e $p=0,04$), e de P, K e Mn a 10-20 cm de profundidade do solo ($p=0,0098$) (Tabelas 3.10a e b, 3.11a e b; Fig. 3.9).

Tabela 3. 10a - Análise de regressão múltipla para *C. oblongifolia* com dados de solo na profundidade 0-10 cm (\sqrt{IC}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Solo (silte, pH)	-0,33	0,15	-2,14	0,04
Solo (N)	0,41	0,23	1,79	0,08

Tabela 3.10b - ANOVA da regressão *C. oblongifolia* (solo 0-10 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	p
Modelo	2	17,43	8,72	3,90	0,03
Resíduo	41	89,41	2,24		

$R^2 = 16,31$; $R^2_{ajustado} = 12,13$.

$$\sqrt{IC} \text{ (mm)} = 3,82 - 0,33 * CP_{\text{solo 0-10 cm (silte, pH)}} + 0,41 * CP_{\text{solo 0-10 cm (N)}}$$

Tabela 3. 11a - Análise de regressão múltipla para *C. oblongifolia* com dados de solo na profundidade 10-20 cm (\sqrt{IC}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Solo (P, K, Mn)	-0,43	0,16	-2,71	0,01

Tabela 3.11b - ANOVA da regressão *C. oblongifolia* (solo 10-20 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	p
Modelo	1	16,23	16,23	7,34	0,01
Resíduo	41	90,61	2,21		

$R^2 = 15,19$; $R^2_{ajustado} = 13,12$.

$$\sqrt{IC} \text{ (mm)} = 3,82 - 0,43 * CP_{\text{solo 10-20 cm (P, K, Mn)}}$$

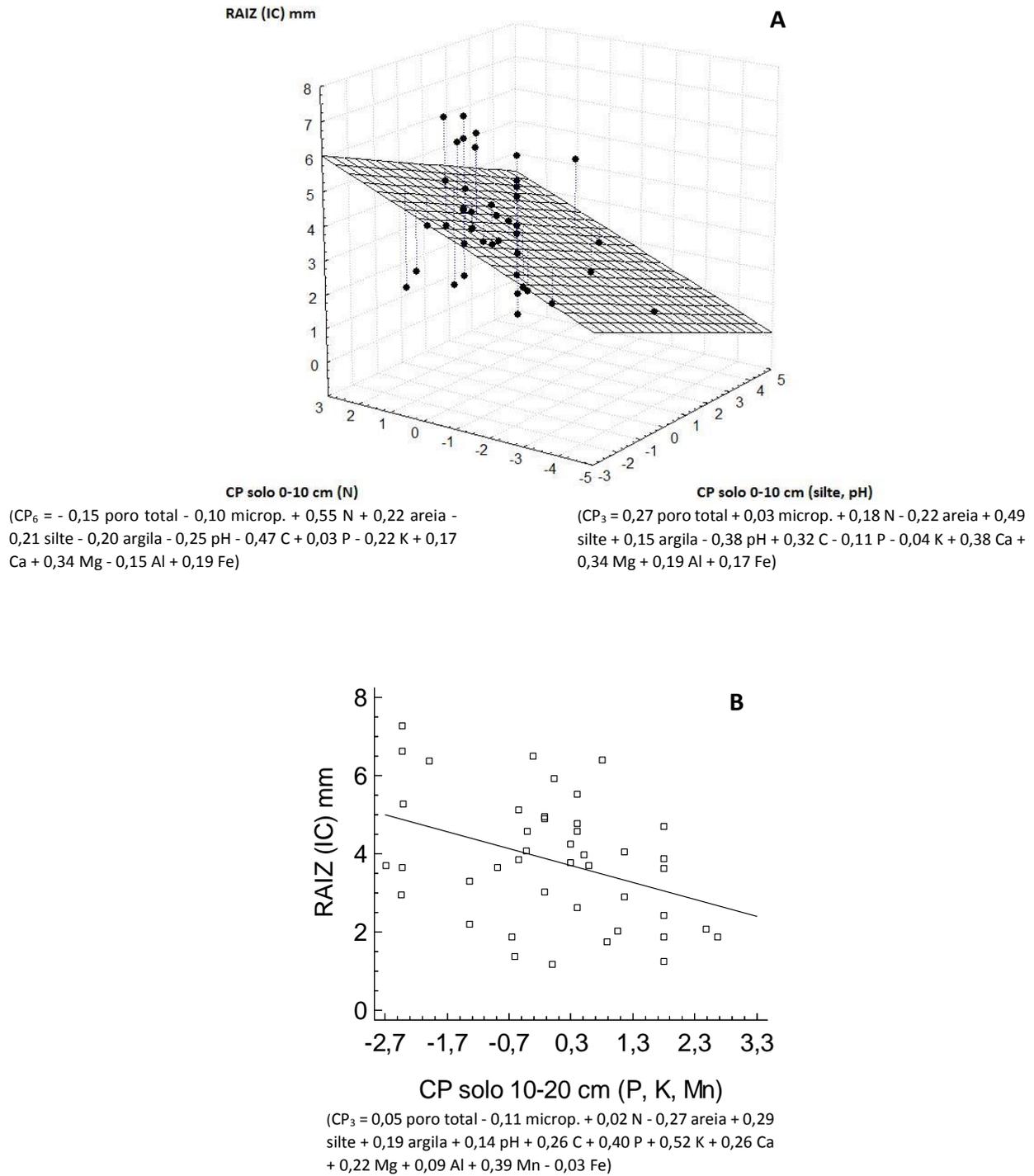


Figura 3. 9 - Efeito das componentes principais do solo a 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Cupania oblongifolia* na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.

Sloanea guianensis

O primeiro eixo da ACP climática explicou 86% da variação dos dados, correlacionando-se positivamente com a precipitação, temperatura média, máxima e mínima e o comprimento do dia; e negativamente com a umidade relativa (Tabela A do Apêndice 10). Os dois primeiros eixos da ACP da estrutura da floresta explicaram 76% da variação dos dados, com o primeiro eixo (42%) correlacionado positivamente com a área basal das subparcelas; e o segundo eixo (34%) correlacionado negativamente com a densidade e positivamente com a altura média dos indivíduos das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os quatro primeiros eixos explicaram 77% da variação dos dados, o primeiro (33%) representando os atributos físicos, pH, C e Zn; o segundo eixo (21%) o K, Ca, Mg e Al; o terceiro eixo (15%) a porosidade total, P e Fe; e o quarto (9%) representando os teores de N e silte (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os quatro primeiros eixos explicaram 67% da variação dos dados, o primeiro eixo (29%) representando os atributos físicos do solo, pH, C e Fe; o segundo eixo (20%) o K, Ca, Mg, Mn e Zn; o terceiro eixo (11%) os teores de silte, N e Al; e o quarto eixo (8%) o teor de P (Tabela D do Apêndice 10).

Os fatores que influenciaram o crescimento em circunferência do tronco de *Sloanea guianensis* foram o clima ($p < 0,001$) e o solo na profundidade 0-10 cm ($p = 0,038$) (Tabelas 3.12a e b; Fig. 3.10). Em geral, os indivíduos desta espécie apresentaram maior incremento em solos com maior teor de N e menor teor de silte.

Tabela 3. 12a - Análise de regressão múltipla para *S. guianensis* com dados de solo na profundidade 0-10 cm (\sqrt{TC}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Clima	0,40	0,05	7,79	<0,01
Solo (silte, N)	-0,21	0,10	-2,10	0,04

Tabela 3.12b - ANOVA da regressão *S. guianensis* (solo 0-10 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	2	72,54	36,27	30,68	<0,01
Resíduo	86	101,69	1,18		

$R^2 = 41,64$; $R^2_{ajustado} = 40,28$.

$$\sqrt{IC} \text{ (mm)} = 4,21 + 0,40*CP_{\text{sazonalidade climática}} - 0,21*CP_{\text{solo 0-10 cm (silte, N)}}$$

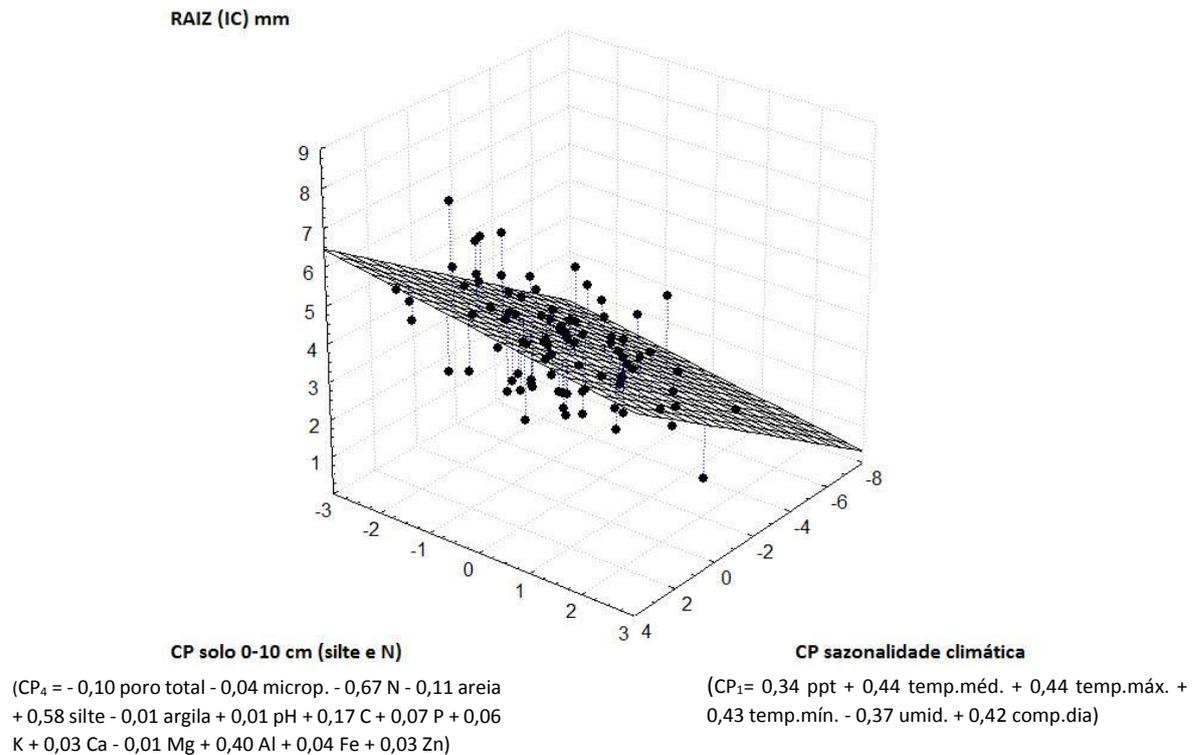


Figura 3. 10 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Sloanea guianensis* na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.

Virola bicuhyba

Os dois primeiros eixos da ACP climática explicaram 96% da variação dos dados, o primeiro eixo (77%) correlacionou positivamente com a precipitação, temperatura média, máxima e mínima; e o comprimento do dia. O segundo eixo (19%) correlacionou negativamente com a umidade relativa (Tabela A do Apêndice 10). Os dois primeiros eixos da ACP da estrutura da floresta explicaram 85% da variação dos dados, com o primeiro eixo (50%) correlacionado positivamente com a densidade das subparcelas; e o segundo eixo (34%) correlacionado positivamente com a área basal e a altura média dos indivíduos das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os cinco primeiros eixos explicaram 80% da variação dos dados, o primeiro (31%) representando os atributos físicos, pH e Mn; o segundo eixo (21%) o P, K, Ca e

Mg; o terceiro eixo (11%) o Al e Zn; o quarto (9%) o C e N; e o quinto eixo (7%) o teor de Fe (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os cinco primeiros eixos explicaram 79% da variação dos dados, o primeiro eixo (33%) representando os atributos físicos do solo, pH, C, Ca e Mg; o segundo eixo (20%) o P, K e Mn; o terceiro eixo (10%) o Al; o quarto eixo (8%) os teores de silte, Fe e Zn; e o quinto eixo (7%) representando o N (Tabela D do Apêndice 10).

Virola bicuhyba apresentou correlação com o clima ($p < 0,01$) e com a estrutura da floresta ($p = 0,092$) (Tabelas 3.13a e b; Fig. 3.11). Em geral, os indivíduos desta espécie apresentaram maior incremento nas subparcelas com menos árvores (menor densidade).

Tabela 3. 13a - Análise de regressão múltipla para *V. bicuhyba* (Log(IC)).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Clima (ppt, temp., comp.dia)	0,29	0,06	5,03	<0,01
Clima (umidade rel.)	0,27	0,12	2,20	0,03
Estrutura (densidade)	-0,22	0,13	-1,72	0,09

Tabela 3.13b - ANOVA da regressão *V. bicuhyba*.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	3	27,40	9,13	11,49	<0,01
Resíduo	48	38,14	0,79		

$R^2 = 41,80$; $R^2_{ajustado} = 38,16$.

$Log(IC) (mm) = 2,27 + 0,29 * CP_{sazonalidade\ climática\ (ppt,\ temp.,\ comp.dia)} + 0,27 * CP_{sazonalidade\ climática\ (umidade\ rel.)} - 0,22 * CP_{estrutura\ da\ floresta\ (densidade)}$

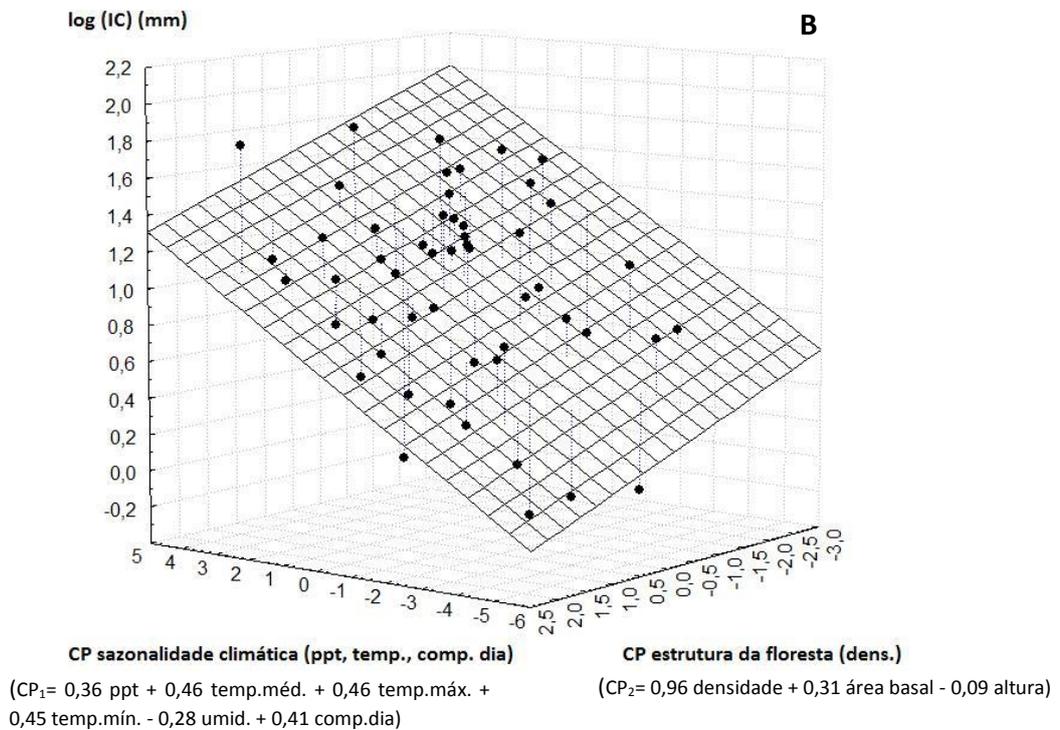
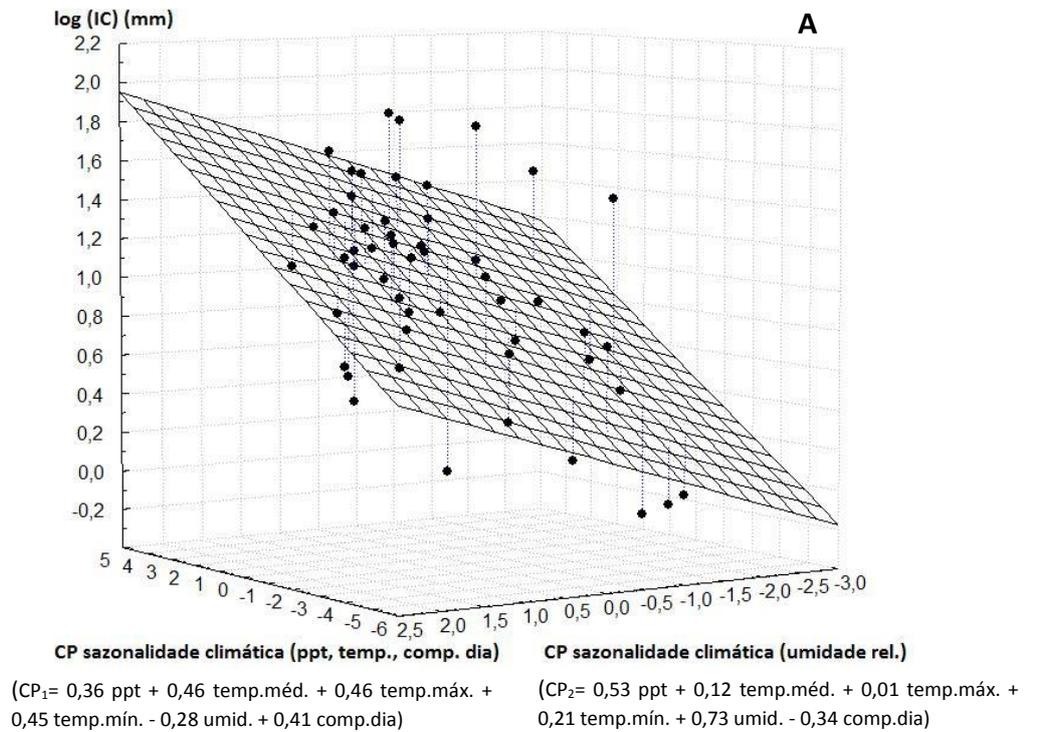


Figura 3. 11 - Efeito das componentes principais do clima (A) e da estrutura da floresta (B) sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Virola bicuhyba* na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.

Ocotea catharinensis

Os dois primeiros eixos da ACP climática explicaram 96% da variação dos dados, o primeiro eixo (76%) correlacionou positivamente com a temperatura média, máxima e mínima e o comprimento do dia; e negativamente com a umidade relativa do ar. O segundo eixo (20%) correlacionou positivamente com a precipitação (Tabela A do Apêndice 10). Os dois primeiros eixos da ACP da estrutura da floresta explicaram 93% da variação dos dados, com o primeiro eixo (57%) correlacionado positivamente com a área basal e a altura média dos indivíduos das subparcelas; e o segundo eixo (36%) correlacionado positivamente com a densidade das subparcelas (Tabela B do Apêndice 10). Para a ACP das características edáficas na profundidade 0-10 cm, os três primeiros eixos explicaram 98% da variação dos dados, o primeiro (44%) representando o pH, P, Ca, Mg e Mn; o segundo eixo (37%) o C, K e Fe; e o terceiro eixo (16%) o Al (Tabela C do Apêndice 10). Para a profundidade 10-20 cm, os três primeiros eixos explicaram 90% da variação dos dados, o primeiro (40%) representando P, K, Mg e Fe; o segundo eixo (28%) o pH e Al; e o terceiro eixo (22%) o C, Ca e Mn (Tabela D do Apêndice 10).

Ocotea catharinensis teve 95-100% do seu crescimento em circunferência do tronco explicado pelas variáveis sazonalidade climática ($p=0,01$), atributos pedológicos (física e fertilidade) a 0-10 cm ($p=0,039$) e 10-20 cm ($p=0,001$) de profundidade, e estrutura da floresta ($p=0,003$) (Tabelas 3.14a e b; 3.15a e b; Fig. 3.12 e 3.13). Em geral, os indivíduos desta espécie apresentaram maior incremento radial nas subparcelas com menor área basal e altura média, e sobre os solos com maiores teores de K a 0-10 cm de profundidade, menores teores de Al e C (0-10 e 10-20 cm), e mais pobres em nutrientes na profundidade de 10-20 cm.

Tabela 3. 14a - Análise de regressão múltipla para *O. catharinensis* com dados de solo de 0-10cm.

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Clima	-5,58	0,70	-8,03	<0,01
Clima ppt	6,31	1,19	5,29	0,01
Estrutura (área basal, altura)	-12,25	1,31	-9,37	<0,01
Solo (C, K, Fe)	1,84	0,62	2,96	0,06
Solo (Al)	-3,00	0,85	-3,52	0,04

Tabela 3.14b - ANOVA da regressão *O. catharinensis* com dados de solo 0-10 cm.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	5	1170,96	234,19	31,80	<0,01
Resíduo	3	22,09	7,36		

$R^2 = 98,15$; $R^2_{\text{ajustado}} = 95,06$.

$$IC (mm) = 19,11 - 5,58*CP_{\text{ sazonalidade climática (temp., comp.dia, umidade rel.)}} + 6,31*CP_{\text{ sazonalidade climática (ppt)}} - 12,25*CP_{\text{ estrutura da floresta (área basal e altura)}} + 1,84*CP_{\text{ solo 0-10 cm (C, K, Fe)}} - 3,00*CP_{\text{ solo 0-10 cm (Al)}}$$

Tabela 3. 15a - Análise de regressão múltipla para *O. catharinensis* (solo 10-20 cm).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Clima	-6,02	0,09	-65,16	<0,01
Clima ppt	7,18	0,17	41,85	<0,01
Estrutura (área basal, altura)	-13,43	0,20	-65,85	<0,01
Solo (P, K, Mg, Fe)	0,42	0,10	4,11	0,05
Solo (pH, Al)	2,07	0,09	22,29	<0,01
Solo (C, Ca, Mn)	2,72	0,10	27,59	<0,01

Tabela 3.15b - ANOVA da regressão *O. catharinensis* (solo 10-20 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	6	1192,79	198,80	1550,92	<0,01
Resíduo	2	0,26	0,13		

$R^2 = 99,98$; $R^2_{\text{ajustado}} = 99,91$.

$$IC (mm) = 19,11 - 6,02*CP_{\text{ sazonalidade climática (temp., comp.dia, umidade rel.)}} + 7,18*CP_{\text{ sazonalidade climática (ppt)}} - 13,43*CP_{\text{ estrutura da floresta (área basal e altura)}} + 0,42*CP_{\text{ solo 10-20 cm (P, K, Mg, Fe)}} + 2,07*CP_{\text{ solo 10-20 cm (pH, Al)}} + 2,72*CP_{\text{ solo 10-20 cm (C, Ca, Mn)}}$$

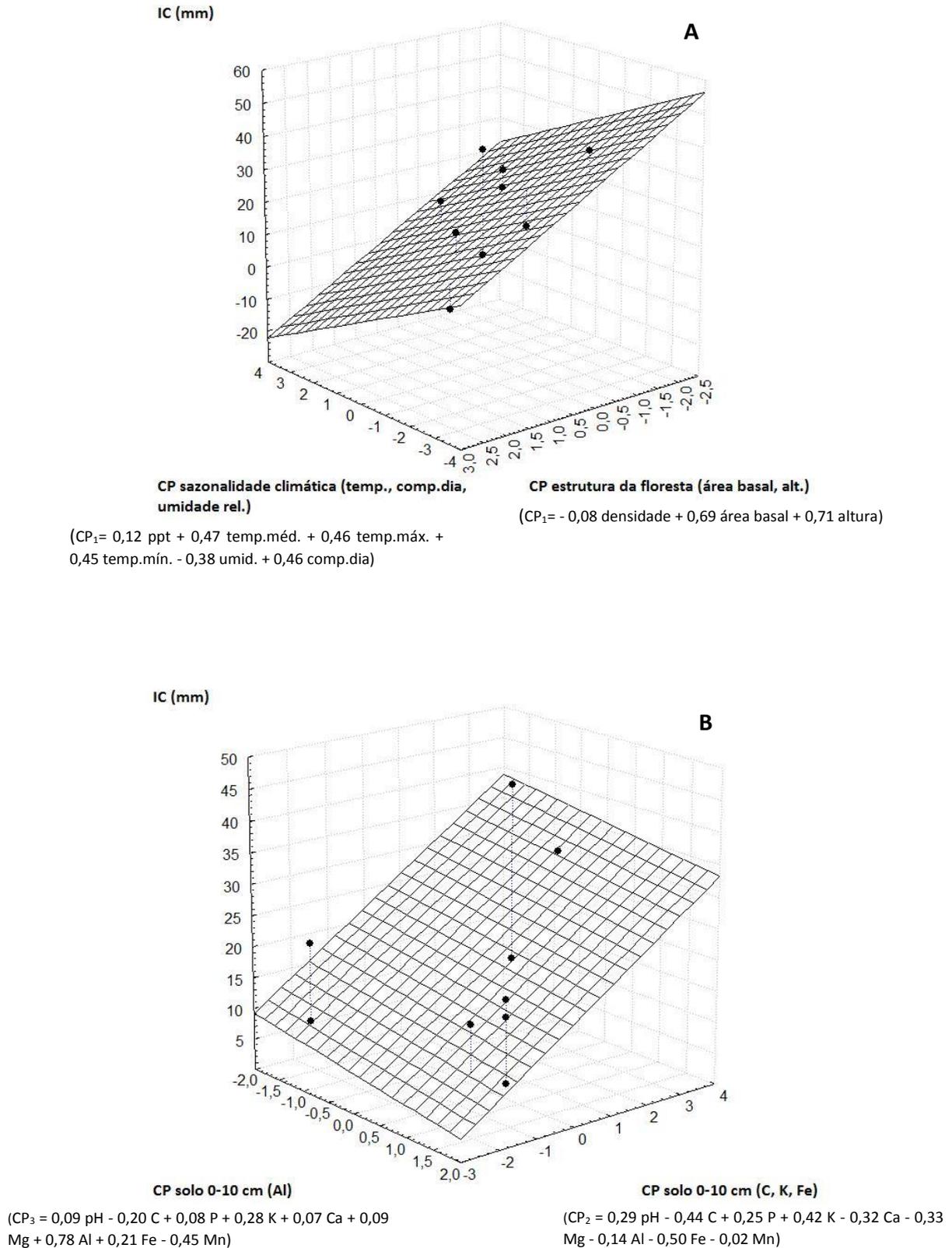


Figura 3. 12 - Efeito das componentes principais do clima (A), da estrutura da floresta (A), e do solo a 0-10 cm de profundidade (B), sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Ocotea catharinensis* na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.

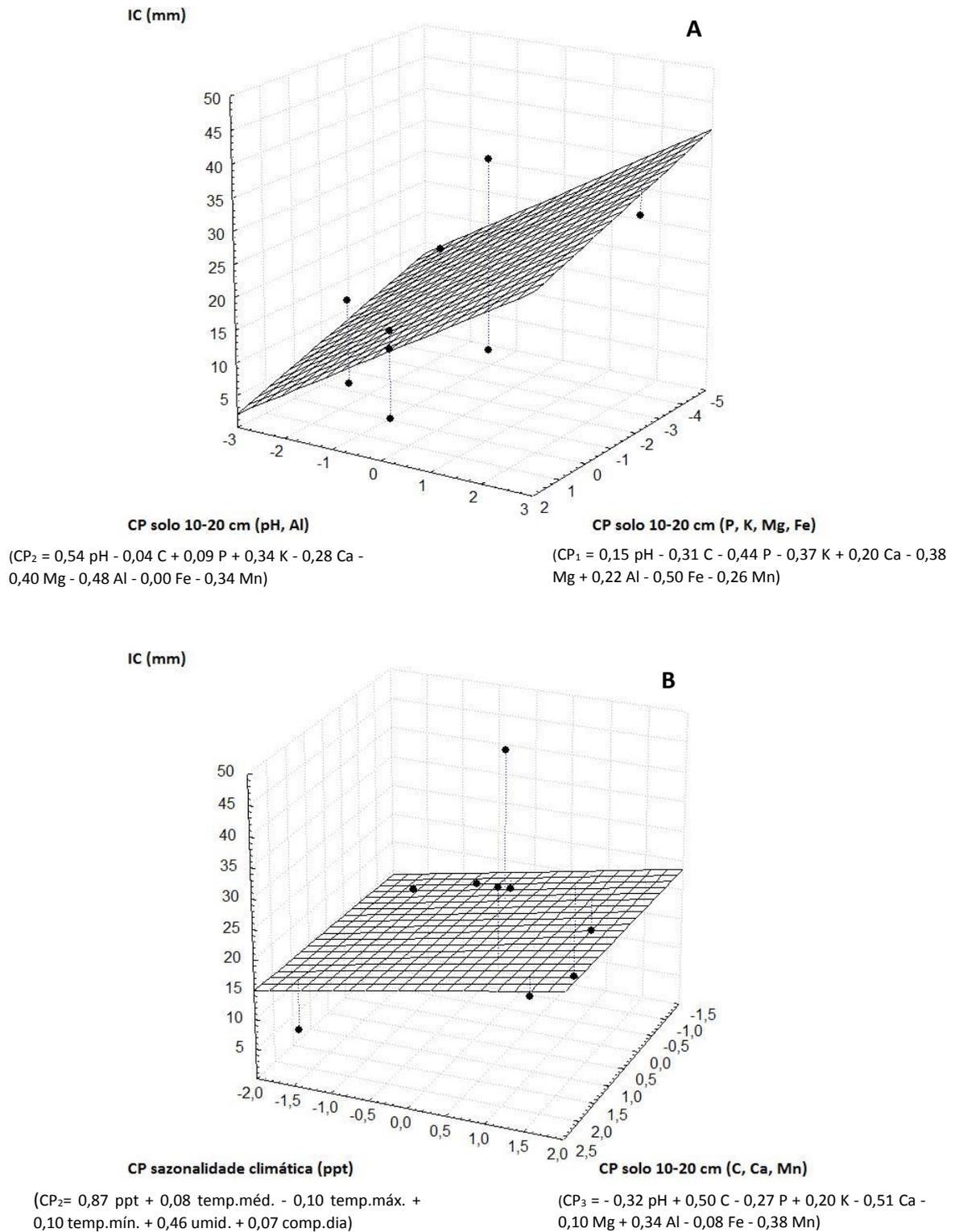


Figura 3. 13 - Efeito das componentes principais do solo a 10-20 cm de profundidade (A e B), e do clima (B), sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de *Ocotea catharinensis* na Floresta Atlântica, no sul do Brasil.

3.4.4 INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS SOBRE O CRESCIMENTO EM CIRCUNFERÊNCIA DO TRONCO DE ÁRVORES EM FLORESTAS COM DIFERENTES IDADES DE REGENERAÇÃO

Floresta 25 anos

As espécies que compõem as florestas em estágio inicial de sucessão secundária, representadas aqui por *Alchornea triplinervia*, *Casearia obliqua*, *Miconia cinnamomifolia* e *Pera glabrata*, apresentaram influência significativa da sazonalidade climática ($p=0,001$) e de alguns atributos químicos do solo na profundidade 10-20 cm ($p=0,08$ e $p=0,002$), sobre o crescimento em circunferência do tronco. (Tabela 3.16a e b; Fig. 3.14). Os indivíduos que crescem nesta tipologia apresentaram maiores taxas de incremento nas subparcelas com menores teores de C, K e Zn na profundidade de 10-20 cm (Ver Apêndice 11 para os dados das ACPs).

Tabela 3.16a - Análise de regressão múltipla Floresta 25 anos (IC std) (10-20 cm)

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Clima	0,13	0,04	3,62	<0,01
Solo (C, K)	0,10	0,06	1,81	0,08
Solo (Zn)	-0,27	0,08	-3,28	<0,01

Tabela 3.16b - ANOVA da regressão Floresta 25 anos (IC std).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	3	7,43	2,48	9,22	<0,01
Resíduo	35	9,41	0,27		

$R^2 = 44,14$; $R^2_{ajustado} = 39,35$.

$$IC\ std = 1,00 + 0,13 * CP_{sazonalidade\ climática} + 0,10 * CP_{solo\ 10-20\ cm\ (C,\ K)} - 0,27 * CP_{solo\ 10-20\ cm\ (Zn)}$$

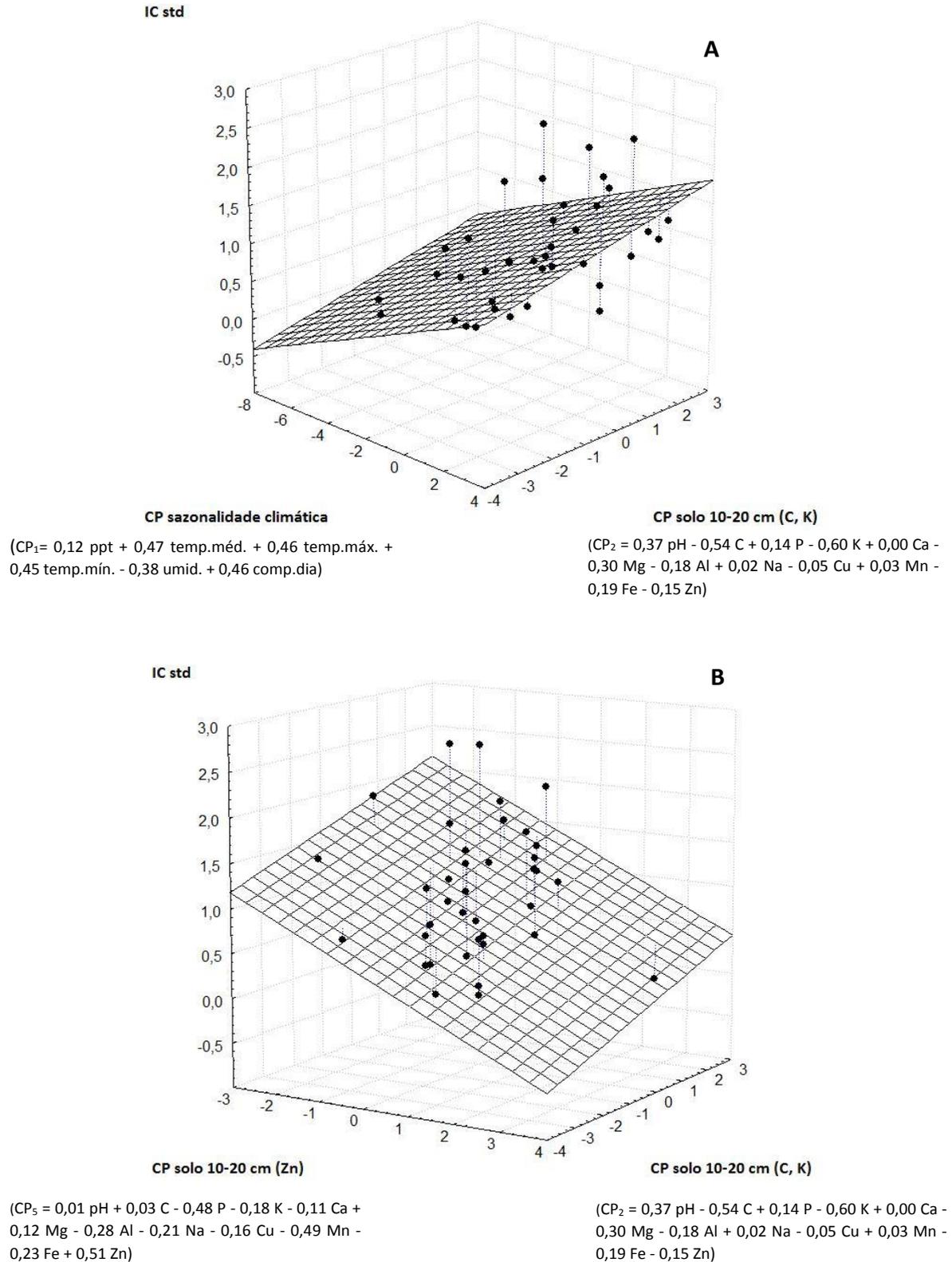


Figura 3. 14 - Efeito das componentes principais do clima (A) e do solo a 10-20 cm de profundidade (A e B), sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (período de 2013-2014), de espécies em Floresta Secundária Atlântica, com aproximadamente 25 anos após distúrbio, em Antonina, Paraná, Brasil. Os dados de incremento do tronco foram divididos pelo valor do crescimento médio de cada espécie com o objetivo de padronizar os valores de incremento entre as espécies.

Floresta 60 anos

As espécies que compõem as florestas em estágio intermediário de sucessão secundária, representadas aqui por *Casearia obliqua*, *Cupania oblongifolia*, *Matayba guianensis*, *Pera glabrata*, *Sloanea guianensis* e *Vochysia bifalcata*, não apresentaram relação significativa com as variáveis ambientais, na análise de regressão.

Essa baixa correlação com as variáveis ambientais selecionadas para o presente trabalho pode ser explicada pelo tamanho reduzido de espécies, e ao mesmo tempo, muito heterogêneo, havendo a necessidade de ampliar o número de espécies que representem este estágio de desenvolvimento florestal; caracterizado por haver grandes mudanças estruturais e genéticas. Pode ser, ainda, que as variáveis métricas utilizadas como variável ambiental sejam insuficientes para capturar os efeitos mais importantes da sazonalidade climática, do estágio sucessional e dos atributos de solo sobre o crescimento do tronco das espécies avaliadas.

Floresta 75-90 anos

Nas florestas com 75 a 90 anos os fatores que mais influenciaram o crescimento das espécies foram a sazonalidade climática ($p=0,001$), e com menor intensidade, o solo a 0-10 cm de profundidade ($p=0,098$) (Tabelas 3.17 a e b; Fig. 3.15). Em geral, os maiores incrementos em circunferência do tronco ocorreram nos solos com menores teores de Zn e maiores teores de N (Dados das ACPs no Apêndice 11).

Tabela 3.17a - Análise de regressão múltipla em Floresta Atlântica 75-90 anos (\sqrt{ICstd}) (solo 0-10 cm).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Clima	0,04	0,01	3,47	<0,01
Solo (N, Zn)	-0,04	0,02	-1,66	<0,10

Tabela 3.17b - ANOVA da regressão múltipla em Floresta Atlântica 75-90 anos.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	2	2,27	1,13	8,08	<0,01
Resíduo	204	28,59	0,14		

$R^2 = 7,34$; $R^2_{ajustado} = 6,44$.

$$\sqrt{ICstd} = 0,92 + 0,04*CP_{sazonalidade\ climática} - 0,04*CP_{solo\ 0-10\ cm\ (N,\ Zn)}$$

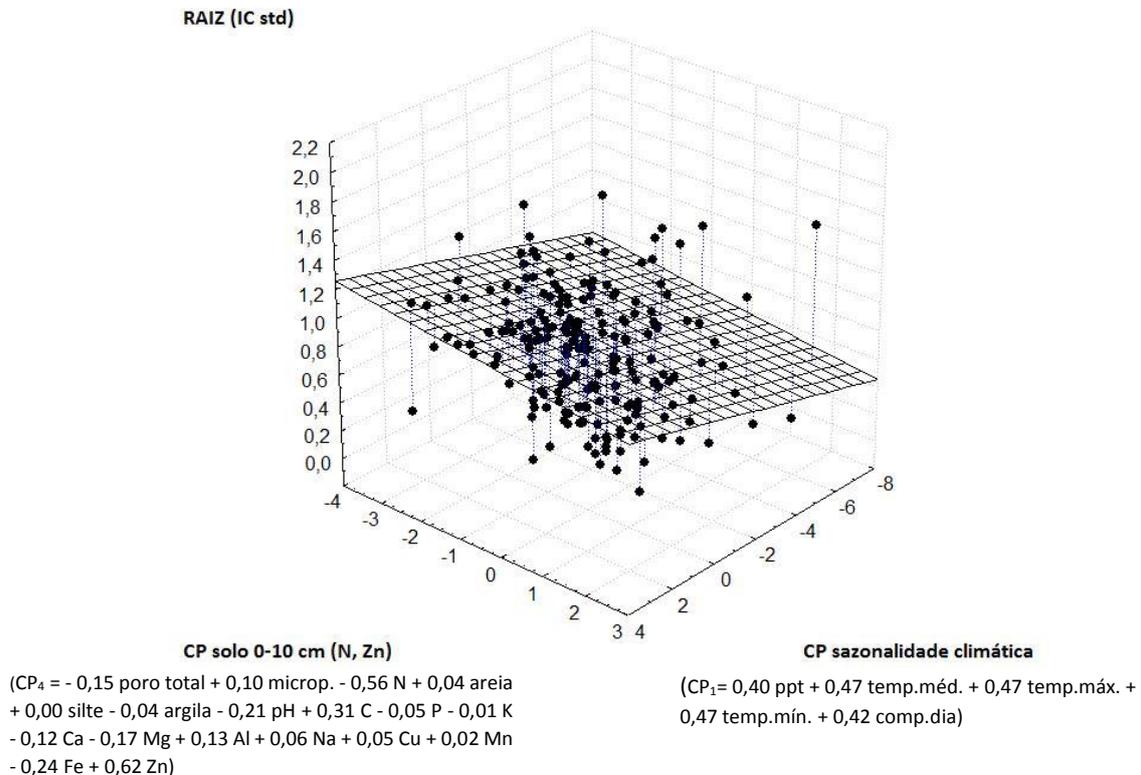


Figura 3. 15 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (período de 2013-2014), de espécies em Floresta Secundária Atlântica, com aproximadamente 75-90 anos após distúrbio, em Antonina, Paraná, Brasil. Os dados de incremento do tronco foram divididos pelo valor do crescimento médio respectivo a cada espécie, com o objetivo de padronizar os valores de incremento entre as espécies.

Floresta 100-200 anos

Os fatores que influenciaram o crescimento do tronco das espécies representativas da floresta madura foram principalmente o clima ($p < 0,001$), e com menor intensidade, o solo na profundidade 0-10 cm ($p = 0,079$) (Tabelas 3.18 a e b; Fig. 3.16). Em geral, os indivíduos com maior incremento estão sobre solos mais férteis (dados das ACPs no Apêndice 11).

Tabela 3.18a - Análise de regressão múltipla em Floresta Atlântica 100-200 anos (Log(IC)), com solo 0-10 cm de profundidade.

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Clima	0,32	0,05	7,11	<0,01
Solo (atributos físicos e químicos)	0,06	0,04	1,77	0,08

Tabela 3.18b - ANOVA da regressão múltipla em Floresta Atlântica 100-200 anos (solo 0-10 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	p
Modelo	2	46,27	23,14	25,31	<0,01
Resíduo	103	94,17	0,91		

$R^2 = 32,95$; $R^2_{ajustado} = 31,65$.

$Log(IC) (mm) = 2,35 + 0,32*CP_{sazonalidade\ climática} + 0,06*CP_{solo\ 0-10\ cm\ (microp.,\ areia,\ argila,\ C,\ P,\ K,\ Ca,\ Mg,\ Al,\ Mn)}$

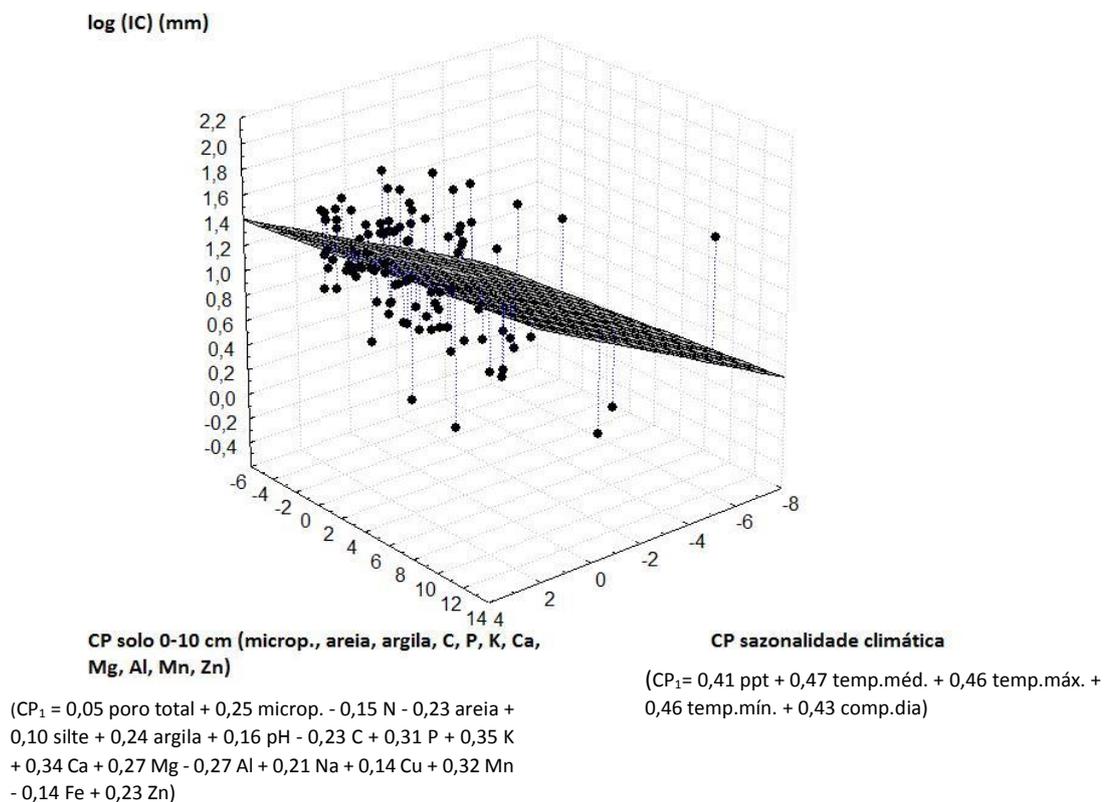


Figura 3. 16 - Efeito das componentes principais do clima e do solo a 0-10 cm de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), de espécies em Floresta Atlântica madura, no sul do Brasil.

3.4.5 INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS SOBRE O CRESCIMENTO EM CIRCUNFERÊNCIA DO TRONCO EM GRUPOS ECOLÓGICOS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA

Grupo ecológico 1 (GE1)

As espécies pioneiras, de crescimento rápido, em geral com baixa densidade da madeira, representadas aqui por *A. glandulosa*, *A. triplinervia*, *M. cinnamomifolia* e *V. bifalcata*, apresentaram influência significativa dos atributos físicos e químicos do solo a 0-10 cm ($p=0,0476$) e 10-20 cm ($p=0,0303$) de profundidade (Tabelas 3.19 a e b, e 3.20 a e b; Fig. 3.17). Em geral, os indivíduos destas espécies apresentaram maior crescimento em circunferência do tronco em solos mais ricos em Ca, Mg, Mn e menor teor de Al na profundidade 0-10 cm, e maior teor de C, K, Ca, Mg e Cu na profundidade de 10-20 cm (dados das ACPs no Apêndice 12).

Tabela 3.19a - Análise de regressão múltipla do Grupo Ecológico 1 (pioneiras e secundárias iniciais de rápido crescimento) (IC std) (solo 0-10 cm).

Componente	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Solo (atributos físicos e químicos)	0,07	0,03	2,00	0,048

Tabela 3.19b - ANOVA da regressão múltipla do Grupo Ecológico 1 (IC std) (solo 0-10 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	1	2,47	2,47	4,02	0,048
Resíduo	106	65,14	0,61		

$R^2 = 3,65$; $R^2_{ajustado} = 2,74$.

$$ICstd = 1,00 + 0,07 * CP_{solo\ 0-10\ cm\ (poro\ t,\ microp.,\ areia,\ argila,\ pH,\ Ca,\ Mg,\ Al,\ Mn)}$$

Tabela 3. 20a - Análise de regressão múltipla do Grupo Ecológico 1 (pioneiras e secundárias iniciais de rápido crescimento) (IC std) (solo 10-20 cm).

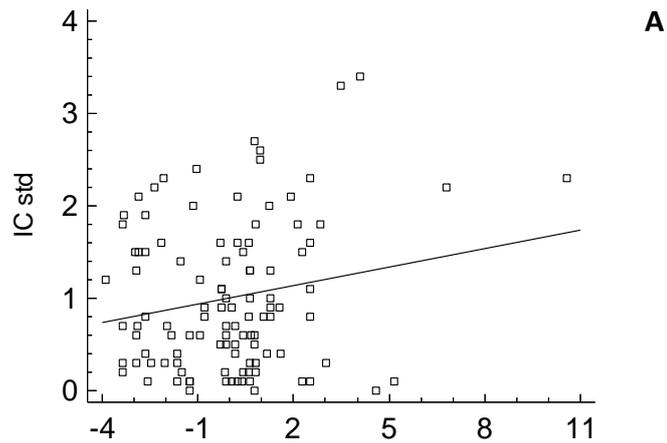
Componente	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Solo (C K Ca Mg Cu)	-0,096	0,043	-2,20	0,03

Tabela 3.20b - ANOVA da regressão múltipla do Grupo Ecológico 1 (IC std) (solo 10-20 cm).

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	1	2,94	2,94	4,82	0,03
Resíduo	106	64,66	0,61		

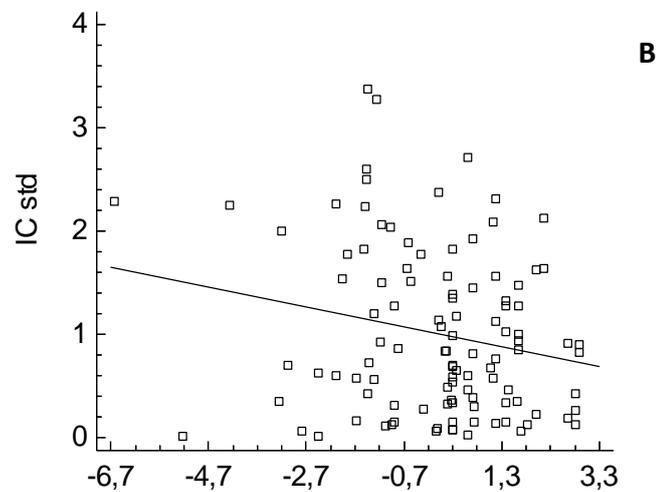
$R^2 = 4,35$; $R^2_{ajustado} = 3,45$.

$$IC_{std} = 1,00 - 0,10 * CP_{solo\ 10-20\ cm\ (C,\ K,\ Ca,\ Mg,\ Cu)}$$



CP solo 0-10 cm (poro t, microp., areia, argila, pH, Ca, Mg, Al, Mn)

($CP_1 = 0,25$ poro total + $0,31$ microp. - $0,05$ N - $0,32$ areia + $0,06$ silte + $0,32$ argila + $0,20$ pH - $0,20$ C - $0,03$ P + $0,21$ K + $0,31$ Ca + $0,30$ Mg - $0,30$ Al - $0,03$ Na + $0,18$ Cu + $0,36$ Mn - $0,12$ Fe + $0,19$ Zn)



CP solo 10-20 cm (C, K, Ca, Mg, Cu)

($CP_2 = 0,11$ poro total + $0,03$ microp. + $0,27$ N - $0,03$ areia - $0,20$ silte + $0,09$ argila + $0,14$ pH - $0,34$ C - $0,01$ P - $0,47$ K - $0,40$ Ca - $0,33$ Mg - $0,09$ Al + $0,12$ Na - $0,37$ Cu - $0,17$ Mn - $0,06$ Fe - $0,21$ Zn)

Figura 3. 17 - Efeito das componentes principais do solo a 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) de profundidade, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014) de espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, de rápido crescimento, da Floresta Secundária Atlântica, em Antonina, Paraná, Brasil. Os dados de incremento do tronco foram divididos pelo valor do crescimento médio respectivo a cada espécie, com o objetivo de padronizar os valores de incremento entre as espécies.

Grupo Ecológico 2 (GE2)

As espécies pioneiras e/ou secundárias, em geral com baixo crescimento radial, heliófitas, e com alta densidade da madeira, representadas neste grupo por *C. obliqua*, *C. oblongifolia*, *M. guianensis* e *P. glabrata*, apresentaram correlação significativa com as componentes principais do clima ($p=0,002$) e da estrutura da floresta ($p=0,043$) (Tabelas 3.21a e b; Fig. 3.18). Em geral, os indivíduos destas espécies apresentaram maior crescimento em circunferência do tronco nas subparcelas com menor densidade de fustes e área basal (dados das ACPs no Apêndice 12).

Tabela 3.21a - Análise de regressão múltipla do Grupo Ecológico 2 (espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais de crescimento lento) (\sqrt{ICstd}).

Componentes	Estimativa	Erro padrão	Teste t	<i>p</i>
Clima	0,04	0,01	3,16	<0,01
Estrutura (densidade, área basal)	-0,05	0,03	-2,04	0,04

Tabela 3.21b - ANOVA da regressão múltipla do Grupo Ecológico 2.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	2	2,42	1,21	8,28	<0,01
Resíduo	162	23,66	0,15		

$R^2 = 9,28$; $R^2_{ajustado} = 8,16$.

$$\sqrt{ICstd} = 0,92 + 0,04 * CP_{sazonalidade\ climática} - 0,05 * CP_{estrutura\ da\ floresta\ (densidade,\ área\ basal)}$$

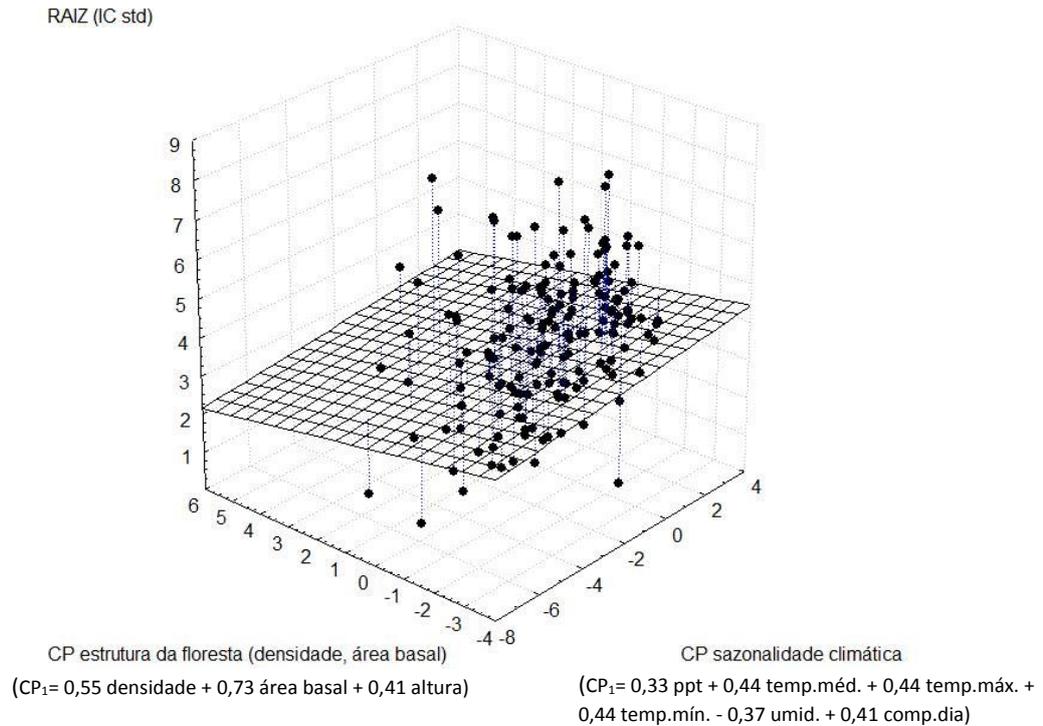


Figura 3. 18 - Efeito das componentes principais clima e estrutura da floresta, sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014) de espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, em geral de baixo crescimento radial, na Floresta Secundária Atlântica, em Antonina, Paraná, Brasil. Os dados de incremento do tronco foram divididos pelo valor do crescimento médio respectivo a cada espécie, com o objetivo de padronizar os valores de incremento entre as espécies.

Grupo Ecológico 3 (GE3)

As espécies típicas de floresta madura, com crescimento intermediário, em geral tolerantes à sombra, representadas aqui por *O. catharinensis*, *S. guianensis* e *V. bicuhyba*, sofreram forte influência do clima ($p < 0,001$) sobre o crescimento em circunferência do tronco (Tabelas 3.22a e b; Fig.3.19) (dados das ACPs no Apêndice 12).

Tabela 3.22a - Análise de regressão múltipla do Grupo Ecológico 3 (espécies típicas da floresta madura) (\sqrt{IC}).

CP	Estimativa	Erro padrão	Teste t	p
Clima	0,39	0,05	7,98	<0,01

Tabela 3.22b - ANOVA da regressão múltipla do Grupo Ecológico 3.

Fonte	GL	SQ	QM	Razão-F	<i>p</i>
Modelo	1	112,52	112,52	63,73	<0,01
Resíduo	148	261,31	1,77		

$R^2 = 30,10$; $R^2_{\text{ajustado}} = 29,63$.

$$\sqrt{IC}(mm) = 4,00 + 0,39 * CP_{\text{sazonalidade climática}}$$

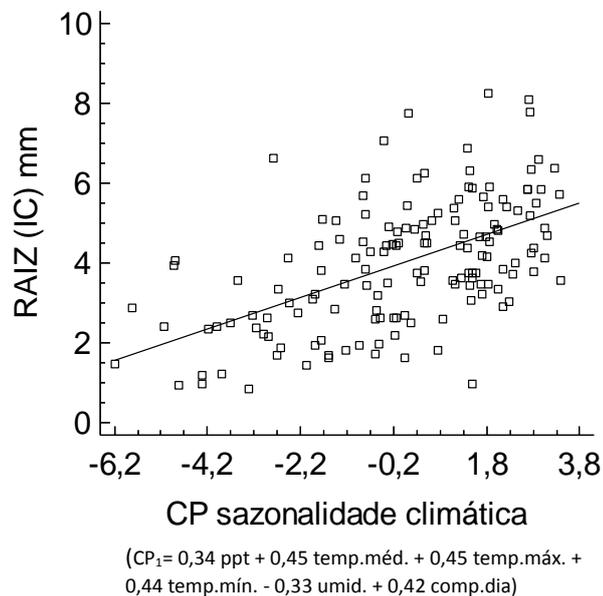


Figura 3. 19 - Efeito da componente principal do clima sobre o incremento em circunferência (IC) do tronco (no período de 2013-2014), das espécies típicas da Floresta Atlântica madura, no sul do Brasil.

3.5 DISCUSSÃO

Periodicidade do crescimento e relação com o clima

As espécies estudadas variaram quanto ao período e a intensidade de crescimento ao longo do ano. *Virola bicuhyba*, *Casearia obliqua* e *Sloanea guianensis* foram caracterizadas por um intenso crescimento no período mais quente e chuvoso do ano e dias mais longos do verão (dezembro-março) e uma redução durante os meses com temperaturas mais amenas, menos chuvosos e dias mais curtos do outono-inverno (maio a setembro), como observado também por Shimamoto *et al.* (2016) para *Virola bicuhyba* e outras quatro espécies decíduas a semi-decíduas, avaliadas na mesma área de estudo. As espécies *Ocotea catharinensis*, *Cupania*

oblongifolia e *Matayba guianensis* apresentaram um pico de crescimento mais longo (dez-mar) e outro mais curto no início da primavera (set-out), enquanto *Pera glabrata*, *Alchornea glandulosa* e *Miconia cinnamomifolia* apresentaram crescimento intenso nestes dois períodos. *Casearia obliqua*, *S. guianensis* e *V. bicuhyba* tiveram o crescimento radial do tronco totalmente ou quase totalmente parado no período de julho a outubro, sendo que as demais espécies reduziram o crescimento, mas não cessaram. Um crescimento contínuo com curtos períodos de interrupção ao longo do ano parece ser comum em espécies tropicais perenifólias a semi-decíduas (SHIMAMOTO *et al.*, 2016).

Muitas espécies tropicais apresentam crescimento do tronco associado a eventos de queda e brotação foliar (WORBES, 1999, 2002; CALLADO *et al.*, 2001a; CARDOSO *et al.*, 2012; SHIMAMOTO *et al.*, 2016; WAGNER *et al.*, 2016), normalmente associados a um longo período de dormência cambial em espécies decíduas; e a um breve período de redução da atividade do câmbio em espécies perenifólias; provavelmente, como uma estratégia na administração do uso dos recursos nutricionais internos e déficit hídrico (WAGNER *et al.*, 2016).

Com exceção de *V. bicuhyba* e *A. triplinervia*, espécies semi-decíduas (LORENZI, 1992; CARVALHO, 2003; SHIMAMOTO *et al.*, 2016), as demais espécies avaliadas no presente trabalho têm caráter perenifólio (LORENZI 1992, 1998; CARVALHO, 2003; CARDOSO, 2006), apresentando, no entanto, períodos distintos de maior deposição foliar para a localidade (CARVALHO, 2003; CARDOSO, 2006; SLOBODA, 2013). Por exemplo, *C. obliqua*, *A. triplinervia*, *V. bicuhyba* e *M. cinnamomifolia* apresentam maior deposição foliar no período de inverno (julho a setembro), coincidindo com o período de menor crescimento do tronco, e que pode estar relacionado à ciclagem interna dos nutrientes (CARDOSO *et al.*, 2012). Esse comportamento é mais comum para espécies tropicais decíduas a semi-decíduas, em ambientes com sazonalidade climática, como períodos intensos de estiagem (WORBES, 1999; BRIENEN e ZUIDEMA, 2005; LISI *et al.*, 2008), que geram um déficit hídrico no solo, induzindo a planta a perder suas folhas como medida de redução da perda de água pela transpiração, reduzindo sua capacidade fotossintética e consequentemente a atividade cambial.

As espécies *S. guianensis*, *O. catharinensis*, *M. guianensis*, *C. oblongifolia* e *V. bifalcata* apresentam períodos de maior deposição foliar nos meses de maior crescimento (CARDOSO, 2006; SLOBODA, 2013), mostrando que os recursos para o crescimento em DAP não limitam

as demais atividades vegetativas e/ou reprodutivas para essas espécies (CARDOSO *et al.*, 2012).

Alchornea glandulosa, *A. triplinervia* e *P. glabrata* apresentaram periodicidade do crescimento similar entre os indivíduos da mesma espécie, mas com intensidades diferentes dependendo da idade das florestas, com maior intensidade nas parcelas de menor idade (estágios iniciais de sucessão florestal), o que pode estar relacionado principalmente à estrutura da floresta (WORBES, 1999; SCHONGART *et al.*, 2000). Geralmente, florestas mais jovens possuem maior densidade de árvores, porém menor área basal e altura, proporcionando maior disponibilidade de luz e menor competição por recursos.

Vochysia bifalcata (popularmente conhecida como guaricica) mostrou dinâmica de crescimento diferente nos dois anos e nos diferentes estágios sucessionais da floresta. No ano de 2013 os indivíduos das florestas com 90 anos (parcelas Ferro 10 e 11) apresentaram menor crescimento no período de setembro a novembro, em relação aos demais indivíduos crescendo em outras parcelas (60 e 75 anos), neste mesmo período as árvores destas parcelas sofreram forte ataque de larvas de lepidópteras (observação pessoal). Em janeiro-fevereiro do ano seguinte foi o período de floração desta espécie, que possui floração e frutificação supra-anual (CARDOSO, 2006). No final do outono (maio a julho) de 2014, período em que os indivíduos das parcelas de 60 e 75 anos estavam reduzindo seu crescimento, as árvores das parcelas Ferro 10 e 11 mantiveram alto e constante o crescimento em circunferência do tronco. Para esta espécie, os fatores de natureza climática não se mostraram bons preditores do crescimento das árvores; porém o ataque de pragas pode ter interferido na dinâmica de crescimento das plantas, o que indica a necessidade de monitoramento mais longo, buscando caracterizar melhor as relações entre as variáveis meteorológicas e o crescimento desta espécie.

A correlação entre o crescimento e as variáveis meteorológicas variou entre as espécies, indicando que possuem diferentes sensibilidades ao clima e ao comprimento do dia. Espécies com alto valor de incremento, como *V. bifalcata*, *M. cinnamomifolia* e *M. guianensis*, com crescimento praticamente contínuo ao longo do ano, apresentaram baixa sazonalidade e, conseqüentemente fraca correlação com as variáveis climáticas (SHIMAMOTO *et al.*, 2016). Todas as espécies apresentaram correlação significativa, forte ($p < 0,001$) ou fraca ($p < 0,05$),

com a temperatura média e máxima, e apenas *V. bifalcata* não correlacionou com a precipitação (corrente e série histórica) e com o comprimento do dia.

Apesar das espécies apresentarem melhor correlação com a precipitação da série histórica do que com o mês corrente, todas as espécies apresentaram uma redução brusca do crescimento no mês de janeiro de 2014, período normalmente de maior crescimento, quando ocorrem as maiores temperaturas e precipitações. Esse comportamento registrado para todas as espécies, certamente está relacionado ao fato deste janeiro de 2014 ter sido um mês atípico, com chuvas muito abaixo do normal e com temperaturas bem acima do normal (ver série histórica Fig. 1.5-1.7). Além disso, esse mês foi acompanhado por um período de estiagem de 8 dias, maior que o normal para esta época, que é de 2 a 3 dias sem chuva. Avaliando os dados de precipitação da estação meteorológica de Antonina, no período de 2013-2014, observa-se que o número de dias consecutivos sem precipitação variou de 2 a 5, intervalos de uma semana até 10 dias seguidos sem chuva são muito raros para a região, ocorrendo geralmente entre o outono e o inverno.

Efeitos ambientais determinantes no crescimento radial do fuste – espécies e/ou grupos ecológicos

A relação entre o crescimento arbóreo (em circunferência do tronco) e os fatores ambientais variou entre as espécies, indicando que estas possuem diferentes sensibilidades à sazonalidade climática, à variação dos atributos físicos e químicos do solo e à estrutura da floresta. Das onze espécies avaliadas, sete apresentaram relação (geralmente forte) com o fator sazonalidade climática, mostrando haver uma semelhança no comportamento dessas espécies em relação à sazonalidade da região. Esse comportamento é esperado para o conjunto de espécies em uma determinada região, e confirma a participação do clima como fator determinante na estruturação da comunidade, atuando como primeiro filtro ambiental, selecionando espécies com similaridades na expressão de determinados atributos (convergência) (SILVA, 2010).

Espécies pioneiras, com alto valor de incremento e baixa densidade da madeira como *V. bifalcata* e *A. triplinervia* tiveram o seu crescimento radial explicado pela variável climática (sazonalidade) e pedológica (atributos químicos do solo a 0-10 e 10-20 cm de profundidade),

com *A. triplinervia* crescendo mais em solos mais férteis, e *V. bifalcata* em solos com mais Ca, porém ambas apresentando maior incremento em solos com pH mais baixo e, para *V. bifalcata* em solos com maiores teores de Al. Espécies de rápido crescimento e alta produtividade geralmente apresentam altas taxas de respiração por unidade de peso, às custas de altas taxas de transpiração e conseqüentemente absorção de água e solutos do solo (solução do solo) (FRITS, 1976; TAIZ e ZEIGER, 2009). Essas espécies, com alta atividade fisiológica, demandam maior quantidade de nutrientes do solo (PAROLIN, 2000), mas também absorvem todo tipo de elemento que estiver disponível na solução do solo, como o Al^{+3} , encontrado em altas concentrações nos solos da Floresta Atlântica no Sul do Brasil (BRITTEZ *et al.*, 1997; CARDOSO *et al.*, 2012; SLOBODA, 2013; BIANCHIN, 2013; MARTINS *et al.*, 2015; WOICIECHOWSKI, 2015).

Essas espécies, muito provavelmente, devem ter desenvolvido mecanismos de tolerância para viver nesses solos ácidos e com altas concentrações de alumínio (e.g.: excreção de substâncias orgânicas que quelam o Al no meio, e acúmulo na raiz) (BRITTEZ *et al.*, 2002). Esse comportamento mostra que os atributos pedológicos exercem uma função mais significativa nessas espécies, independentemente do tipo de elemento; o solo, certamente, está atuando como filtro ambiental nesse grupo ecológico de plantas.

Espécies de rápido crescimento mostram uma maior relação com o solo do que espécies de crescimento mais lento, as quais apresentam menores taxas de respiração e transpiração, menor atividade fisiológica; e provavelmente menor produtividade primária (MALHI *et al.*, 2004; SHIMAMOTO *et al.*, 2014). Parolin (2002) e Muller-Landau (2004) também observaram relação da fertilidade do solo com espécies pioneiras, de baixa densidade da madeira e ciclo de vida mais curto, crescendo em solos mais férteis, na Amazônica Central.

Casearia obliqua e *Pera glabrata* tiveram seu incremento radial explicado pelas variáveis sazonalidade climática e estrutura da floresta. Em geral, estas espécies apresentaram maior crescimento nas subparcelas com menor número de indivíduos e menor porte arbóreo. Essas espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais, com menor crescimento, alta densidade da madeira e maior variação radial da densidade do fuste (capítulo 2), de porte pequeno a intermediário, normalmente mais longevas que as espécies do primeiro grupo, permanecem por mais tempo na floresta, vivenciando todas as mudanças na estrutura florestal, como disponibilidade de luz, fechamento do dossel, aumento da altura do talhão,

substituição de espécies, aumento da estratificação vertical, da área basal, mudança do microclima, etc (BROWN e LUGO, 1990; FINEGAN, 1996; TABARELLI e MANTOVANI, 1999; AIDE *et al.*, 2000; SCHONGART *et al.*, 2000; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001; BORGIO, 2010; OTTERMANN *et al.*, 2011; MARTINS, 2012). O fator estrutura da floresta, mais relacionado à disponibilidade de luz, tem função significativa sobre o crescimento dessas espécies pioneiras e/ou secundárias iniciais com alta densidade da madeira e crescimento radial lento.

Efeitos ambientais determinantes no crescimento radial do fuste – estágios sucessionais

Os indivíduos da floresta em estágio inicial de sucessão (25 anos) tiveram 44% de seu crescimento explicado pelas variáveis climáticas e pedológicas. Apesar de ser um grupo constituído por espécies que apresentaram afinidades específicas distintas, nesta tipologia, as espécies, em geral, tendem a apresentar maiores taxas de incremento (SCHONGART *et al.*, 2000; SHIMAMOTO *et al.*, 2014). Devido à disponibilidade de luz não ser um fator limitante, pela estrutura pouco desenvolvida da floresta (CAPRETZ *et al.*, *in press*), o fator solo parece exercer uma função mais importante.

Nas florestas maduras os atributos químicos do solo correlacionaram significativamente com o crescimento arbóreo. O crescimento em circunferência do tronco foi maior em indivíduos crescendo sobre solos mais férteis e com menores teores de Al. A relação entre a produtividade de madeira e a fertilidade do solo em florestas tropicais ainda é ambígua. Alguns autores relatam que a variação espacial da biomassa está mais relacionada à disponibilidade de água no solo e/ou ao tipo e tempo de distúrbio antes do abandono da terra, do que à fertilidade propriamente dita (CLINEBELL *et al.*, 1994; CHAVE *et al.*, 2001; TOLEDO *et al.*, 2011). Outros relatam que os padrões espaciais podem ser explicados pela interação da fertilidade com a disponibilidade hídrica no solo e, que o fato de alguns trabalhos não conseguirem demonstrar essa influência pode ser devido a outros fatores que estejam mascarando essa relação, como períodos prolongados de estiagem, ou baixa variação dos teores dos elementos químicos no solo (BAKER *et al.*, 2003; CLEVELAND *et al.*, 2011; MARTINS *et al.*, 2015).

Em florestas tropicais de baixa altitude (<1000 m), a disponibilidade de P no solo tem sido relatada como fator limitante ao crescimento e à produtividade de madeira (VITOUSEK,

1984; CLEVELAND *et al.*, 2011). No presente trabalho, não só o fósforo mostrou significância, mas também o K, Ca, Mg e o Mn como determinantes do crescimento em circunferência do tronco. O teor de Al no solo mostrou significância tanto nas florestas em estágio sucessional avançado (75-90 anos), como nas florestas maduras, com os indivíduos arbóreos apresentando maior incremento radial sobre solos com menores teores de Al. Cardoso *et al.* (2012) e Martins *et al.* (2015) encontraram diferenças no crescimento arbóreo e tempo de reconstituição da floresta secundária em dois tipos de solos na mesma região do estudo, e atribuíram o menor crescimento à maior concentração de Al, menor fertilidade e maior relação C:N do solo.

No entanto, neste estudo, a espécie *V. bifalcata* apresentou relação positiva e significativa do crescimento radial do tronco com teores de Al no solo (0-10 cm). Provavelmente, essa espécie tenha desenvolvido algum mecanismo de tolerância ao Al, que inibe sua toxidez, proporcionando vantagens (competitivas) em seu estabelecimento na floresta. Análises químicas do tronco de guaricica (dados não publicados) revelaram altas concentrações deste elemento, sendo o segundo elemento com maior concentração no lenho (2,4 g.kg⁻¹), ficando atrás apenas do carbono (456,4 g.kg⁻¹).

Britez *et al.* (2002) avaliando a espécie *Tapirira guianensis*⁶ sob níveis crescentes de Al, em solução hidropônica, em casa de vegetação, observaram alta tolerância a este elemento; atribuído ao desenvolvimento de mecanismos que inibem sua toxidez, como: excreção de substâncias orgânicas que quelam o Al, tornando-o menos tóxico no meio; e acúmulo na raiz, não permitindo seu transporte às partes aéreas em quantidades que o tornaria tóxico.

Tolerância ao alumínio pode ser uma característica comum entre as espécies tropicais, apesar da escassez de estudos (BRITTEZ *et al.*, 2002), visto a enorme diversidade biológica de plantas crescendo sobre solos ácidos e álicos; típicos desta tipologia florestal. Nas florestas tropicais baixas (<1000m s.n.m.), o alumínio mostra evidências de que pode estar atuando como filtro limitante no crescimento de algumas espécies arbóreas tropicais, atuando diretamente na estruturação da Floresta Atlântica no sul do Brasil (MARTINS *et al.*, 2015).

⁶ Espécie de ampla distribuição na América do Sul, e comumente encontrada nas florestas da planície litorânea, sobre solos extremamente ácidos e com baixa fertilidade (BRITTEZ *et al.*, 1997).

As espécies *Miconia cinnamomifolia*, *Alchornea glandulosa* e *Matayba guianensis* não apresentaram relação significativa, na análise de regressão, com as variáveis ambientais selecionadas no presente estudo. Essa falta de significância pode ser devido ao número reduzido de indivíduos avaliados nas duas primeiras espécies (10 e 13, respectivamente), ou ainda, que as variáveis métricas utilizadas como variável ambiental sejam insuficientes para capturar os efeitos mais importantes da sazonalidade climática, do estágio sucessional e dos atributos de solo sobre o crescimento do tronco destas três espécies em particular.

3.6 CONCLUSÕES

As espécies estudadas variaram quanto ao período e a intensidade de crescimento ao longo do ano; em geral, com um intenso crescimento no período mais quente e chuvoso do ano e dias mais longos do verão (dezembro-março) e uma redução durante os meses com temperaturas mais amenas, menos chuvosos e dias mais curtos do outono-inverno (maio a setembro).

Dez das onze espécies estudadas apresentaram correlação positiva do crescimento do tronco com a temperatura, a precipitação e o comprimento do dia, indicando o possível efeito dessas variáveis climáticas como agentes reguladores da atividade cambial nestas espécies.

A relação entre o crescimento arbóreo e os fatores ambientais variou entre as espécies, indicando que estas possuem diferentes sensibilidades. A maioria das espécies apresentou relação (geralmente forte) com o fator sazonalidade climática, mostrando haver uma semelhança no comportamento dessas espécies em relação à sazonalidade da região.

Em geral, espécies pioneiras, com alto valor de incremento e baixa densidade da madeira (e.g.: *Alchornea triplinervia*, *Vochysia bifalcata*) tiveram o seu crescimento radial explicado pelas variáveis sazonalidade climática e pedológica (atributos químicos do solo); enquanto que espécies pioneiras, com crescimento lento, e alta densidade da madeira (e.g.: *Casearia obliqua*, *Pera glabrata*) tiveram seu incremento em circunferência do tronco explicado pelas variáveis sazonalidade climática e estrutura da floresta; em geral, com maior crescimento nas subparcelas com menor número de indivíduos e menor porte arbóreo.

As espécies que crescem nas florestas maduras (e.g.: *Virola bicuhyba*, *Sloanea guianensis*, *Ocotea catharinensis*), em geral, apresentaram forte influência da sazonalidade do clima, do teor de Al e da fertilidade do solo (P, K, Ca, Mg e Mn) sobre o crescimento arbóreo.

A existência das florestas tropicais, com toda sua complexidade e biodiversidade, está relacionada a uma matriz de fatores, entre eles as condições climáticas, pedológicas e florísticas (genéticas). Modificações nesses padrões podem influenciar os ecossistemas e sua biodiversidade de várias maneiras (e.g: modificando a distribuição geográfica das florestas, sua composição, a regeneração natural, a biologia reprodutiva, o crescimento das árvores, a ciclagem de nutrientes). Estabelecer as relações entre esses parâmetros tem sido um desafio

aos pesquisadores; no presente trabalho, foi possível estabelecer algumas dessas relações, porém com um número ainda pequeno de espécies, considerando a imensa diversidade existente na Floresta Atlântica. Esse fato mostra a necessidade e a importância de se aumentar o número de estudos com esse enfoque, ampliando também o número de espécies avaliadas.

4 INCORPORAÇÃO DE CARBONO E NUTRIENTES NO LENHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA

4.1 RESUMO: O teor médio dos nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn e Al) do lenho, sua variação radial no tronco e a quantidade anual fixada foram investigados, em quatro espécies arbóreas da Floresta Atlântica, crescendo em diferentes estágios sucessionais. Amostras cilíndricas do lenho, de 5 mm de diâmetro (sentido: medula-câmbio), à altura de 130 cm no tronco, foram coletadas, de forma não destrutiva (trado de *Pressler*), em número de três a quatro raios diametralmente opostos por indivíduo, contendo séries temporais de anéis de crescimento. As amostras radiais tiveram seus anéis de crescimento medidos, datados; suas séries temporais cruzadas entre si, e checadas pelo programa Excel e COFECHA; selecionou-se, então, apenas as séries de anéis de crescimento completas (medula e casca) para análise química. Os valores dos nutrientes obtidos no lenho das árvores das espécies analisadas neste estudo se enquadram na variação dos teores encontrados em outros estudos. O teor médio dos nutrientes no lenho apresentou sequência decrescente, comumente encontrada em espécies arbóreas: C>N>K>Ca>Mg>S>Mn>P>Al. O padrão mais comum, observado para os elementos no fuste, de todas as espécies, foi a diminuição da concentração com a idade (medula-câmbio). Esse padrão também é comumente observado em outras espécies florestais, e pode estar relacionado à translocação dos elementos nos tecidos do lenho. O carbono foi o único elemento que apresentou aumento da concentração em relação à idade, em todas as espécies e sítios analisados. Os elementos carbono, magnésio, manganês, enxofre e alumínio apresentaram variação do teor no lenho fortemente relacionada com a espécie; enquanto que nitrogênio, cálcio, fósforo e potássio mostraram forte influência do sítio. Os dados gerados, além de servirem de referência para os teores de nutrientes no lenho das espécies estudadas, fornecem informações essenciais para a compreensão do ciclo bioquímico e global dos nutrientes (e.g.: quantidade estocada e tempo de permanência no compartimento vegetal), uma vez que a vegetação arbórea representa um dos principais reservatórios de nutrientes nos ecossistemas tropicais.

Palavras-chave: Floresta Atlântica; estágio sucessional; anéis de crescimento; dendroquímica

4.2 INTRODUÇÃO

As concentrações dos elementos minerais na madeira em uma série temporal de anéis de crescimento não são constantes e podem refletir as mudanças temporais na solução química do solo durante a vida da árvore (LÉVY *et al.*, 1996; PENNINCKX *et al.*, 2001). No entanto, concentrações não uniformes no raio do lenho também podem resultar de mecanismos endógenos da árvore, não relacionados às mudanças ambientais (PENNINCKX *et al.*, 2001).

A absorção dos nutrientes pelas árvores é influenciada pelo tipo (espécie, genética e fisiologia) e pela idade das mesmas, assim como pelas condições edafoclimáticas do ambiente. A taxa de absorção de nutrientes nas árvores é maior na fase juvenil, a qual corresponde, dentro do processo de sucessão, ao período de maior produtividade (VITOUSEK, 1984; BROWN e LUGO, 1990; GUARIGUATA e OSTERTAG, 2001; LACLAU *et al.*, 2001) e vai depender da necessidade da planta ao nutriente (genético), da velocidade de crescimento, da translocação interna do nutriente (eficiência no uso do nutriente), e da disponibilidade do nutriente no solo (PENNINCKX *et al.*, 2001).

A translocação dos nutrientes pode ocorrer quando os elementos essenciais são reabsorvidos de partes mortas da madeira durante a formação do cerne (RAVEN *et al.*, 2006). Essa reabsorção contribui significativamente à ciclagem interna (bioquímica) desses elementos essenciais dentro da árvore, reduzindo a quantidade anual proveniente da absorção do solo (LACLAU *et al.*, 2001).

Os teores de nutrientes são maiores nas partes metabolicamente mais ativas das plantas, como folhas e brotos, e menores na madeira do tronco e galhos (LARCHER, 2004; CALDEIRA, 2003), variando de 0,001% a 0,7% da matéria seca do lenho (CHUN e HUI-YI, 1992; PENNINCKX *et al.*, 2001; CALDEIRA, 2003; CHAGAS, 2013). Porém, é na madeira que se encontra o maior estoque desses elementos, simplesmente por possuir a maior biomassa nas árvores (98% da biomassa acima do solo, com DAP > 10 cm, corresponde a madeira) (CALDEIRA, 2003).

Dessa maneira, a quantificação dos elementos químicos do fuste traz informações essenciais para a compreensão do ciclo biogeoquímico e da dinâmica florestal, uma vez que a

vegetação arbórea representa o principal reservatório de nutrientes nos ecossistemas tropicais.

No presente trabalho foi comparado o teor médio dos elementos minerais do lenho essenciais às plantas, seu padrão radial no tronco e a quantidade anual fixada, em quatro espécies arbóreas da Floresta Atlântica, com diferentes ritmos de crescimento, crescendo em diferentes estágios sucessionais. Trata-se de uma abordagem inédita dessas espécies nativas do Brasil, em seu ambiente natural.

4.3 METODOLOGIA

As espécies foram selecionadas por apresentar anéis de crescimento distintos, com limites definidos por uma ou pela combinação de mais de uma das seguintes características: (i) diferenças no espessamento das paredes das fibras, (ii) achatamento radial das paredes das fibras, e (iii) presença de zonas fibrosas (ver páginas 32, 35, 36 e 38; cap.1); e pela ocorrência comum nos diferentes estágios sucessionais da floresta.

Inicialmente algumas amostras foram medidas e datadas; e tiveram suas séries temporais cruzadas entre si e checadas pelo programa Excel e COFECHA (Tabela 4.1). A correlação entre as séries de largura dos anéis de crescimento para cada espécie confirmou a anualidade do anel. Posteriormente, foram selecionadas apenas amostras que continham a série de anéis de crescimento completa, com medula e casca. Dentre essas, selecionou-se as maiores séries (com maior número de anéis de crescimento) para análise química (Tabela 4.2).

Tabela 4. 1 - Estatística das cronologias dos anéis de crescimento das espécies estudadas.

Espécies	Estág. Sucess. (anos)	Período tempo	Anos	Inter correl	Sens. média	Total árv.	Total amost.	Total anéis	Comp. médio anel (mm)	Desv. Pad.	Comp. máx. anel (mm)
M_cin	25	1991-2012	22	0,354	0,475	8	16	283	3,6	1,9	13,3
Ca_obl	25-60	1985-2012	28	0,316	0,350	11	22	502	2,1	1,2	8,7
Ca_obl	75	1952-2012	61	0,234	0,305	5	9	448	1,3	0,5	3,7
V_bic	75-90	1952-2012	61	0,328	0,309	5	9	429	3,1	1,5	9,4
V_bic	100-200	1941-2012	72	0,279	0,310	4	12	650	2,7	1,5	10,5
O_cat	200	1913-2012	100	0,276	0,398	3	7	575	1,3	0,8	5,6

Tabela 4. 2 - Características das espécies estudadas na Floresta Atlântica, Antonina/PR, utilizadas para a dendroquímica.

Acrônimo	Espécie	Família	CE	Dist. Geog.	Idade da floresta	N	DAP (cm)	Idade (anos)	ρ (g.cm ⁻³)
M_cin	<i>Miconia cinnamomifolia</i>	Melastomataceae	NT	FA	25-50	3	19 ± 5	19 ± 2	0,73
Ca_obl	<i>Casearia obliqua</i>	Salicaceae	T	Ampla	25-50 75	4 3	11 ± 1 18 ± 5	22 ± 1 57 ± 3	0,86 0,85
V_bic	<i>Virola bicuhyba</i> *	Myristicaceae	T	FA	75-90 100-200	5 3	35 ± 13 35 ± 7	54 ± 8 70 ± 6	0,68 0,65
O_cat	<i>Ocotea catharinensis</i> *	Lauraceae	T	FA-S	200	3	29 ± 6	90 ± 9	0,63

CE – categoria ecológica: NT-não tolerante à sombra, T-tolerante à sombra;

Distrib.Geog. – distribuição geográfica: Ampla-além do bioma Mata Atlântica, FA-Floresta Atlântica, FA-S-Floresta Atlântica das regiões Sul e Sudeste;

N – número de indivíduos amostrados (analisados quimicamente);

ρ – densidade aparente da madeira (g.cm⁻³) determinada por densitometria de raio X (capítulo1).

*Indica espécie ameaçada.

4.3.1 ESTIMATIVA DA ALTURA PELA IDADE

O crescimento em altura, ao longo da vida das espécies arbóreas estudadas, foi estimado pela combinação da relação entre a idade e o diâmetro à altura do peito (DAP) correspondente (pela leitura da largura dos anéis de crescimento); e a relação entre altura e DAP (medidos em campo, em inventário realizado entre 2008-2009 (SPVS, 2009)). Para o cálculo da estimativa da altura (H) em relação ao DAP, utilizou-se a seguinte equação, sugerida por Schongart (2008):

$$H = \frac{DAP \times a}{DAP + b} \quad (1)$$

Tabela 4. 3 - Parâmetros para a equação de estimativa da altura pelo DAP (modelo 1).

Espécies	Coef. <i>a</i>	Coef. <i>b</i>
<i>C. obliqua</i>	25,73	17,00
<i>M. cinnamomifolia</i>	21,28	12,11
<i>O. catharinensis</i>	24,57	17,81
<i>V. bicuhyba</i>	25,25	16,10

Assim, para cada ano ao longo da vida de uma espécie, o incremento diamétrico (Fig. 4.1) e a altura (Fig. 4.2) correspondente puderam ser determinados.

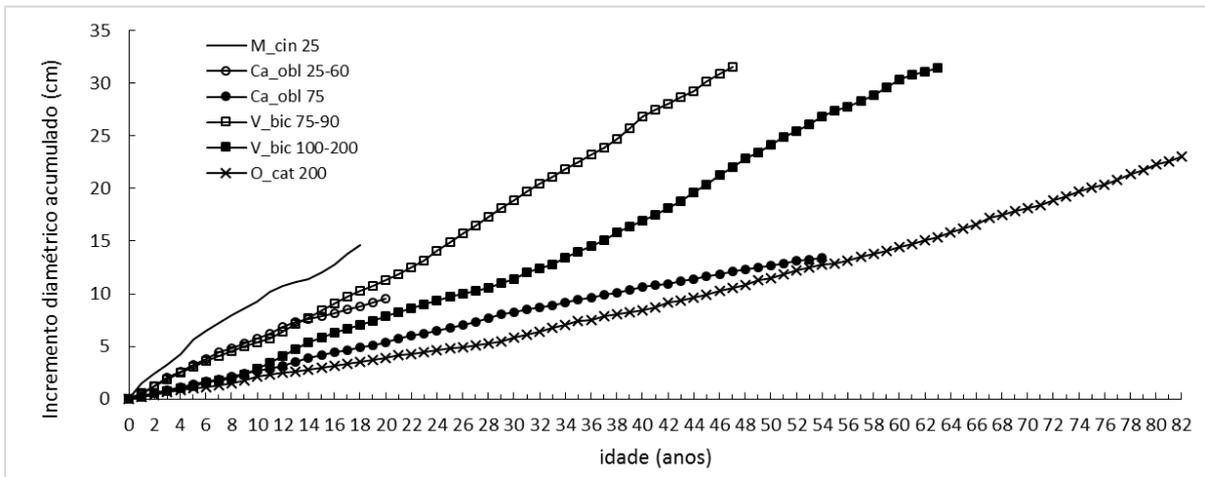


Figura 4. 1 - Incremento diamétrico anual acumulado (cm) de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no sul do Brasil. As curvas foram calculadas a partir da média dos anéis de crescimento dos indivíduos utilizados para análise química.

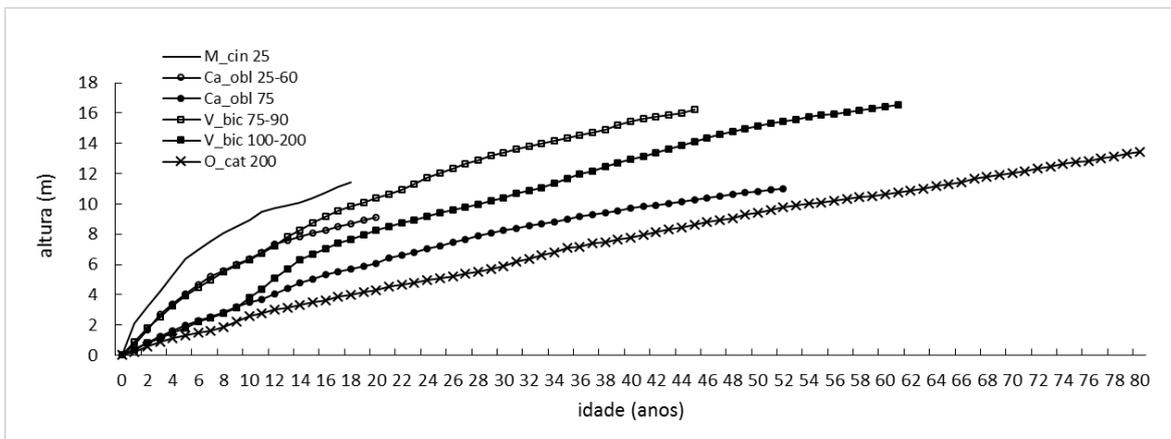


Figura 4. 2 - Altura em relação a idade de espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no sul do Brasil. As curvas foram calculadas a partir da média das alturas estimadas para cada árvore, em relação ao seu DAP (equação 1), em determinada idade.

4.3.2 ESTIMATIVA DA PRODUÇÃO ANUAL DE BIOMASSA

Para estimar a biomassa acima do solo (BAS) foi utilizada a equação alométrica desenvolvida por Chave *et al.* (2005) para florestas úmidas, que considera as variáveis DAP (cm), altura (m) e densidade da madeira ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) como preditoras no modelo (cap.2). Com os valores de altura e densidade da madeira (cap.2), determinados em relação ao DAP, e o DAP em relação à idade; calculou-se a BAS total e corrente (produzida por ano) referente à idade.

A BAS corrente foi calculada subtraindo a BAS de um ano pela BAS do ano anterior (Fig. 4.3-4.6)

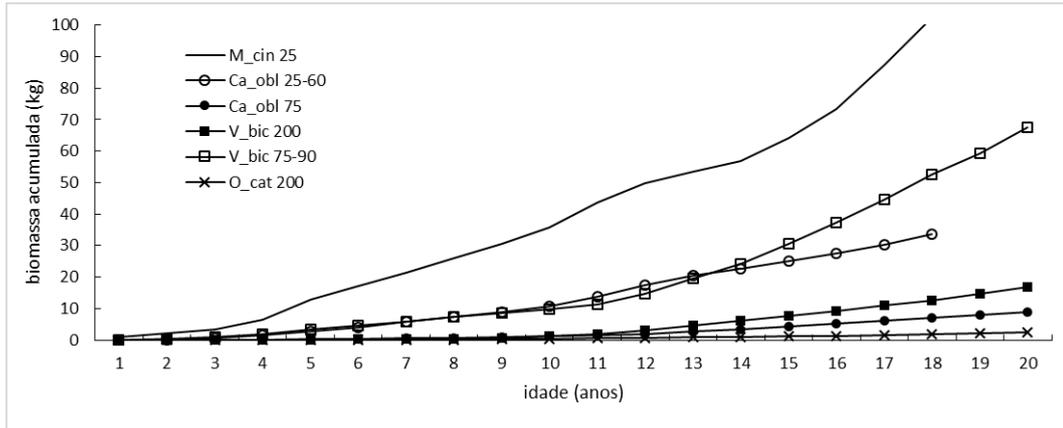


Figura 4. 3 - Biomassa acima do solo (BAS) acumulada (kg) produzida nos primeiros 20 anos de vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil.

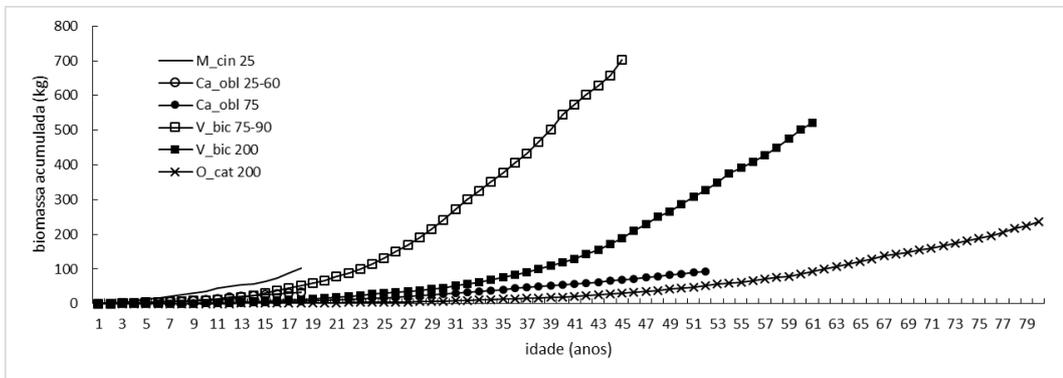


Figura 4. 4 - BAS acumulada (kg) produzida ao longo da vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil.

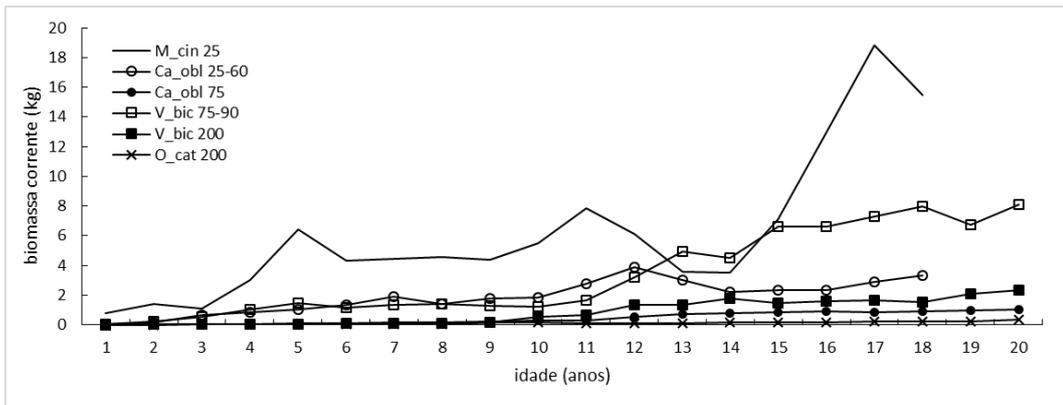


Figura 4. 5 - BAS corrente (kg) produzida nos primeiros 20 anos de vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil.

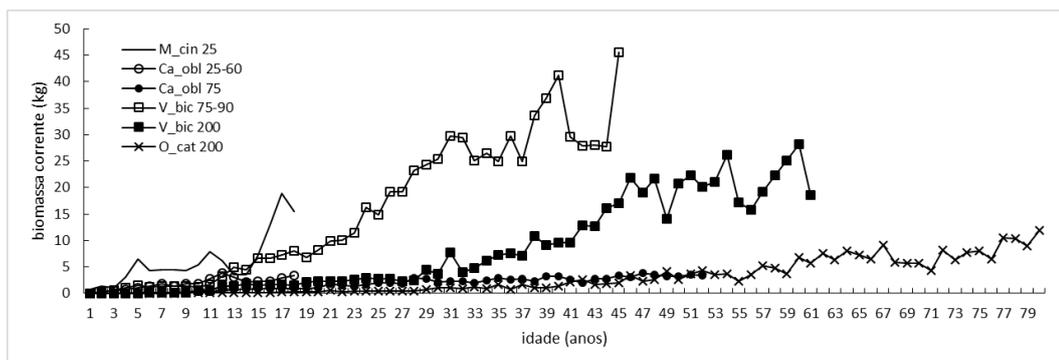


Figura 4. 6 - BAS corrente (kg) produzida ao longo da vida de quatro espécies arbóreas, crescendo em diferentes estágios sucessionais da Floresta Atlântica, em Antonina, PR, Brasil.

4.3.3 ESTIMATIVA DA FIXAÇÃO ANUAL DOS NUTRIENTES ESSENCIAIS ÀS ÁRVORES

Uma vez calculada a biomassa corrente anual, referente à idade, multiplicou-se pelo teor dos anéis de crescimento correspondente, determinados em ICP OES (ver pág. 45 para metodologia de análise química do lenho, cap.1).

4.3.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As diferenças dos teores médios acumulados no lenho entre as espécies foram avaliadas pela análise de variância (ANOVA) one-way; e as diferenças entre as médias determinadas pelo teste LSD de Fischer ($p \leq 0,05$).

Os padrões radiais dos teores dos elementos químicos no tronco foram avaliados pelas médias e desvios padrões, e sua relação com a idade das árvores foi avaliada pelo teste não paramétrico de correlação de Spearman (ZAR, 1999).

4.4 RESULTADOS

4.4.1. TEORES MÉDIOS DE NUTRIENTES NO LENHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA ATLÂNTICA

Os resultados mostram que o teor dos elementos químicos no tronco varia entre as espécies e entre os diferentes estágios sucessionais avaliados (Tabela 4.4).

Casearia obliqua e *Virola bicuhyba* tiveram indivíduos amostrados em diferentes estágios de desenvolvimento da floresta, possibilitando uma comparação entre os diferentes estágios sem interferência do fator genético (espécie-específico). Para as árvores de *C. obliqua* houve diferença significativa ($p < 0,05$) quanto ao número de anéis de crescimento ($F=433,82$; $p < 0,001$; $GL=6$) e incremento radial médio anual (IRMA) ($F=7,84$; $p=0,04$; $GL=6$) entre os estágios, com maior número de anéis de crescimento (idade dos indivíduos) na floresta mais avançada (75 anos), e maior IRMA na floresta mais jovem (25-60 anos). Para os indivíduos de *V. bicuhyba* não houve diferença estatística significativa quanto à idade das árvores e IRMA. Essa constatação é importante visto que árvores mais jovens tendem a absorver e acumular maior quantidade de elementos químicos, enquanto árvores maduras tendem a reutilizá-los internamente para manutenção do crescimento (LACLAU *et al.*, 2001; CHAGAS, 2013).

Casearia obliqua apresentou maior teor médio de nitrogênio no lenho dos indivíduos mais velhos, crescendo em floresta avançada ($F=18,2$; $p=0,01$; $GL=6$)⁷, e maior concentração de fósforo no lenho das árvores crescendo em floresta jovem ($F=12,3$; $p=0,02$; $GL=6$)⁷. *Virola bicuhyba* apresentou maior teor de Ca no lenho das árvores crescendo em florestas maduras em relação às árvores da floresta com 75-90 anos (em média dez a quinze anos mais jovens, Tabela 4.2).

O teor médio de nutrientes no lenho das espécies analisadas apresentou sequência decrescente C>N>K>Mg>Ca>S>Al>P>Mn para *M. cinnamomifolia*; C>N>Mg>K>Ca>S>P>Mn>Al para *C. obliqua* nos dois estágios sucessionais analisados; C>N>K>Ca>S>Mg>P>Mn>Al para *V. bicuhyba* na floresta com 75-90 anos; e C>N>Ca>K>S>Mg>P>Mn>Al para *V. bicuhyba* e *O. catharinensis* na floresta madura.

⁷ Dados referentes à ANOVA one-way para os teores médios dos nutrientes no lenho.

Comparando os valores médios dos elementos químicos no lenho das quatro espécies, em condições edáficas muito similares (ver Apêndices 1 e 2), constata-se que as árvores de *M. cinnamomifolia* apresentaram maior concentração de Al e Mn; *C. obliqua* apresentou maior teor de Mg; *V. bicuhyba* se destacou pelos altos teores de enxofre junto com *M. cinnamomifolia*; e *O. catharinensis* apresentou maior teor de N no lenho.

Tabela 4. 4 - Comparação entre os teores médios de macronutrientes, Mn e Al no lenho das árvores de quatro espécies comuns da Floresta Atlântica no sul do Brasil, em diferentes estágios sucessionais.

Espécie	Estág. Sucess.	C	N	P	K	Ca	Mg	S	Mn	Al
		g.kg ⁻¹							mg.kg ⁻¹	
M_cin	25	44,7 a	2,2 a	0,2 a	1,0 b	0,7 a	0,7 b	0,7 bc	147,2 b	328,2 b
Ca_obl	25-60	43,7 a	2,3 a	0,2 a	1,1 b	0,7 a	1,2 c	0,4 a	57,8 a	6,3 a
	75	45,0 a	3,2 bc	0,1 a	1,2 b	0,8 a	1,5 c	0,3 a	53,3 a	26,5 a
V_bic	75-90	43,8 a	2,6 ab	0,2 a	1,4 b	1,0 a	0,3 a	0,6 b	57,0 a	24,2 a
	100-200	44,6 a	2,8 ab	0,1 a	1,1 b	1,3 a	0,3 a	0,8 c	65,2 a	26,2 a
O_cat	200	46,2 a	3,9 c	0,1 a	4,1 a	1,1 a	0,1 a	0,3 a	43,7 a	17,2 a

Médias seguidas pela mesma letra, em uma mesma coluna, não diferem estatisticamente pelo teste Fisher LSD a 5% de probabilidade. M_cin=*Miconia cinnamomifolia*, Ca_obl=*Casearia obliqua*, V_bic=*Virola bicuhyba* e O_cat=*Ocotea catharinensis*.

De maneira geral, o teor de nitrogênio e cálcio no lenho das árvores aumentou com a idade da floresta, ($F=6,2$; $p<0,01$; $GL=22$)⁸ e ($F=4,6$; $p=0,02$; $GL=22$)⁸ respectivamente; enquanto que o de magnésio diminuiu ($F=9,2$; $p<0,01$; $GL=22$)⁸. O teor de potássio também apresentou diferença significativa em relação à idade da floresta ($F=4,6$; $p=0,02$; $GL=22$)⁸, com maior concentração no lenho das árvores em floresta secundária avançada (com 75-90 anos), seguido da floresta jovem, e menor teor nas árvores da floresta madura. Os demais elementos não apresentaram variação em relação à idade da floresta.

4.4.2 VARIAÇÃO RADIAL DE NUTRIENTES NO LENHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA ATLÂNTICA

O padrão mais comum observado para os elementos no fuste de todas as espécies foi a diminuição da concentração radial, da medula para o câmbio (Tabela 4.5).

⁸ Dados referentes à ANOVA one-way para os teores médios dos elementos minerais no lenho.

Em *Miconia cinnamomifolia*, a maioria dos elementos (N, Ca, Mg, Mn, Al e S) apresentou diminuição da concentração com a idade e foi significativo para S e Al. Por outro lado, C, K e P apresentaram aumento significativo dos teores com a idade. Quase todos os elementos, exceto Mg e Mn, apresentaram aumento da concentração nos dois últimos anéis mais externos (recém-formados), quando comparados com seus adjacentes mais internos (mais velhos). Com destaque para Al (concentração três vezes maior), Ca (20% maior), K (40%), P (2,3 vezes maior) e S (35% maior) (Fig. 4.7 e 4.8).

Tabela 4. 5 - Coeficientes de correlação de Spearman entre os teores dos nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn, Al) nos anéis de crescimento do lenho e a idade do indivíduo (em intervalos quinquenais), de quatro espécies arbóreas da Floresta Atlântica, Antonina, PR, Brasil.

Espécies	Elementos								
	C	N	P	K	Ca	Mg	S	Mn	Al
M_cin ¹	0,83**	ns	0,76**	0,55*	ns	ns	-0,99***	ns	-0,71**
Ca_obl 25-60 ²	0,77**	-0,98***	ns	-0,96***	-0,99***	-0,96***	ns	-0,70**	Ns
Ca_obl 75 ³	0,58**	-0,46**	-0,72***	-0,96***	-0,93***	-0,95***	-0,69***	-0,98***	Ns
V_bic 75-90 ⁴	0,79**	-0,94***	ns	-0,90***	-0,94***	-0,99***	-0,90***	-0,91***	0,48**
V_bic 100-200 ⁵	0,34**	-0,80***	-0,45***	ns	ns	-0,75***	-0,86***	ns	-0,63***
O_cat 200 ⁶	0,58**	-0,32*	0,57***	ns	-0,50***	ns	-0,55***	-0,86***	ns

* p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001; ns = não significativo; 1: n = 15 para todos os elementos; 2: n = 18 para todos os elementos; 3: n = 52 para todos os elementos; 4: n = 45 para todos os elementos; 5: n = 61 para todos os elementos; 6: n = 48 para todos os elementos (apenas para a região do cerne em *O. catharinensis*). M_cin=*Miconia cinnamomifolia*, Ca_obl=*Casearia obliqua*, V_bic=*Virola bicuhyba* e O_cat=*Ocotea catharinensis*.

Em *Casearia obliqua*, o carbono foi o único elemento que apresentou aumento do teor com a idade, nas duas tipologias florestais avaliadas. O alumínio não mostrou nenhuma tendência com a idade. O fósforo e o enxofre não mostraram tendências nos indivíduos mais jovens, na floresta em estágio inicial de sucessão; porém apresentaram decréscimo significativo com a idade, nos indivíduos crescendo sobre floresta com 75 anos após distúrbio. Os demais elementos (N, Ca, K, Mg, Mn), todos apresentaram diminuição significativa da concentração com a idade, nas duas tipologias, florestas com 25-60 anos e com 75 anos após distúrbio. Nessa espécie, a maioria dos elementos também apresentou aumento da concentração nos dois últimos anéis mais externos (recém-formados), quando comparados

com seus adjacentes (mais velhos). Com destaque para N (30% a 14%), Ca (-8% a 64%), K (5% a 8%), Mg (5% a 6%), Mn (40% a 2 vezes maior a concentração), P (-30% a 8 vezes maior a concentração) e S (-1% a 20%), em florestas mais jovens (25-60 anos) e avançadas (75 anos), respectivamente. Os indivíduos mais jovens, crescendo nas parcelas em estágio inicial de desenvolvimento secundário, apresentaram diferença de concentração do alumínio, entre os anéis recém-formados e seus adjacentes mais velhos, de até 4 vezes maior. Enquanto que os indivíduos mais velhos, crescendo em florestas em estágio sucessional avançado (75 anos), apresentaram exatamente o oposto (4 vezes menos a concentração do alumínio nos anéis mais externos, recém-formados) (Fig. 4.7 a 4.10).

Em *Virola bicuhyba*, o padrão de variação radial dos elementos no fuste foi muito similar aos apresentados para *C. obliqua* e *M. cinnamomifolia*, onde a maioria dos elementos mostrou diminuição dos teores com a idade. O carbono foi o único elemento a apresentar aumento com a idade nas duas tipologias avaliadas, florestas com 75-90 anos e madura. O alumínio apresentou aumento com a idade na floresta de 75-90 anos, e diminuiu com a idade na floresta madura. O fósforo, na floresta 75-90 anos e o K, Ca e Mn, na floresta madura, não apresentaram tendências significativas. Enquanto N, Mg e S nas duas tipologias, o P na floresta madura, e o K, Ca e Mn na floresta com 75-90 anos apresentaram correlação inversa (estatisticamente significativa) com a idade. Nessa espécie, os dois últimos anéis mais externos (recém-formados), também apresentaram aumento da concentração dos elementos em relação aos anéis mais próximos internamente (mais velhos), com destaque para N (-8% a 17%), Al (15% a 2,3 vezes maior a concentração), Ca (72% a 30%), K (-10% a 23%), Mg (2,6 vezes maior a 29%), Mn (72% a 7%) e S (86% a 5%), nas florestas com 75-90 anos e maduras, respectivamente (Fig. 4.9 a 4.12).

Em *Ocotea catharinensis*, o padrão de variação radial dos elementos no fuste foi diferente dos encontrados em *C. obliqua*, *M. cinnamomifolia* e *V. bicuhyba*, muito provavelmente devido à formação do cerne nessa espécie. Uma análise visual do material de lenho de *O. catharinensis* utilizado nas análises químicas mostrou que o alburno está presente a partir dos 50-60 anos de idade (para dois dos três indivíduos analisados). Os teores médios de N e S nos anéis de crescimento apresentaram diminuição brusca a partir dos 50-60 anos (27% e 19% respectivamente). Enquanto duplicou para o P, aumentou 52% para o Ca, 33% para o Mg e 12% para o Mn. Avaliando apenas a região do cerne, observa-se que o carbono e

o fósforo apresentaram comportamento crescente dos teores em relação à idade. Enquanto, N, Ca, Mn e S diminuíram com a idade, comportamento similar dos elementos nas demais espécies avaliadas, para as quais não foi observada a formação de cerne. Os dois últimos anéis mais externos (recém-formados) também apresentaram aumento da concentração dos elementos em relação aos anéis mais próximos internamente (mais velhos), com destaque para C (5%), N (30%), Al (2,7 vezes maior a concentração), K (2,2 vezes), Mg (4%), P (2,4 vezes) e S (4%). A concentração de Ca e Mn diminuiu nos dois anéis mais jovens (-29% e -23%, respectivamente) (Fig. 4.11 e 4.12).

Floresta com 25-60 anos após distúrbio

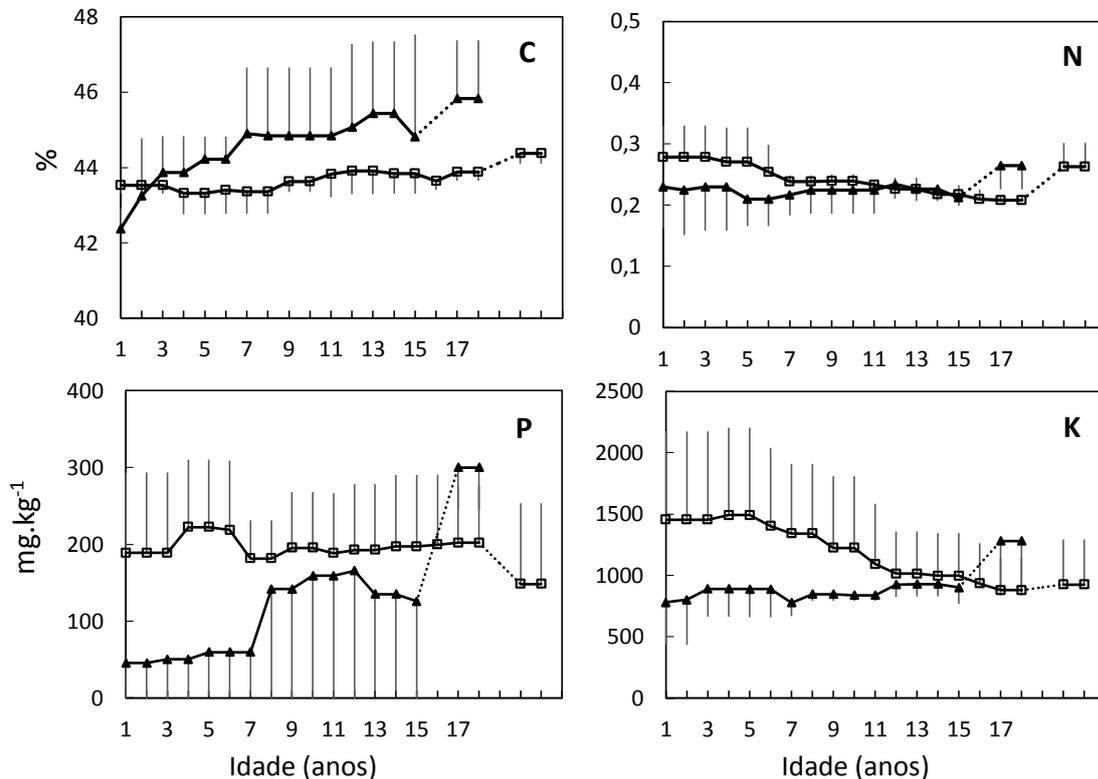


Figura 4. 7 - Concentração média dos nutrientes (C, N, P, K) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, e seus respectivos desvios padrões, em *Miconia cinnamomifolia* (3 ind. – triangulo cheio) e *Casearia obliqua* (4 ind. – quadrado vazio), em florestas jovens (25-60 anos). Os dois últimos valores de cada série temporal correspondem aos dois últimos anéis de crescimento formados.

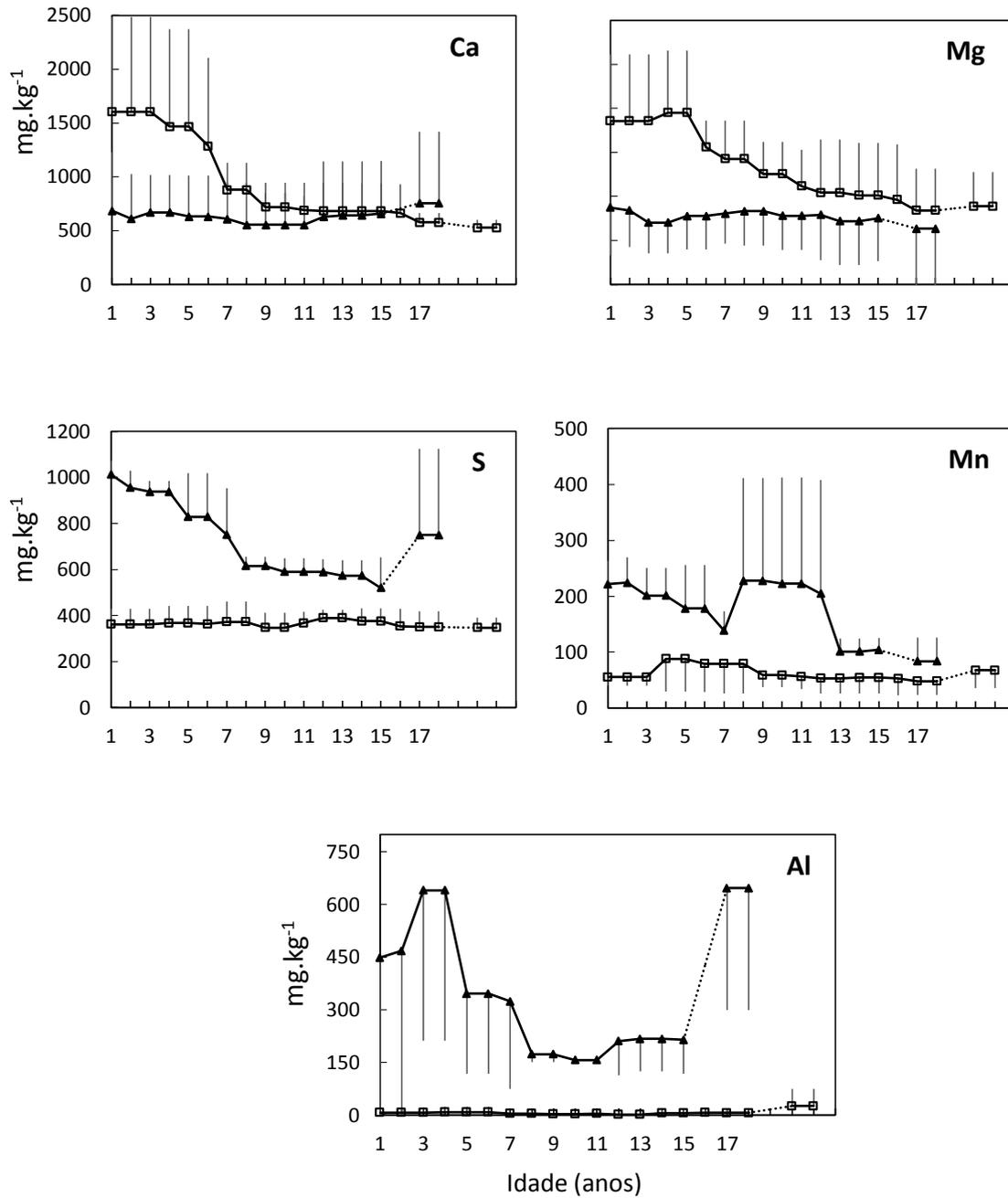


Figura 4. 8 - Concentração média dos nutrientes (Ca, Mg, S, Mn, Al) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, e seus respectivos desvios padrões, em *Miconia cinnamomifolia* (3 ind. – triangulo cheio) e *Casearia obliqua* (4 ind. – quadrado vazio), crescendo em florestas jovens (25-60 anos). Os dois últimos valores de cada série temporal correspondem aos dois últimos anéis de crescimento formados.

Floresta com 75-90 anos após distúrbio

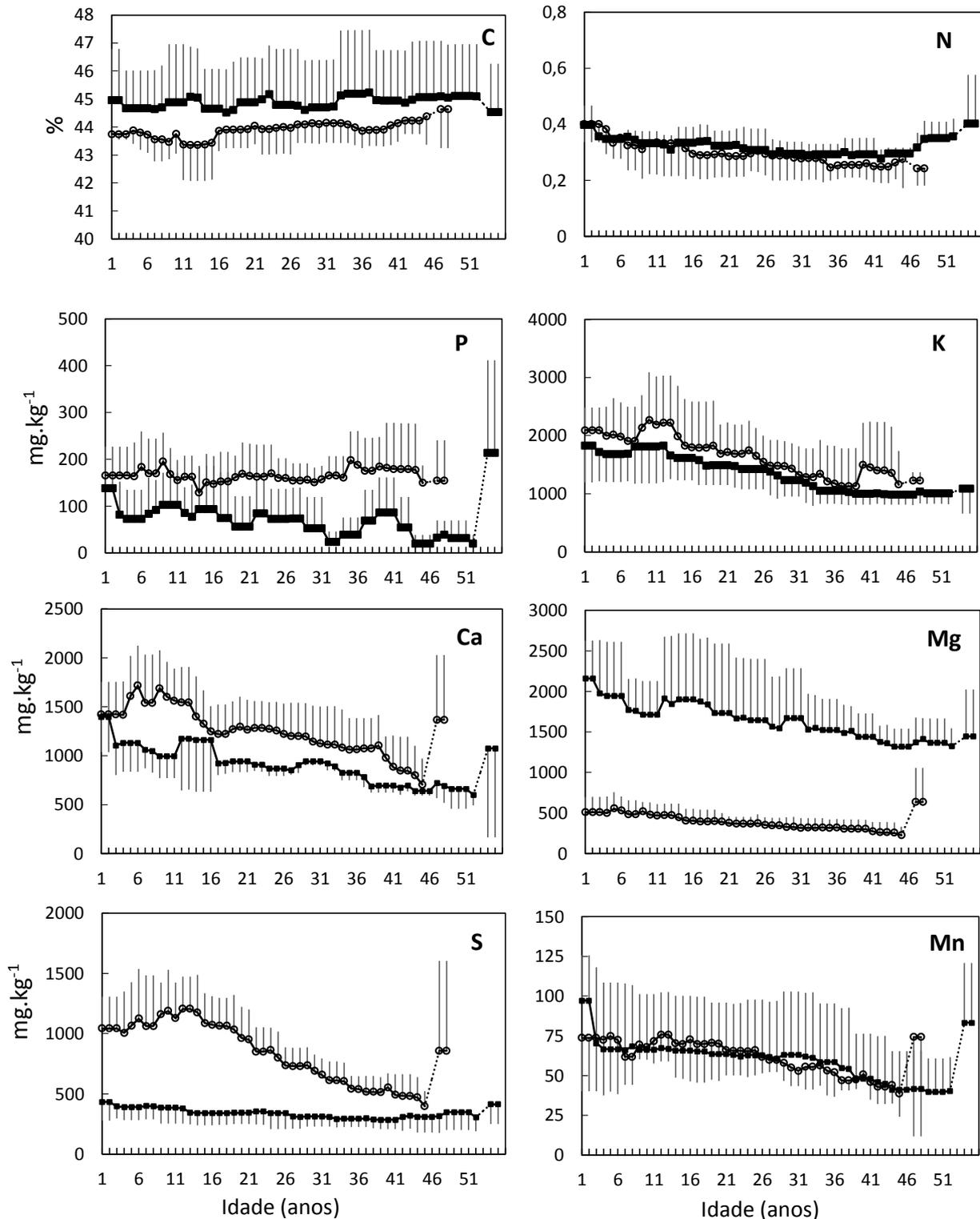


Figura 4. 9 - Concentração média dos nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, e seus respectivos desvios padrões, em *Virola bicuhyba* (5 ind. – círculo vazio) e *Casearia obliqua* (3 ind. – quadrado cheio), crescendo em floresta com 75-90 anos. Os dois últimos valores de cada série temporal correspondem aos dois últimos anéis de crescimento formados.

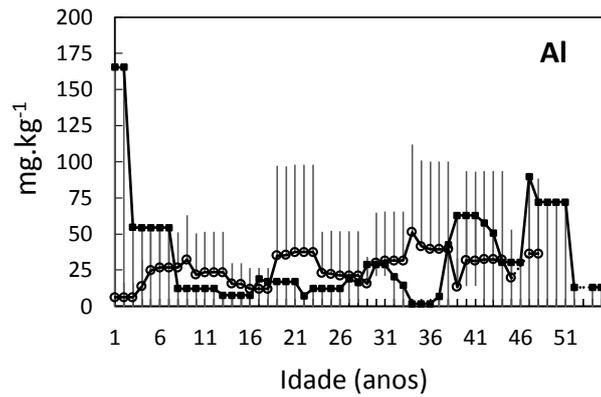


Figura 4. 10 - Concentração média do alumínio na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, e seus respectivos desvios padrões, em *Virola bicuhyba* (5 ind. – círculo vazio) e *Casearia obliqua* (3 ind. – quadrado cheio), em florestas com 75-90 anos. Os dois últimos valores de cada série temporal correspondem aos dois últimos anéis de crescimento formados.

Floresta Madura

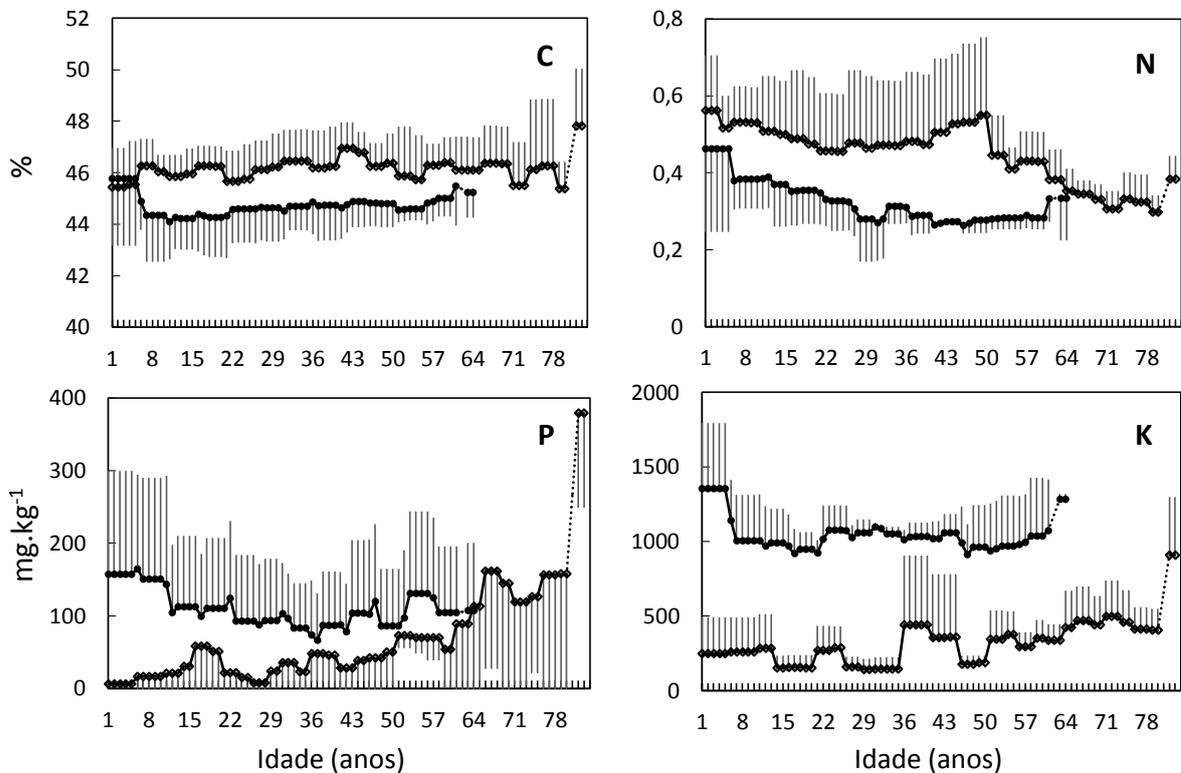


Figura 4. 11 - Concentração média dos nutrientes (C, N, P, K) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, e seus respectivos desvios padrões, em *Virola bicuhyba* (3 ind. – círculo cheio) e *Ocotea catharinensis* (3 ind. – losango vazio), em florestas maduras. Os dois últimos valores de cada série temporal correspondem aos dois últimos anéis de crescimento formados.

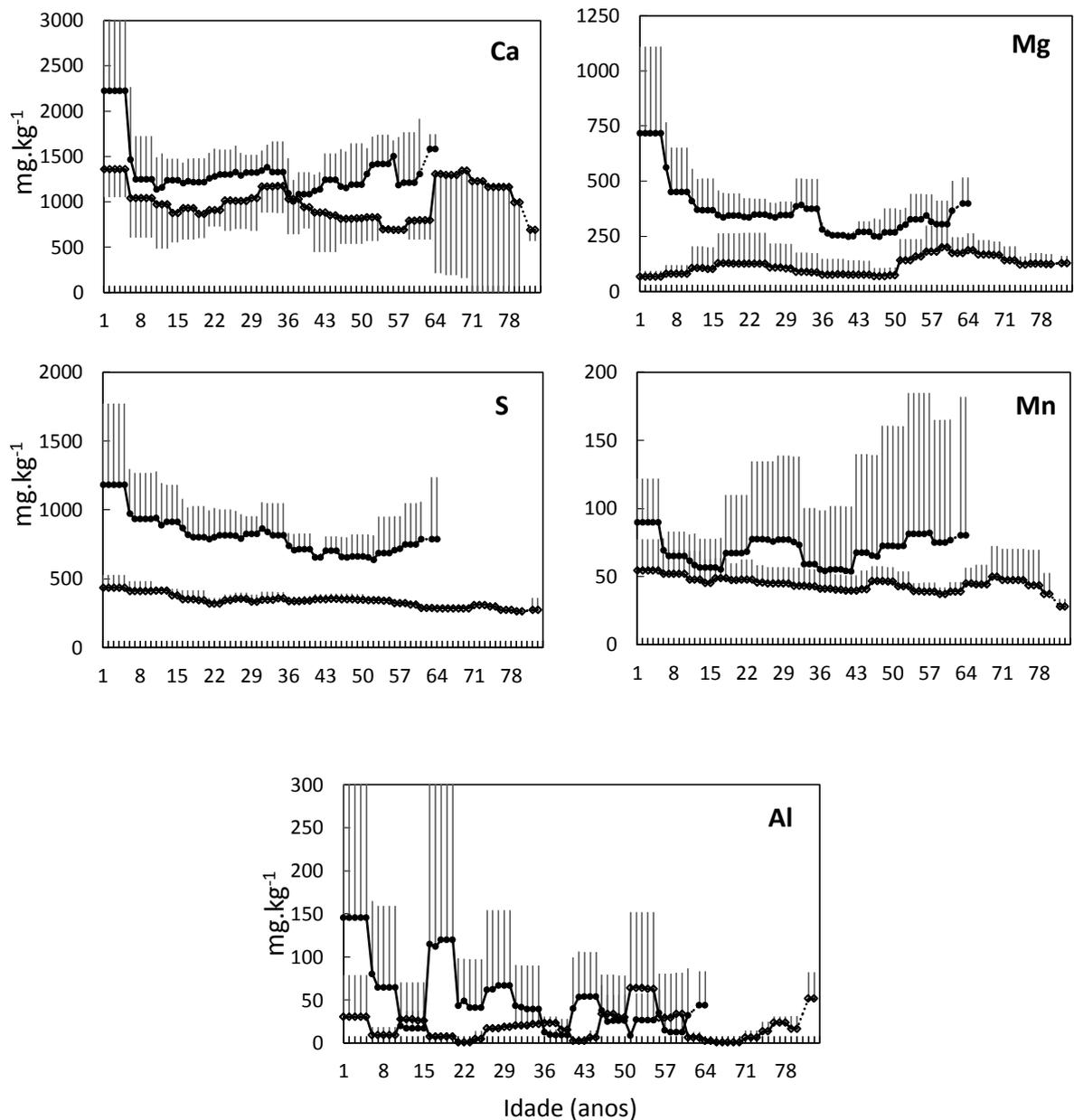


Figura 4. 12 - Concentração média dos nutrientes (Ca, Mg, S, Mn, Al) na madeira do fuste, pela idade (anos) da árvore, e seus respectivos desvios padrões, em *Virola bicuhyba* (3 ind. – círculo cheio) e *Ocotea catharinensis* (3 ind. – losango vazio), em florestas maduras. Os dois últimos valores de cada série temporal correspondem aos dois últimos anéis de crescimento formados.

4.4.3 ESTOQUES DE NUTRIENTES NO LENHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS DA FLORESTA ATLÂNTICA

Com a leitura dos anéis de crescimento, a estimativa da altura da árvore em relação ao DAP (SCHONGART, 2008), e da equação alométrica para biomassa acima do solo (CHAVE *et*

al., 2005), foi possível estimar a quantidade média de cada elemento químico incorporado no lenho das árvores anualmente, ao longo da sua vida.

A quantidade média dos elementos acumulados pelas árvores variou amplamente entre as espécies e estágios sucessionais (Fig. 4.13 e 4.14): 1,6 a 3,6 kg.ano⁻¹ de C; 8,0 a 16,7 g.ano⁻¹ de N; 1,8 a 6,3 g.ano⁻¹ de Ca; 3,1 a 6,8 g.ano⁻¹ de K; 2,2 a 6,4 g.ano⁻¹ de Mg; 0,4 a 1,9 g.ano⁻¹ de Mn; 0,3 a 1,1 g.ano⁻¹ de P; e 0,7 a 2,4 g.ano⁻¹ de Al, para *M. cinnamomifolia* com DAP > 5 cm (a partir dos 5 anos de idade; Fig. 4.1).

Para *Casearia obliqua*, crescendo na floresta em estágio inicial de sucessão (25-60 anos após distúrbio), com DAP > 5 cm (a partir dos 8 anos de idade; Fig. 4.1), a espécie passou a fixar: 0,6 a 1,7 kg.ano⁻¹ de C; 3,4 a 9,1 g.ano⁻¹ de N; 1,2 a 2,6 g.ano⁻¹ de Ca; 2,1 a 3,9 g.ano⁻¹ de K; 2,0 a 4,2 g.ano⁻¹ de Mg; 0,1 a 0,2 g.ano⁻¹ de Mn; 0,3 a 0,8 g.ano⁻¹ de P; 0,6 a 1,5 g.ano⁻¹ de S; e 3,0 a 34,8 mg.ano⁻¹ de Al. E para as árvores da mesma espécie, crescendo em floresta avançada (75 anos), com DAP > 5 cm (a partir dos 18 anos de idade; Fig. 4.1), as árvores passaram a fixar: 0,4 a 1,7 kg.ano⁻¹ de C; 2,8 a 13,0 g.ano⁻¹ de N; 0,8 a 2,7 g.ano⁻¹ de Ca; 1,5 a 4,1 g.ano⁻¹ de K; 1,2 a 4,8 g.ano⁻¹ de Mg; 0,05 a 0,2 g.ano⁻¹ de Mn; 0,03 a 0,2 g.ano⁻¹ de P; 0,3 a 1,3 g.ano⁻¹ de S; e 7,5 a 26,4 mg.ano⁻¹ de Al.

Para *Virola bicuhyba*, crescendo em floresta avançada (75-90 anos), com DAP > 15 cm (a partir dos 25 anos de idade; Fig. 4.1), a espécie passou a fixar: 6,6 a 20,2 kg.ano⁻¹ de C; 51,5 a 127,3 g.ano⁻¹ de N; 20,5 a 43,9 g.ano⁻¹ de Ca; 22,5 a 68,2 g.ano⁻¹ de K; 5,8 a 13,9 g.ano⁻¹ de Mg; 1,0 a 2,1 g.ano⁻¹ de Mn; 2,3 a 8,6 g.ano⁻¹ de P; 12,1 a 24,2 g.ano⁻¹ de S; e 0,3 a 1,9 g.ano⁻¹ de Al. E para as árvores da mesma espécie, crescendo em floresta madura (100-200 anos), com DAP > 15 cm (a partir dos 37 anos de idade; Fig. 4.1), as árvores passaram a fixar: 3,2 a 12,8 kg.ano⁻¹ de C; 20,7 a 77,9 g.ano⁻¹ de N; 7,3 a 34,0 g.ano⁻¹ de Ca; 7,4 a 26,5 g.ano⁻¹ de K; 1,9 a 8,3 g.ano⁻¹ de Mg; 0,3 a 2,0 g.ano⁻¹ de Mn; 0,5 a 2,4 g.ano⁻¹ de P; 5,1 a 19,7 g.ano⁻¹ de S; e 0,1 a 1,3 g.ano⁻¹ de Al.

Para *Ocotea catharinensis* em floresta madura (200 anos), com DAP > 15 cm (a partir dos 61 anos de idade; Fig. 4.1), a espécie passou a fixar: 2,0 a 5,4 kg.ano⁻¹ de C; 14,2 a 36,3 g.ano⁻¹ de N; 3,0 a 11,5 g.ano⁻¹ de Ca; 2,1 a 5,0 g.ano⁻¹ de K; 0,6 a 1,8 g.ano⁻¹ de Mg; 0,2 a 0,5 g.ano⁻¹ de Mn; 0,8 a 2,6 g.ano⁻¹ de P; 1,4 a 3,2 g.ano⁻¹ de S; e 2,0 a 27,3 mg.ano⁻¹ de Al.

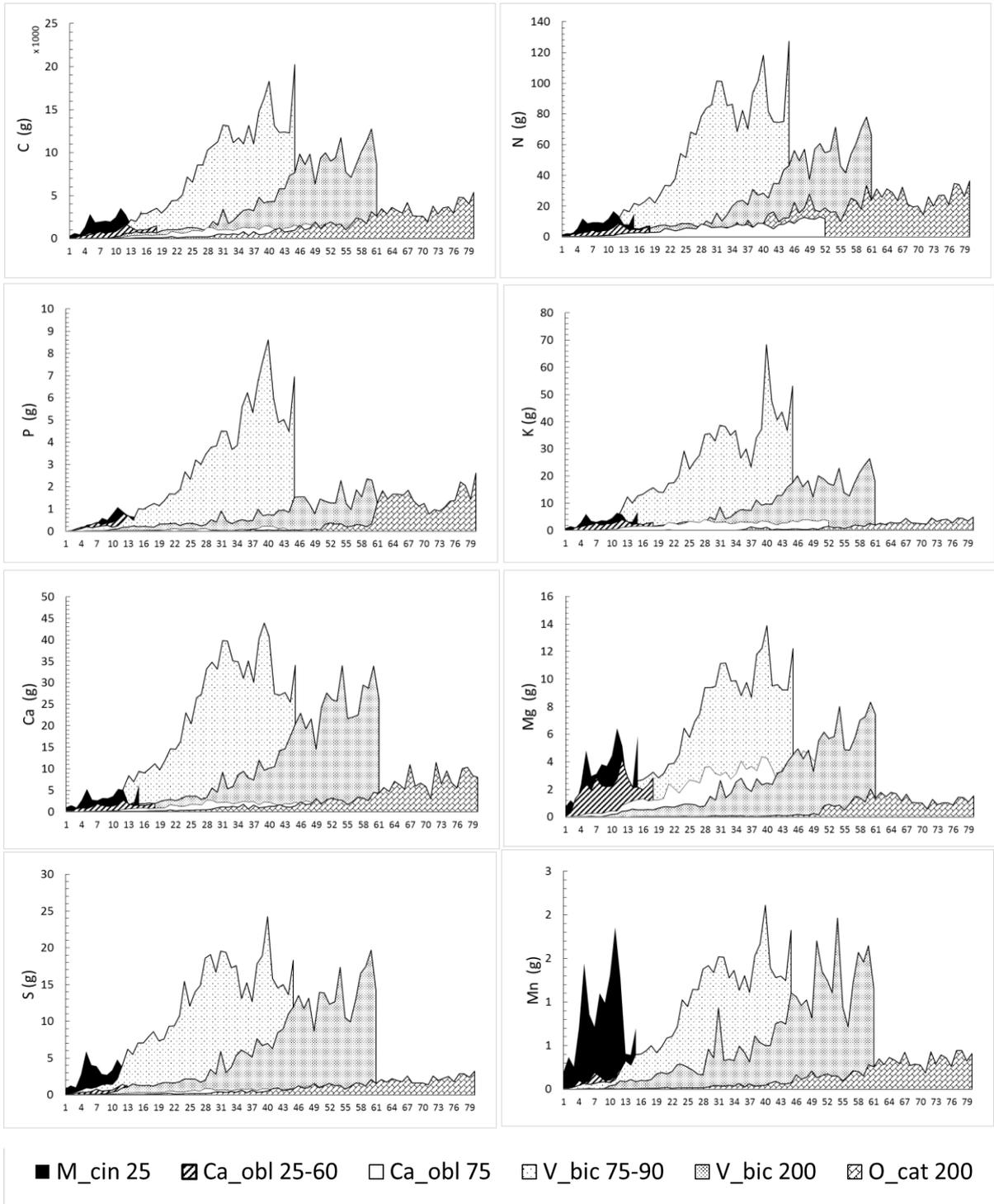


Figura 4. 13 - Quantidade média de nutrientes (C, N, P, K, Ca, Mg, S, Mn) fixados pelas árvores, ao longo de sua vida (M_cin 25 = *Miconia cinnamomifolia* em floresta com 25 anos após distúrbio; Ca_obl 25-60 = *Casearia obliqua* em florestas com 25 a 60 anos; Ca_obl 75 = *C. obliqua* em floresta com 75 anos; V_bic 75-90 = *Virola bicuhyba* em florestas com 75 a 90 anos; V_bic 100-200 = *V. bicuhyba* em florestas com mais de 100 e 200 anos sem corte raso; O_cat 200 = *Ocotea catharinensis* em floresta madura).

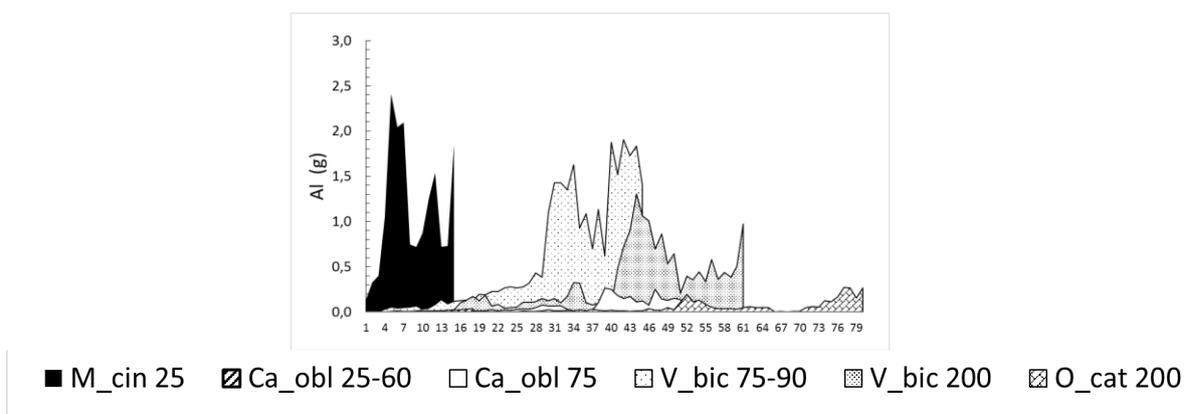


Figura 4. 14 - Quantidade média de alumínio fixado pelas árvores, ao longo de sua vida (M_cin 25 = *Miconia cinnamomifolia* em floresta com 25 anos após distúrbio; Ca_obl 25-60 = *Casearia obliqua* em florestas com 25 a 60 anos; Ca_obl 75 = *C. obliqua* em floresta com 75 anos; V_bic 75-90 = *Virola bicuhyba* em florestas com 75 a 90 anos; V_bic 100-200 = *V. bicuhyba* em florestas com mais de 100 e 200 anos sem corte raso; O_cat 200 = *Ocotea catharinensis* em floresta madura).

4.5 DISCUSSÃO

Os valores obtidos no lenho das espécies arbóreas analisadas neste estudo se enquadram na variação dos teores de N, P, Mg e S no lenho de espécies da Floresta Ombrófila Mista (FOM) no interior do Paraná; e apresentaram valores menores para K, Ca e Mn no lenho, em relação às mesmas espécies da FOM (CALDEIRA, 2003). Apresentaram, também, valores similares aos teores de P, K e Ca no lenho de duas espécies arbóreas crescendo em área rural e urbana no interior de São Paulo; e valores superiores para os elementos Mg, Mn e Al em relação às mesmas espécies de São Paulo (CHAGAS, 2013). Para trabalhos que reportam teores de macro e micronutrientes no fuste de árvores do Hemisfério Norte, as espécies da Floresta Atlântica apresentaram valores similares para os elementos K, Mn e Al (com exceção de *M. cinnamomifolia* que apresentou alto teor de Al); e valores superiores para N, P, Ca e Mg (Tabela 4.6).

Para as espécies *C. obliqua* e *M. cinnamomifolia* crescendo no mesmo estágio sucessional (floresta com 25-60 anos após distúrbio), observa-se que *M. cinnamomifolia* apresentou teores similares de C, P, K e Ca, e significativamente mais elevados de S, Mn e Al; enquanto *C. obliqua* se destacou para o Mg. As duas espécies apresentaram teores bem próximos de nitrogênio no lenho.

Tabela 4. 6 - Teores médios (g.kg-1) de nutrientes no lenho de algumas espécies florestais.

Espécie	Local	N	P	K	Ca	Mg	Referência
<i>M. cinnamomifolia</i>		2,20	0,16	1,00	0,67	0,73	
<i>C. obliqua</i>	Floresta Atlântica,	2,80	0,12	1,15	0,76	1,32	Este estudo
<i>V. bicuhyba</i>	Antonina - PR	2,70	0,13	1,24	1,14	0,33	
<i>O. catharinensis</i>		3,90	0,12	0,41	1,11	0,13	
Espécies da Floresta Ombrófila Mista	General Carneiro - PR	3,20	0,35	6,09	2,41	1,02	Caldeira 2003
<i>Caesalpinia pluviosa</i>	Ambiente urbano, periurbano e rural de Paulínia/Piracicaba - SP	-	0,07	5,35	2,77	0,12	Chagas 2013
<i>Tabebuia pentaphylla</i>		-	0,19	0,96	0,92	0,23	
<i>Fagus sylvatica</i>	Plantio florestal Bélgica	1,10	0,07	1,10	0,70	0,18	Penninckx <i>et al.</i> 2001
<i>Quercus robur</i>		1,70	0,07	0,70	0,30	0,05	
<i>Quercus robur</i>	Plantio florestal Nancy, França	1,40	0,15	1,30	0,45	0,10	Lévy <i>et al.</i> 1996
<i>Pinus koraiensis</i>	Reserva Natural, China	-	0,01	0,41	0,42	0,12	Chun e Hui-yi 1992
<i>Quercus mongolica</i>		-	0,02	1,03	0,41	0,02	

Espécie	Local	S	Mn	Al	Referência
<i>M. cinnamomifolia</i>		0,66	0,15	0,33	
<i>C. obliqua</i>	Floresta Atlântica,	0,35	0,06	0,02	Este estudo
<i>V. bicuhyba</i>	Antonina - PR	0,69	0,06	0,03	
<i>O. catharinensis</i>		0,30	0,04	0,02	
Espécies da Floresta Ombrófila Mista	General Carneiro - PR	0,85	0,20	-	Caldeira 2003
<i>Caesalpinia pluviosa</i>	Ambiente urbano, periurbano e rural de Paulínia/Piracicaba - SP	-	0,00	0,00	Chagas 2013
<i>Tabebuia pentaphylla</i>		-	0,00	0,00	
<i>Fagus sylvatica</i>	Plantio florestal Bélgica	-	0,26	0,00	Penninckx <i>et al.</i> 2001
<i>Quercus robur</i>		-	0,06	0,00	
<i>Quercus robur</i>	Plantio florestal Nancy, França	-	-	0,02	Lévy <i>et al.</i> 2009
<i>Pinus koraiensis</i>	Reserva Natural, China	-	0,01	0,02	Chun e Hui-yi 1992
<i>Quercus mongolica</i>		-	0,01	0,02	

Entre as espécies *C. obliqua* e *V. bicuhyba*, crescendo em florestas com a mesma idade (75-90 anos), observa-se que *C. obliqua* se destaca com maiores teores de N e Mg no fuste. Enquanto *V. bicuhyba* apresentou maiores teores de S. As duas espécies apresentaram teores similares de C, P, K, Ca, Mn e Al. *Ocotea catharinensis*, em relação a *V. bicuhyba* crescendo na mesma tipologia florestal, apresentou maior concentração para N e K e menor concentração de S. Dentre as quatro espécies estudadas, *M. cinnamomifolia* se destacou pelos altos teores de alumínio em seu lenho; *C. obliqua* para o Mg; *V. bicuhyba* para o S; e *O. catharinensis* para o N e K. Essa especificidade na absorção e fixação de determinados elementos químicos no lenho das árvores, crescendo sobre as mesmas condições edafo-climáticas, parece ser uma característica comum entre as espécies em geral (CHAGAS, 2013), podendo estar relacionada

às estratégias adaptativas de cada espécie (e.g.: nutrição, tolerância a elementos tóxicos como o Al), proporcionando vantagens (competitivas) em seu estabelecimento na floresta ou retirando do solo elementos que possam ser tóxicos à outras espécies. Este último comportamento parece ser o que acontece com *M. cinnamomifolia*, espécie típica dos estágios iniciais da sucessão secundária, o que sugere ser um atributo funcional da espécie. E isto merece investigações adicionais com esta e outras espécies da Floresta Atlântica, semelhantemente ao que foi feito por Brites *et al.* (2002).

O padrão mais comum observado para os elementos no fuste de todas as espécies foi a diminuição da concentração da medula para o câmbio. Espécies que não possuem um cerne típico tendem a apresentar diminuição da concentração dos elementos minerais da medula ao câmbio (PENNINCKX *et al.*, 2001). Entretanto, quando determinado elemento apresenta um aumento da concentração da medula para o câmbio pode ser indicativo de baixa mobilidade do elemento correspondente (HELMISAARI e SILTALA, 1989 apud PENNINCKX *et al.*, 2001). Esse padrão foi observado para o carbono em todas as espécies e estágios sucessionais avaliados, como também para o alumínio em *C. obliqua* e *V. bicuhyba* crescendo em floresta alterada (75-90 anos após distúrbio).

No presente trabalho foi assumido que qualquer diferença no padrão radial de concentração e/ou no gradiente de concentração dos elementos minerais do lenho entre espécies distintas crescendo na mesma área seria primariamente reflexo de diferenças fisiológicas específicas da espécie (PENNINCKX *et al.*, 2001). Enquanto que diferenças no padrão radial de concentração e/ou no gradiente de concentração dos elementos minerais do lenho, em indivíduos da mesma espécie crescendo em tipologias florestais diferentes, seria um indicativo de influência do solo. Por exemplo, *V. bicuhyba* apresentou alternância no padrão de variação da concentração do alumínio, que aumentou com a idade em indivíduos crescendo em florestas mais alteradas (75-90 anos), e diminuiu com a idade na floresta madura. Essas diferenças nos padrões de concentração do alumínio ao longo da vida das árvores pode ser devido a alterações ambientais (e.g.: disponibilidade do elemento no solo), e não um padrão comum da espécie; podendo ser um indicativo de variação da acidez do solo (LÉVY *et al.*, 1996).

Casearia obliqua também apresentou aumento radial da concentração de alumínio (porém não significativa) no fuste das árvores crescendo na mesma tipologia florestal (75

anos), e diminuição radial nas árvores em florestas mais jovens (25-60 anos); assim como as demais espécies estudadas também apresentaram padrão de diminuição radial do Al com a idade. Os teores de alumínio nos anéis de crescimento estão fortemente relacionados à sua disponibilidade no solo, no momento da formação do anel; e essa relação é mais forte para o alumínio do que para qualquer macronutriente, por causa da sua baixa mobilidade nos tecidos vegetais, não participando de grandes translocações (CHUN e HUY-YI, 1992; LÉVY *et al.*, 1996).

O comportamento do fósforo no lenho das espécies mostrou forte influência do estágio sucessional (idade da floresta) na variação radial do gradiente de concentração das espécies *C. obliqua* e *V. bicuhyba*, crescendo em diferentes tipologias florestais. Por outro lado, apresentou padrão de variação radial totalmente oposto em *O. catharinensis*, que possui também os menores teores deste elemento no fuste (característica espécie-específica). Além do fósforo, o nitrogênio e o potássio também mostraram influência evidente da idade da floresta na variação radial dos gradientes de concentração entre as espécies, com este último apresentando maiores teores nos fustes das espécies crescendo em florestas com 75-90 anos, seguido nas espécies de florestas em estágios iniciais de sucessão (25-60 anos), e com menor concentração nas espécies crescendo em florestas maduras.

O nitrogênio apresentou padrão oposto ao fósforo, com maiores teores nos fustes das espécies em floresta madura e menores teores nas espécies crescendo em florestas em estágio inicial a intermediário de sucessão secundária. Essa tendência de aumento na concentração de N com o avanço da sucessão, também foi observada na serapilheira depositada, na mesma área de estudo (DICKOW, 2010; WOICIECHOWSKY, 2015); e um maior aporte de fósforo ($5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) nos estágios iniciais de sucessão, em relação às florestas mais desenvolvidas ($3,7 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) (WOICIECHOWSKI, 2015).

Além destes nutrientes, o teor médio de cálcio no lenho das árvores também aumentou com a idade da floresta, enquanto que o de magnésio diminuiu. Os demais elementos não apresentaram variação em relação à idade da floresta. Essas tendências podem estar relacionadas tanto com a idade dos indivíduos, como com o tipo de espécies arbóreas ocorrendo em determinado estágio sucessional, e que refletirá no estoque e permanência desses elementos na biomassa aérea da floresta (BROWN e LUGO, 1990).

Os elementos carbono, magnésio, manganês, enxofre e alumínio apresentaram variação do teor no lenho fortemente relacionado com a espécie. *Ocotea catharinensis* apresentou destaque no teor de carbono, *C. obliqua* apresentou especificidade com o magnésio, *V. bicuhyba* com o enxofre, e *M. cinnamomifolia* apresentou altas concentrações de enxofre, alumínio e manganês em seu lenho.

A espécie *Ocotea catharinensis* apresentou maior riqueza na região do albarno em relação ao cerne para os elementos P, Ca, Mg e Mn. O aumento abrupto nas concentrações dos elementos minerais na região do albarno é atribuído, normalmente, à reabsorção dos nutrientes dos anéis senescentes do cerne (CHUN e HUI-YI, 1992; LÉVY, *et al.* 1996; PENNINCKX *et al.*, 2001; CHAGAS, 2013).

As espécies avaliadas neste estudo apresentaram, por várias vezes, maior concentração dos elementos nos dois últimos anéis de crescimento (lenho mais jovem, recém-formado), que nos anéis mais próximos internamente (mais velhos). Esse padrão pode ser explicado pela maior atividade e proporção de células parenquimáticas vivas nos anéis recém-formados em relação ao lenho mais velho (internamente) (LÉVY *et al.*, 1996; PENNINCKX *et al.*, 2001); também mostra evidências da translocação interna de nutrientes (ciclagem bioquímica), uma vez que indivíduos de diferentes idades (sendo da mesma espécie ou não, e em estágios sucessionais distintos) apresentaram comportamentos similares.

O maior fluxo de nutrientes nos anéis mais externos, provavelmente está relacionado ao transporte da seiva pelos vasos formados recentemente, o que torna essas espécies potenciais para estudos de monitoramento ambiental, por apresentar baixa ou nenhuma transferência lateral de elementos minerais para os anéis mais velhos (internos); porém são necessários mais estudos dessa natureza para confirmar esta hipótese.

A ciclagem interna de elementos minerais reduz a demanda de nutrientes do solo (COLIN-BELGRAND *et al.*, 1996; LACLAU *et al.*, 2001), principalmente pelas árvores maiores. O presente trabalho demonstrou que as espécies apresentam diferentes estratégias de nutrição mineral e adaptação ao meio. Por exemplo, *Virola bicuhyba* é a espécie que estocou maior quantidade de nutrientes em seu fuste, independentemente do estágio sucessional da floresta (Fig. 4.13); e *M. cinnamomifolia* mostrou certa tolerância ao Al, alocando grandes quantidades deste elemento em seu fuste (Fig. 4.14).

Nos estágios sucessionais iniciais houve uma rápida imobilização de grandes quantidades de Al, Mn e Mg no fuste das árvores, principalmente em *M. cinnamomifolia* (Fig. 4.13 e 4.14). Entre a floresta secundária em estágio avançado de sucessão e a floresta madura, notou-se que as quantidades de Ca, Mn e S, e em menor proporção para Mg, N e C, estocadas nos fustes das árvores, principalmente de *V. bicuhyba*, foram praticamente as mesmas entre as florestas, porém, em períodos diferentes; na floresta madura os nutrientes levaram mais tempo para serem imobilizados no fuste das árvores; por outro lado, permanecem estocados por mais tempo, devido a maior longevidade dos indivíduos (Fig. 4.13).

Os elementos fósforo e potássio apresentaram diferenças visuais nas quantidades estocadas entre as florestas secundárias em estágio avançado de sucessão e a floresta madura (Fig. 4.13); com maior quantidade estocada no fuste das árvores da floresta secundária (mais alterada).

4.6 CONCLUSÕES

Os teores de nutrientes no lenho das espécies estudadas, por seu ineditismo, podem servir, no momento, como valores de referência para estas espécies da Floresta Atlântica.

O acúmulo dos elementos químicos nas árvores da Floresta Atlântica, são influenciados tanto pela espécie arbórea como também pelos estágios sucessionais da floresta.

A especificidade em alocar determinados elementos químicos no lenho, em condições edafo-climáticas semelhantes, mostrou ser uma característica comum em algumas espécies, conferindo vantagens (competitivas, nutricionais) às mesmas, em seu estabelecimento na floresta; ou, ainda, retirando do solo elementos que possam ser tóxicos a outras espécies no processo sucessional da regeneração florestal.

O padrão mais comum observado nas espécies estudadas, para os elementos no fuste, com exceção para o carbono, foi a diminuição da concentração da medula para o câmbio, sendo este um padrão comumente observado em outras espécies florestais e relacionado à translocação dos elementos nos tecidos do lenho.

A maior concentração dos elementos nos dois últimos anéis de crescimento (lenho mais jovem, recém-formado), comparativamente aos anéis adjacentes internamente (mais velhos), mostra evidências da translocação interna de nutrientes (ciclagem bioquímica), pois o mesmo comportamento foi observado em indivíduos com idades diferentes; além disso, o maior fluxo de nutrientes na região mais externa do lenho está relacionado ao transporte da seiva pelos vasos formados recentemente. Este comportamento sugere não haver transferência lateral dos elementos minerais para os anéis mais internos (formados há mais tempo), o que torna essas espécies potenciais para estudos de monitoramento ambiental. No entanto, mais estudos dessa natureza são necessários para corroborar esta hipótese.

Os elementos carbono, magnésio, manganês, enxofre e alumínio apresentaram variação do teor no lenho fortemente relacionado com a espécie; enquanto que nitrogênio, cálcio, fósforo e potássio mostraram forte influência da idade da floresta.

Os dados gerados no presente estudo fornecem informações essenciais para a compreensão dos ciclos bioquímico e global dos nutrientes (e.g.: quantidade estocada e

tempo de permanência no compartimento vegetal), uma vez que a vegetação arbórea representa um dos principais reservatórios de nutrientes nos ecossistemas tropicais.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AIDE, T.M.; ZIMMERMAN, J.K.; PASCARELLA, J.B.; RIVERA, L.; VEJA, H.M. 2000. Forest Regeneration in a Chronosequence of Tropical Abandoned Pastures: Implications for Restoration Ecology. **Restoration Ecology** 8 (4): 328–338
- ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; SCARANELLO, M.A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management** 260: 679-691
- AMARAL, A.C.B.; TOMAZELLO FILHO, M. 1998. Avaliação das características dos anéis de crescimento de *Pinus taeda* pela técnica de microdensitometria de raios X. **Revista de Ciência e Tecnologia** 6(11): 17-23.
- BAIDER, C.; TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. 2001. O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (São Paulo, Brasil). **Rev. Brasil. Biol.** 59(2): 319-328
- BAKER, T.R.; BURSLEM, D.F.R.P.; SWAINE, M.D. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. **Journal of Tropical Ecology** 19: 109–125
- BALBINOT, R. 2009. Carbono, nitrogênio e razões isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ no solo e vegetação de estágios sucessionais de Floresta Ombrófila Densa Submontana. **Tese de doutorado**. Depto de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 103p.
- BALLANTYNE, A.P.; BAKER, P.A.; CHAMBERS, J.Q.; VILLALBA, R.; ARGOLLO, J. 2011. Regional Differences in South American Monsoon Precipitation Inferred from the Growth and Isotopic Composition of Tropical Trees. **Earth Interactions** 15 (5): 1-35
- BIANCHIN, J.E. 2013. Aporte de fitomassa e nutrientes em florestas secundárias da Mata Atlântica no litoral do Paraná. **Dissertação de Mestrado**. Depto de Engenharia Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 102p.
- BIGIO, N.C.; SECCO, R.; OLIVEIRA, A.S.; VALLE, L.S.; MEDEIROS, L.S.; PINTO, L.J.S. 2016. Peraceae. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17456>>.
- BIHN, J.; VERHAAGH, M. E.; BRANDLE, M. 2008. Do secondary forests act as refuges for old-growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation** 141: 733-743.
- BORGIO, M. 2010. A Floresta Atlântica do litoral norte do Paraná, Brasil: aspectos florísticos, estruturais e estoque de biomassa ao longo do processo sucessionais. **Tese de Doutorado**. Depto de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 165p.
- BORGIO, M.; TIEPOLO, G.; REGINATO, M.; KUNIYOSHI, Y.S.; GALVÃO, F.; CAPRETZ, R.L.; ZWIENER, V.P. 2011. Espécies Arbóreas de um Trecho de Floresta Atlântica do Município de Antonina, Paraná, Brasil. **Revista Floresta** 41: 819-832.

BOTOSSO, P.C.; VETTER, R.E. 1991. Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em 8 espécies arbóreas tropicais de Floresta de Terra Firme (Amazônia). **Rev. Inst. Flor.** 3(2): 163-180.

BOTOSSO, P.C.; TOMAZELLO FILHO, M. 2001. Aplicações de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: MAIA, N.B.; MARTOS, H.L.; BARELLA, W. (eds). **Indicadores ambientais: conceitos e aplicações**. EDUC, São Paulo, 145-171

BRIENEN, R.J.W. & ZUIDEMA, P.A. 2005. Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forests: a test for six species using tree ring analysis. **Oecologia** 146: 1-12.

BRIENEN, R.J.W.; ZUIDEMA, P.A. 2010. Attaining the canopy in dry and moist tropical forests: Strong differences in tree growth trajectories reflect variation in growing conditions. **Oecologia** 163: 485-496.

BRITEZ, R.M.; SANTOS FILHO, A.; REISSMANN, C.B.; SILVA, S.M.; ATHAYDE, S.F.; LIMA, R.X.; QUADROS, R.M.B. 1997. Nutrientes no solo de duas florestas da planície litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **R. bras. Ci. Solo** 21: 625-634.

BRITEZ, R.M.; REISSMANN, C.B.; WATANABE, T.; OSAKI, M. 2002. Efeito do alumínio no desenvolvimento e nutrição de *Tapirira guianensis* Aublet em solução hidropônica. **Floresta** 32 (2): 171-187.

BROWN, S.; LUGO, A. 1990. Tropical secondary forests. **Journal of Tropical Ecology** 6: 1-32.

CALDEIRA, M.V.W. 2003. Determinação de biomassa e nutrientes em uma Floresta Ombrófila Mista Montana em General Carneiro, Paraná. **Tese de Doutorado**. Depto de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 175p.

CALLADO, C.H.; DA SILVA NETO, S.J.; SCARANO, F.R.; COSTA, C.G. 2001a. Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. **Trees** 15: 492-497.

CALLADO, C.H.; DA SILVA NETO, S.J.; SCARANO, F.R.; BARROS, C.F.; COSTA, C.G. 2001b. Anatomical features of growth rings in flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. **IAWA Journal** 22 (1): 29-42.

CAPRETZ, R.L.; BRITEZ, R.M.; BEBBER, D.P.; REGINATO, M.; ZWIENER, V.P. Floristic and structural patterns along a successional chronosequence in the Atlantic Forest of Southern Brazil. (dados não publicados)

CARDOSO, C.F.G. 2006. Fenologia de árvores da Floresta Atlântica no litoral do Paraná: comparações entre categorias sucessionais. **Monografia**, Curitiba/UFPR. 24p.

CARDOSO, F.C.G.; MARQUES, R.; BOTOSSO, P.C.; MARQUES, M.C.M. 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. **Plant Soil** 354: 269-281.

CARVALHO, P. E. R. 2003. **Espécies arbóreas brasileiras**. 1. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica. v. 1, 1039 p.

CARVALHO, P.E.R. 2004. Tapiá – Alchornea triplinervia. Embrapa, Colombo, PR. **Circular técnica** 99: 1-12. Acessado em <http://ainfo.cnptia.embrapa.br> [fevereiro/2016]

CARVALHO, J.O.P.; SILVA, J.N.M.; LOPES, J.C.A. 2004. Growth rate of a terra firme rain forest in Brazilian Amazonia over an eight-year period in response to logging. **Acta Amazonica** 34(2): 209-217.

CHAGAS, M.P. 2013. Anéis de crescimento do lenho de árvores como monitores ambientais: avaliação temporal e espacial da poluição atmosférica na cidade de Paulínia, São Paulo. **Tese de Doutorado**. Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Piracicaba, São Paulo, Brasil. 158p.

CHAVE, J. RIÉRA, B.; DUBOIS, M. 2001. Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability. **Journal of Tropical Ecology** 17: 79–96

CHAVE, J.; ANDALO, C.; BROWN, S.; CAIRNS, M.A.; CHAMBERS, J.Q.; EAMUS, D.; FÖLSTER, H.; FROMARD, F.; HIGUSHI, N.; KIRA, T.; LESCURE, J.P.; NELSON, B.W.; OGAWA, H.; PUIG, H.; RIÉRA, B.; YAMAKURA, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. **Oecologia** 145: 87–99.

CHITRA-TARAK, R.; RUIZ, L.; PULLA, S.; DATTARAJA, H.S.; SURESH H.S.; SUKUMAR, R. 2015. And yet it shrinks: A novel method for correcting bias in forest tree growth estimates caused by water-induced fluctuations. **Forest Ecology and Management** 336: 129-136.

CHUN L.; HUI-YI, H. 1992. Tree-ring element analysis of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) and Mongolian oak (*Quercus mongolica* Fisch. ex Turcz.) from Changbai Mountain, north-east China. **Trees** 6: 103-108

CLARK, D.B.; CLARK, D.A.; READ, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. **Journal of Ecology** 86: 101-112.

CLEVELAND, C.C; *et al.* 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. **Ecology Letters** 14: 939–947.

CLINEBELL II, R.R; PHILLIPS, O.L.; GENTRY, A.H.; STARK, N.; ZUURING, H. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. **Biodiversity and Conservation** 4: 56-90.

COLIN-BELGRAND, M.; RANGER, J.; BOUCHON, J. 1996. Internal nutrient translocation in Chestnut tree stemwood: III. Dynamics across an age series of *Castanea sativa* (Miller). **Annals of Botany** 78: 729-740.

CONDIT, R.; AGUILAR, S.; HERNANDEZ, A.; PEREZ, R.; LAO, S.; ANGEHR, G.; HUBBEL, S.P.; FOSTER, R.B. 2004. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. **Journal of Tropical Ecology** 20: 51-72.

CORDEIRO, I.; SECCO, R. 2016. *Euphorbiaceae*. In: **Flora do Brasil 2020 em construção**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17456>>.

CORRÊA, D.R. 2007. Horizontes orgânicos sob Floresta Ombrófila Densa no Litoral Paranaense. **Dissertação de Mestrado**, Depto de Solos e Eng. Agrícola/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 90p.

COSMO, N.L. 2012. Anatomia ecológica do lenho de 19 espécies nativas do Estado do Paraná. **Tese de Doutorado**. Depto de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 45p.

- DA FONSECA JR, S.F; PIEDADE, M.T.F; SCHONGART, J. 2009. Wood growth of *Tabebuia barbata* (E. Mey.) Sandwith (Bignoniaceae) and *Vatairea guianensis* Aubl. (Fabaceae) in Central Amazonian black-water (igapó) and white-water (várzea) floodplain forests. **Trees** 23: 127–134.
- DEWALT; S.J.; MALIAKALA, S.K.; DENSLOW, J.S. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. **Forest Ecology and Management** 182: 139–151.
- DEZZEO, N.; WORBES, M.; ISHII, I.; HERRERA, R. 2003. Annual tree rings revealed by radiocarbon dating in seasonally flooded forest of the Mapire River, a tributary of the lower Orinoco River, Venezuela. **Plant Ecology** 168: 165-175.
- DICKOW, K.M. 2010. Ciclagem de nutrientes e fitomassa em sucessão secundária na Floresta Atlântica, Antonina, PR. **Tese de doutorado**, Depto de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 213p.
- DUNISH, O.; MONTÓIA, V.R.; BAUCH, J. 2003. Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. **Trees** 17: 244-250.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). 2011. **Manual de métodos de análise de solos**. Rio de Janeiro, Embrapa Solos. 230 p.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. 2013. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. Brasília, DF. Embrapa. 353p.
- ENQUIST, B.J.; LEFFLER, A.J. 2001. Long-term tree ring chronologies from sympatric tropical dryforest trees: individualistic responses to climatic variation. **Journal of Tropical Ecology** 17(1): 41-60.
- FAUSET, S. 2012. Two decades of change in Ghanaian forests. **PhD Thesis**, The University of Leeds, School of Geography. 171p.
- FAUSET, S. *et al.* 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. **Nature Communications** 6:6857
- FELDPAUSCH, T.R.; RONDON, M.A.; FERNANDES, E.C.M.; RIHA, S.J.; WANDELLI, E. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in Central Amazonia. **Ecological Applications** 14(4): S164–S176.
- FERREIRA, M.L.M. 2008. Anatomia do lenho de *Miconia* Ruiz & Pav. seções *Hypoxanthus* (Rich. ex DC.) Hook. f. e *Glossocentrum* (Crueger) Hook. f. (Melastomataceae) e suas implicações taxonômicas. **Tese de doutorado**. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro/Escola Nacional de Botânica Tropical. Rio de Janeiro, RJ, Brasil. 94p.
- FERRETI, A.R.; BRITZ, R.M. 2006. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. **Journal of Nature Conservation** 14: 249-259.
- FIGUEIREDO FILHO, A.; HUBIE, S.R.; SCHAFF, L.B.; FIGUEIREDO, D.J.; SANQUETTA, C.R. 2002. Avaliação do incremento em diâmetro com o uso de cintas dendrométricas em algumas

espécies de uma Floresta Ombrófila Mista localizada no Sul do Estado do Paraná. **Revista Ciências Exatas e Naturais** 5(1): 69-84.

FINEGAN, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. **Trees** 11(3): 119-124

FINEGAN, B.; CAMACHO, M.; ZAMORAB, N. 1999 Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. **Forest Ecology and Management** 121: 159-176.

FRANÇA, F. 2016. *Vochysiaceae*. In: **Flora do Brasil 2020 em construção**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB15299>>.

FRITTS, H. C. 1976. **Tree Rings and Climate**. Academic Press, London. 567p.

GOLDENBERG, R.; CADDAS, M.K. 2016. Miconia. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil>>.

GONÇALVES, J.L.M.; STAPE, J.L. 2002. **Conservação e cultivo de solos para plantações florestais**. IPEF, Piracicaba. 498p.

GOTELLI, N.J.; ELLISON, A.M. 2011. **Princípios de estatística em ecologia**. Porto Alegre: Artmed. 528p.

GRISSINO-MAYER, H.D. 2001. Research report - Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. **Tree-ring Research** 57(2): 205-221.

GUARIGUATA, M.R.; OSTERTAG, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management** 148: 185-206.

HENRY, M.; BESNARD, A.; ASANTE, W.A.; ESHUN, J.; ADU-BREDU, S.; VALENTINI, R.; BERNOUX, M.; SAINT-ANDRÉ, L. 2010. Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. **Forest Ecology and Management** 260: 1375–1388

HOPP, P.W.; OTTERMANN, R.; CARON, E.; MEYER, S.; ROß-NICKOLL, M. 2010. Recovery of litter inhabiting beetle assemblages during forest regeneration in the Atlantic forest of Southern Brazil. **Insect Conservation and Diversity** 3: 103-113.

HUBBEL S.P.; FOSTER, R.B.; O'BRIEN, S.T.; HARMS, K.E.; CONDIT, R.; WECHSLER, B.; WRIGHT, S.J.; LOO DE LAO, S. 1999. Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotropical Forest. **Science** 283: 554-557.

HUGHES, R.F.; KAUFFMAN, B.; JARAMILLO, V. 1999. Biomass, carbono, and nutriente dynamics of secondary forest in a humid tropical region of Mexico. **Ecology** 80(6): 1892–1907.

INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ (IAPAR). 2012. **Dados meteorológicos das estações meteorológicas de Antonina (02548070) e Guaraqueçaba (02548039)**.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). 2012. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**, 2 ed. Manuais Técnicos em Geociências, n.1. IBGE, Rio de Janeiro.

- INSTITUTO DE PESQUISAS ECOLÓGICAS (IPÊ). 2016. *Alchornea glandulosa, Casearia obliqua, Cupania oblongifolia, Miconia cinnamomifolia, Virola bicuhyba*. Disponível em: www.ipe.org.br
- INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECONOMICO E SOCIAL (IPARDES). 1990. **Macrozoneamento da Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba**. Curitiba-PR. 254p.
- INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECONOMICO E SOCIAL (IPARDES). 2001. **Zoneamento da Apa de Guaraqueçaba**. Curitiba-PR. 150p.
- INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECONOMICO E SOCIAL (IPARDES). 2007. **Indicadores ambientais por bacias hidrográficas do Estado do Paraná**. Curitiba-PR. 98 p.
- JORDAN, C.F.; HERRERA, R. 1981. Tropical Rain Forests: are nutrientes really critical? **The American Naturalist** 117(2): 167-179.
- JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOG, E.A.; STEVENS, P.F.; DONOGHUE, M.J. 2009. **Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético**. 3ª ed. Artmed. Porto Alegre, RS. 632p.
- KAUANO, E.E.; TOREZAN, J.M.D.; CARDOSO, F.C.G.; MARQUES, M.C.M. 2012. Landscape structure in the northern coast of Paraná State, a hotspot for the Brazilian Atlantic Forest conservation. **Revista Árvore** 36: 961–970.
- KLAASSEN, R. 1999. Wood anatomy of the Sapindaceae. **IAWA J.**, Supplement 2. In: <http://insidewood.lib.ncsu.edu/> [maio/2016]
- LACLAU, J.P.; BOUILLET, J.P.; RANGER, J.; JOFFRE, R.; GOUMA, R.; SAYA, A. 2001. Dynamics of nutrients translocation in stemwood across an age series of Eucalyptus hybrid. **Annals of Botany** 88, 1079-1092
- LAL, R. 2005. Forest soils and carbono sequestration. **Forest Ecology and Management** 220: 242-258.
- LARCHER, W. 2004. **Fisiologia Vegetal**. Ed. Rima, São Carlos, SP. 531p.
- LEITE, P. F. 1994. As diferentes unidades fitoecológicas da região sul do Brasil. Curitiba, 1994. **Dissertação de Mestrado**. Depto de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, PR. 160p.
- LEÓN, W.J. 2005. Estudio anatómico de la madera de 21 especies del género *Vochysia* Poir. (Vochysiaceae). **Acta Bot. Venez.** 28 (2): 213-232.
- LÉVY, G.; BRÉCHET, C.; BECKER, M. 1996. Element analysis of tree rings in pedunculate oak heartwood: an indicator of historical trends in the soil chemistry, related to atmospheric deposition. **Ann. Sci. For.** 53: 685-696
- LIEBSCH, D.; GOLDENBERG, R.; MARQUES, M.C.M. 2007. Florística e Estrutura de comunidades vegetais em uma cronossequência de Floresta Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 21(4): 983-992.
- LIEBSCH, D.; MARQUES, M.C.M.; GOLDENBERG, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features in the secondary succession. **Biological Conservation** 141:1717–1725.
- LISI, C.S.; TOMAZELLO FILHO, M.; BOTOSSO, P.C.; ROIG, F.A.; MARIA, V.R.B.; FEDELE, L.F.; VOIGT, A.R.A. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity and phenology of tree

species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. **IAWA Journal** 29(2): 189-207.

LOBÃO, A.Q.; FERNANDEZ, E.P.; MONTEIRO, N.P. 2013. Myristicaceae. In: MARTINELLI, G. e MORAES, M.A. **Livro vermelho da flora do Brasil**. 1. ed., Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 1100 p.

LORENZI, H. 1992. **Árvores Brasileiras Vol.1**. Ed. Plantarum, Nova Odessa, SP. 368p.

LORENZI, H. 1998. **Árvores Brasileiras Vol.2**. Ed. Plantarum, Nova Odessa, SP. 368p.

MAACK, R. 1981. **Geografia Física do Estado do Paraná**. 2ed. Rio de Janeiro: José Olympio. 450p.

MALHI, Y.; BAKER, T.R.; PHILLIPS, O.L.; ALMEIDAS, S.; ALVAREZ, S.; ARROIO, L.; CHAVE, J.; CZIMCZIK, C.I.; DI FIORI, A.; HIGUCHI, N.; KILLEN, T.J.; LAURANCE, S.G.; LAURANCE, W.F.; LEWIS, S.L.; MONTOYA, L.M.M.; MONTEAGUDO, A.; NEILL, D.A.; VARGAS, P.N.; PATIÑO, S.; PITMAN, N.C.A.; QUESADA, C.A.; SALOMÃO, R.; SILVA, J.N.M.; LEZAMA, A.T.; MARTINEZ, R.V.; TERBORGH, J.; VICENTI, B.; LLOYD, J. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. **Global Change Biology** 10: 563–591

MARQUES, R.; MOTTA, A.C.V. 2006. **Análise química do solo para fins de fertilidade**. In: Lima, M.R. (Org.) Manual de diagnóstico da fertilidade e manejo dos solos agrícolas. Curitiba, Universidade Federal do Paraná, DSEA, p. 81-102.

MARQUES, M.C.M.; SWAINE, M.D.; LIEBSCH, D. 2011. Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. **Biodivers Conserv** 20: 153–168.

MARQUETE, R.; TORRES, R.B.; MEDEIROS, E.S. 2016. Salicaceae in Lista de espécies da Flores do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB14378> [jan/2016]

MARTINS, K.G. 2012. Dinâmica temporal da vegetação e da decomposição da serapilheira em sucessão secundária da Floresta atlântica do sul do Brasil. **Tese de Doutorado**, Depto. de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 110p.

MARTINS, K.G.; MARQUES, M.C.M.; SANTOS, E.; MARQUES, R. 2015. Effects of soil conditions on the diversity of tropical forests across a successional gradiente. **Forest Ecology and Management** 349: 1-11.

MAURI, R.; OLIVEIRA, J.T.S. 2011. Anatomia Comparada de Três Espécies do Gênero *Vochysia*. **Floresta e Ambiente** 18(1):69-79.

MEDEIROS, J.G.S. 2005. Anéis de crescimento de árvores de *Araucaria columnaris* Hook.: caracterização anatômica, densitométrica e aplicação no monitoramento ambiental. **Dissertação de Mestrado**. Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Piracicaba, São Paulo, Brasil. 85p.

METZGER, J.P. 2009. Conservation issues in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation** 142: 1138–1140.

- MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2005. **Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis**. World Resources Institute, v.86: 64p.
- MITTERMEIER, R.A.; MYERS, N.; THOMSEN, J.B.; DA FONSECA, G.A.B.; OLIVIERI, S. 1998. Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. **Conservation Biology** 12(3): 516–520
- MULLER-LANDAU, H.C. 2004. Interspecific and Inter-site Variation in Wood Specific Gravity of Tropical Trees. **Biotropica** 36(1): 20-32
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature** 403: 853-858
- NASCIMENTO, L.M.; SÁAMPAIO, E.V.S.B.; RODAL, M.J.N.; LINS-E-SILVA, A.C.B. 2014. Secondary succession in a fragmented Atlantic Forest landscape: evidence of structural and diversity convergence along a chronosequence. **J For Res** 19(6): 501-513
- NAVARRO, M.; MOYA, R.; CHAZDON, R.; ORTIZ, E.; VILCHEZ, B. 2013. Successional variation in carbon content and wood specific gravity of four tropical tree species. **BOSQUE** 34(1): 33-43
- OLIVEIRA, J.M.; SANTAROSA, E.; PILLAR, V.D.P.; ROIG, F.A. 2004. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. **Trees** 23: 107–115
- OTTERMANN R., HOPP P.W., DOS SANTOS G.P., MEYER S., ROß-NICKOLL M. 2011. Causal relationship between leaf litter beetle communities and regeneration patterns of vegetation in the Atlantic rainforest of Southern Brazil (Mata Atlântica). **Ecological Complexity** 8: 299-309.
- PAROLIN, P. 2000. Growth, productivity and use of trees in white water floodplains. In: JUNK, W.J.; OHLY, J.J.; PIEDEDE, M.T.F.; SOARES, M.G.M. (eds). **The Central Amazon Floodplain: Actual use and options for a sustainable management**. Leiden, The Netherlands. 375-391.
- PAROLIN, P. 2002. Radial gradients in wood specific gravity in trees of Central Amazonian floodplains. **IAWA Journal** 23(4): 449-457.
- PENNINCKX, V.; GLINEUR, S.; GRUBER, W.; HERBAUTS, J; MEERTS, P. 2001. Radial variations in wood mineral element concentrations: a comparison of beech and pedunculate oak from the Belgian Ardennes. **Annals of Forest Science** 53(3): 253-260
- PEREIRA, T.S.; MANTOVANI, W. 2001. Maturação e dispersão de *Miconia cinnamomifolia* (DC.) Naud. Na Reserva Biológica de Poço das Antas, Município de Silva Jardim, RJ, Brasil. **Acta bot. bras.** 15(3): 335-348.
- PLOURDE, B.T.; BOUKILI, V.K.; CHAZDON, R.L. 2015. Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: inter- and intraspecific variation during secondary succession. **Functional Ecology** 29: 111–120
- QUINET, A.; BAITELLO, J.B.; MORAES, P.L.R.; ASSIS, L.; ALVES, F.M. 2013. Lauraceae. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil>>.
- RAVEN, P.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. 2006. **Biologia Vegetal**. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 906p.

- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation** 142: 1141–1153.
- RODERJAN, C. V.; KUNIYOSHI, Y. S.; GALVÃO, F.; HATSCHBACH, G. G. 2002. As Unidades Fitogeográficas do Estado do Paraná. **Ciência & Ambiente** 24: 75-42.
- RODRIGUES, W. 2016. *Myristicaceae*. In: **Flora do Brasil 2020 em construção**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB10198>>.
- ROIG, F.A. 2000. Dendrocronología em los bosques del Neotropico: revisión y prospección futura. In: ROIG, F.A. (ed). Dendrocronología em América Latina. Mendoza. 307-355.
- SALDARRIAGA, J.G.; WEST, D.C.; THRP, M.L.; UHL, C. 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology** 76: 938-958.
- SAMPAIO, D.; COELHO, M.A.N. 2016. Elaeocarpaceae. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil>>.
- SCHONGART, J.; PIEDADE, M.T.F.; WORBES, M. 2000. Successional Differentiation in Structure, Floristic Composition and Wood Increment of Whitewater Floodplain Forests in Central Amazonia. In: Lieberei, R., Bianchi, H-K., Boehm, V., Reisdorff, C., (eds.) 2002: **Neotropical Ecosystems, Proceedings of the German-Brazilian Workshop**, Hamburg. GKSS-Geesthacht, 589-606p.
- SCHONGART, J. 2008. Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. **For. Ecol. Manag.** 256: 46-58.
- SERRAT, B.M.; KRIEGER, K.I.; MOTTA, A.C.V. 2006. Considerações sobre interpretação de análise de solos. Cap. VII. In: LIMA, M.R. (editor). **Diagnóstico e recomendações de manejo do solo: aspectos teóricos e metodológicos**. Curitiba: UFPR/ Setor de C. Agrárias, p.125-142.
- SHIMAMOTO, C.Y.; BOTOSSO, P.C.; MARQUES, M.C.M. 2014. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forest? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management** 329: 1-9
- SHIMAMOTO, C.Y.; BOTOSSO, P.C.; AMANO, E.; MARQUES, M.C.M. 2016. Stem growth rhythms in trees of a tropical rainforest in Southern Brazil. *Trees* 30: 99-111.
- SILVA, J.V. 2010. Padrões de organização e atributos funcionais de plantas em comunidades em estágio inicial e avançado de sucessão em Floresta com Araucária. **Dissertação de Mestrado**, Instituto de Biociências/UFRGS. Porto Alegre, RS, Brasil. 62p.
- SILVA, A.H.; FAVARETTO, N.; CAVALIERI, K.M.V.; DIECKOW, J.; VEZZANI, F.M.; PARRON, L.M.; CHEROBIN, V.F.; MARIOTI, J.; FERRARI NETO, H. 2015. Atributos físicos do solo e escoamento superficial como indicadores de serviços ambientais. In: Parron, L.M. et al. (Org.) *Serviços Ambientais em Sistemas Agrícolas e Florestais do Bioma Mata Atlântica*. EMBRAPA, Brasília, DF. p. 71-83.

- SILVA, R.P.; SANTOS, J.; TRIBUZY, E.S.; CHAMBERS, J.Q.; NAKAMURA, S.; HIGUCHI, N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management** 166: 295–301.
- SILVEIRA, F.M. 2015. Ciclagem de nutrientes em estágios sucessionais da Floresta Ombrófila Densa do Paraná. **Tese de Doutorado**, Depto. de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 142p.
- SISTEMA METEOROLÓGICO DO PARANÁ (SIMEPAR). 2015. **Dados meteorológicos da estação meteorológica de Antonina (25134848)**.
- SLOBODA, B. 2013. Ciclagem de fitomassa e nutrientes em florestas secundárias da Mata Atlântica, Antonina, PR. **Dissertação de Mestrado**, Depto de Solos e Eng. Agrícola/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 26p.
- SOCIEDADE DE PESQUISA EM VIDA SELVAGEM E EDUCAÇÃO AMBIENTAL (SPVS). 2013. **Plano de Manejo da Reserva Particular do Patrimônio Natural, Rio Cachoeira e Águas Belas**. 197p.
- SOMMER, G.V.; FERRUCCI, M.S.; ACEVEDO-RODRÍGUEZ. 2016. **Cupania**. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro...
- STEHMANN, J.R.; FORZZA, R.C.; SALINO, A.; SOBRAL, M.; DA COSTA, D.P.; KAMINO, L.H.Y. 2009. **Plantas da Floresta Atlântica**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 516p.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. 1999. A regeneração de uma floresta tropical montana após corte e queima (São Paulo-Brasil). **Rev. Brasil. Biol.**, 59(2): 239-250.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. 2009. **Fisiologia Vegetal**. Artmed, Porto Alegre. 848p.
- TEIXEIRA, L.P. 1983. Some unusual features in the wood of *Sloanea lasiocoma* K. Schum. (Elaeocarpaceae) and *Casearia obliqua* Spreng. (Flacourtiaceae). **IAWA Bulletinns** 4 (4): 213-217.
- TOLEDO, M.; POORTER, L.; PEÑA-CLAROS, M.; ALARCON, A.; BALCÁZAR, J.; LEAÑO, C.; LICONA, J.C.; LLANQUE, O.; VROOMANS, V.; ZUIDEMA, P.; BONGERS, F. 2011. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. **Journal of Ecology** 99: 254–264.
- UHL, C.; BUSCHBACHER, R.; SERRAO, E.A.S. 1988. Abandoned pastured in eastern Amazon. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology** 76: 663-681
- VANHONI, F.; MENDONÇA, F. 2008. O clima do litoral do Estado do Paraná. **Revista Brasileira de Climatologia**.
- VICINI, L.; SOUZA, A.M. 2005. Análise multivariada da teoria à prática. **Monografia de Especialização**. Universidade Federal de Santa Maria, RS, Brasil. 215p.
- VIEIRA, S.; CAMARGO, P.B.; SELHORST, D; DA SILVA, R.; HUTYRA, L.; CHAMBERS, J.Q.; BROWN, I.F.; HIGUCHI, N.; DOS SANTOS, J.; WOFYSY, S.C.; TRUMBORE, S.E.; MARTINELLI, L.A. 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. **Oecologia** 140: 468-479.
- VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; AIDAR, M.P.M.; ARAÚJO, L.S.; BAKER, T.; BATISTA, J.L.F.; CAMPOS, M.C.R.; CAMARGO, P.B.; CHAVE, J.; DELITTI, W.B.; HIGUCHI, N.; HONÓRIO, E.; JOLY, C.A.;

- KELLER, M.; MARTINELLI, L.A.; DE MATTOS, E.A.; METZKER, T.; PHILLIPS, O.; SANTOS, F.A.M.; SHIMABUKURO, M.T.; SILVEIRA, M.; TRUMBORE, S.E. 2008. Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. **Biota Neotrop.** 8(2): 21-29.
- VITOUSEK, P.M. 1984. Litterfall, Nutrient Cycling and Nutrient Limitation in Tropical Forests. **Ecology** 65(1): 285-298
- VITOUSEK, P.M.; SANFORD JR, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 17:137-167.
- WAGNER *et al.* 2016. Climate seasonality limits carbon assimilation and storage in tropical forests. **Biogeosciences** 13(8): 2537-2562.
- WILLIAMSON, G.B.; WIEMANN, M.C. 1989. Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. **For.Sci.** 35(1): 197-210
- WILLIAMSON, G.B.; WIEMANN, M.C. 2010a. Age-Dependent Radial Increases in Wood Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica. **Biotropica** 42(5): 590–597
- WILLIAMSON, G.B.; WIEMANN, M.C. 2010b. Measuring wood specific gravity...correctly. **American Journal of Botany** 97(3): 519–524
- WILLIAMSON, G.B.; WIEMANN, M.C.; EAGHAN, J.P. 2012. Radial wood allocation in *Schizolobium parahyba*. **American Journal of Botany** 99(6): 1010–1019.
- WOICIECHOWSKI, T. 2015. Biogeoquímica de remanescentes secundários da Floresta Atlântica no sul do Brasil. **Tese de Doutorado**. Depto de Eng. Florestal/UFPR. Curitiba, Paraná, Brasil. 178p.
- WORBES, M. 1995. How to measure growth dynamics in tropical trees – a review. **IAWA Journal** 16 (4): 337-351
- WORBES, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology** 87: 391-403.
- WORBES, M. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics - a brief history and an outlook to future challenges. **Dendrochronologia** 20(1-2): 217-231
- WORBES, M.; JUNK, W.J. 1999. How old are tropical trees? The persistence of a myth. **IAWA Journal** 20(3): 255-260.
- WORBES, M.; STASCHEL, R.; ROLOFF, A.; JUNK, W.J. 2003. Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. **Forest Ecology and Management** 173: 105-123
- ZANNE, A.E.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; COOMES, D.A.; ILIC, J.; JANSEN, S.; LEWIS, S.L.; MILLER, R.B.; SWENSON, N.G.; WIEMANN, M.C.; CHAVE, J. 2009. Global wood density database. [<http://hdl.handle.net/10255/dryad.234>]
- ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey. 666p.

APÊNDICE 1 (cap.1) - Atributos físicos dos solos estudados nas parcelas permanentes de 1 hectare (100 x 100 m), sob vegetação de Floresta Ombrófila Densa Submontana, Antonina, Paraná, Brasil.

Horizonte	Profundidade	Areia	Silte	Argila	Classe textural	ds	Pt	Macrop.	Microp.
	m	----- g.kg ⁻¹ -----				g.cm ⁻³	----- cm ³ .cm ⁻³ -----		
FO 6-I (25 anos) - Argissolo amarelo distrófico, álico									
A	0-0,10	366	121	513	Argilosa	0,88	0,71	0,18	0,54
AB	0,10-0,30	347	128	525	Argilosa	1,16	0,58	0,08	0,50
B	0,30-0,75+	259	93	649	Muito argilosa	1,14	0,59	0,06	0,53
FO 6-II (25 anos) – Cambissolo háplico alítico, Ta distrófico									
A	0-0,21	516	144	340	Franco-argiloarenosa	1,08	0,64	0,19	0,45
AB	0,21-0,46	475	175	350	Franco-argiloarenosa	1,25	0,59	0,13	0,46
B	0,46-0,83+	460	287	253	Franco	1,28	0,57	0,05	0,52
ARA 8-I (45-60 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,15	379	142	479	Argilosa	0,85	0,67	0,20	0,47
B1	0,15-0,46	332	111	557	Argilosa	1,28	0,59	0,07	0,53
B2	0,46-0,80+	303	98	599	Argilosa	1,10	0,63	0,10	0,53
ARA 8-II (45-60 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,12	470	115	415	Argiloarenosa	0,92	0,64	0,12	0,52
AB	0,12-0,20	481	93	426	Argiloarenosa	1,28	0,57	0,07	0,50
B	0,20-0,54+	394	119	488	Argilosa	1,31	0,54	0,05	0,49
CO 6-I (45-75 anos) – Gleissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,13	512	150	338	Franco-argiloarenosa	0,92	0,63	0,25	0,38
AB	0,13-0,26	488	163	350	Franco-argiloarenosa	1,35	0,52	0,09	0,43
B1	0,26-0,48	400	125	475	Argilosa	1,40	0,53	0,06	0,46
B2	0,48-0,72+	338	113	550	Argilosa	1,33	0,53	0,05	0,48
CO 6-II (45-75 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,11	463	150	388	Argiloarenosa	1,00	0,61	0,19	0,42
AB	0,11-0,21	488	138	375	Argiloarenosa	1,18	0,61	0,21	0,41
B	0,21-0,70+	338	100	563	Argilosa	1,27	0,55	0,09	0,46
FE 7-I (75 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,11	364	133	504	Argilosa	0,89	0,60	0,11	0,49
AB	0,11-0,22	405	112	484	Argilosa	1,19	0,58	0,11	0,47
B	0,22-0,70+	344	109	547	Argilosa	1,34	0,55	0,10	0,45
FE 7-II (75 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,13	507	143	351	Argiloarenosa	1,05	0,58	0,13	0,45
AB	0,13-0,22	485	129	387	Argiloarenosa	1,30	0,53	0,13	0,40
B	0,22-0,70+	387	113	500	Argilosa	1,41	0,47	0,06	0,41

Horizonte	Profundidade	Areia	Silte	Argila	Classe textural	ds	Pt	Macrop.	Microp.
	m	----- g.kg ⁻¹ -----				g.cm ⁻³	----- cm ³ .cm ⁻³ -----		
CO 11-I (75 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,10	519	126	354	Argiloarenosa	0,97	0,61	0,20	0,41
AB	0,10-0,21	513	122	366	Argiloarenosa	1,26	0,54	0,13	0,41
B1	0,21-0,43	443	89	468	Argilosa	1,32	0,53	0,12	0,41
B2	0,43-68+	423	96	481	Argilosa	1,35	0,53	0,05	0,48
CO 11-II (75 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,13	307	170	523	Argilosa	0,80	0,69	0,16	0,53
AB	0,13-0,27	334	128	538	Argilosa	1,08	0,62	0,12	0,50
B	0,27-0,63	324	121	555	Argilosa	1,18	0,59	0,09	0,49
C	0,63-0,80+	313	121	567	Argilosa	1,24	0,56	0,08	0,48
FE 11-I (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,08	256	139	606	Muito argilosa	0,95	0,65	0,12	0,53
AB	0,08-0,31	283	134	583	Argilosa	1,15	0,62	0,13	0,48
B	0,31-1,10+	189	97	714	Muito argilosa	1,15	0,61	0,09	0,52
FE 11-II (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,07	278	125	598	Argilosa	0,84	0,69	0,20	0,49
AB	0,07-0,61	232	108	660	Muito argilosa	1,05	0,61	0,13	0,49
B	0,61-0,90+	225	106	670	Muito argilosa	1,16	0,61	0,11	0,50
PI 20-I (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,09	477	107	416	Argiloarenosa	1,10	0,61	0,19	0,42
AB	0,09-0,20	477	140	383	Argiloarenosa	1,21	0,54	0,18	0,36
B1	0,20-0,38	430	124	446	Argilosa	1,43	0,53	0,12	0,41
B2	0,38-68+	343	110	548	Argilosa	1,43	0,52	0,10	0,42
PI 20-II (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,08	435	135	430	Argilosa	0,88	0,64	0,18	0,46
AB	0,08-0,24	422	126	452	Argilosa	1,02	0,58	0,15	0,43
B	0,24-0,41	375	135	490	Argilosa	1,20	0,54	0,11	0,43
C	0,41-0,80+	360	114	526	Argilosa	1,22	0,55	0,10	0,45
FE 10-I (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,11	343	129	528	Argilosa	0,76	0,69	0,21	0,48
AB	0,11-0,24	360	109	532	Argilosa	1,09	0,63	0,09	0,54
B	0,24-0,75+	280	98	622	Muito argilosa	1,23	0,59	0,04	0,55
FE 10-II (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,12	462	125	413	Argiloarenosa	0,96	0,63	0,08	0,55
AB	0,12-0,31	448	113	439	Argiloarenosa	1,11	0,58	0,13	0,45
B1	0,31-0,48	388	98	514	Argilosa	1,20	0,59	0,10	0,49
B2	0,48-0,65+	310	97	593	Argilosa	1,17	0,55	0,08	0,46

Horizonte	Profundidade	Areia	Silte	Argila	Classe textural	ds	Pt	Macrop.	Microp.
	m	----- g.kg ⁻¹ -----				g.cm ⁻³	----- cm ³ .cm ⁻³ -----		
FO 10-I (>100 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,06	323	153	524	Argilosa	0,95	0,66	0,10	0,56
AB	0,06-0,25	274	135	590	Argilosa	1,06	0,62	0,08	0,54
B	0,25-0,79+	269	146	585	Argilosa	1,11	0,65	0,12	0,53
FO 10-II (>100 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,12	345	151	504	Argilosa	1,03	0,63	0,10	0,53
AB	0,12-0,40	321	194	485	Argilosa	1,19	0,61	0,11	0,50
B	0,40-0,75+	334	286	381	Franco-argilosa	1,34	0,53	0,10	0,44
RE 11-I (>100 anos) - Argissolo amarelo distrófico, álico									
A	0-0,10	462	118	420	Argiloarenosa	1,02	0,60	0,15	0,45
AB	0,10-0,25	394	77	528	Argilosa	1,20	0,55	0,09	0,46
B1	0,25-0,67	336	63	601	Muito argilosa	1,22	0,58	0,07	0,50
B2	0,67-0,80+	343	51	607	Muito argilosa	1,27	0,59	0,08	0,52
RE 11-II (>100anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,20	360	144	497	Argilosa	0,78	0,67	0,21	0,46
B	0,20-0,30 (0,60)	351	123	527	Argilosa	1,18	0,59	0,09	0,50
CR	0,30-0,60+	303	134	562	Argilosa	1,23	0,58	0,08	0,50
PI 6-I (> 200 anos) – Cambissolo háplico alítico, Tb distrófico									
A	0-0,08	349	170	481	Argilosa	0,99	0,63	0,19	0,44
AB	0,08-0,21	403	134	463	Argilosa	1,21	0,57	0,13	0,44
B1	0,21-0,34	409	126	465	Argilosa	1,35	0,53	0,10	0,43
B2	0,34-0,55+	296	124	581	Argilosa	1,24	0,57	0,07	0,50
PI 6-II (>200 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,08	327	159	514	Argilosa	0,99	0,66	0,17	0,49
AB	0,08-0,17	269	126	605	Argilosa	1,14	0,62	0,10	0,52
B	0,17-0,55+	176	150	675	Muito argilosa	1,09	0,65	0,06	0,59
PA 8-I (>200 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico									
A	0-0,11	389	143	468	Argilosa	0,80	0,69	0,18	0,51
AB	0,11-0,37	395	126	479	Argilosa	1,06	0,69	0,20	0,49
B	0,37-0,63+	396	109	495	Argilosa	1,10	0,61	0,11	0,50
PA 8-II (>200 anos) - Argissolo amarelo distrófico, álico									
A	0-0,15	391	172	437	Argilosa	0,87	0,66	0,15	0,52
AB	0,15-0,41	293	171	537	Argilosa	1,01	0,63	0,10	0,54
B	0,41-0,80+	260	133	606	Muito argilosa	1,17	0,59	0,06	0,53

ds = densidade total do solo; Pt = porosidade total do solo.

Fonte: O autor (2016)

APÊNDICE 2 (cap.1) - Atributos químicos dos solos estudados nas parcelas permanentes de 1 hectare (100 x 100 m), sob vegetação de Floresta Ombrófila Densa Submontana, Antonina, Paraná, Brasil.

Horiz.	Profundid.	pH	pH	Al ³⁺	H ⁺ + Al ³⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	SB	T	V	m	C	N	P	Cu	Fe	Zn	C/N
	m	CaCl ₂	SMP	----- cmol.c.dm ⁻³ -----						----- %-----			ppm	----- mg.kg ⁻¹ -----						
FO 6-I (25 anos) - Argissolo amarelo distrófico, álico																				
A	0-0,10	3,5	4,7	3,1	3,1	0,4	0,4	0,23	0,07	1,09	4,2	26,1	73,9	4,6	0,40	7,3	1,5	226,6	3,2	11,6
AB	0,10-0,30	3,4	4,7	3,7	3,1	0,3	0,2	0,09	0,04	0,63	3,7	17,0	85,4	2,2	0,22	1,5	0,9	205,9	2,0	10,0
B	0,30-0,75+	3,7	5,2	2,6	9,0	0,2	0,1	0,08	0,04	0,42	9,4	4,4	86,2	1,1	0,11	1,5	0,6	117,4	1,6	9,5
FO 6-II (25 anos) – Cambissolo háplico alítico, Ta distrófico																				
A	0-0,21	3,4	5,0	2,8	10,5	0,3	0,4	0,22	0,05	0,97	11,5	8,5	74,3	3,1	0,27	4,4	1,5	208,8	5,2	11,6
AB	0,21-0,46	3,6	5,5	2,6	7,2	0,2	0,1	0,08	0,03	0,42	7,6	5,5	86,1	1,5	0,14	0,7	0,2	235,0	0,9	10,2
B	0,46-0,83+	3,8	5,0	4,0	10,5	0,2	0,1	0,07	0,03	0,40	10,9	3,7	90,9	0,6	0,05	0,7	0,3	162,3	2,0	11,1
ARA 8-I (45-60 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,15	3,4	4,6	4,1	17,2	0,2	0,2	0,13	0,08	0,60	17,8	3,4	87,2	5,1	0,43	6,4	0,8	242,9	4,3	11,9
B1	0,15-0,46	3,7	5,2	3,0	9,0	0,1	0,0	0,04	0,03	0,17	9,2	1,8	94,7	1,2	0,13	1,3	0,5	192,4	0,8	9,4
B2	0,46-0,80+	4,0	5,7	1,5	6,2	0,2	0,1	0,04	0,04	0,38	6,6	5,7	79,9	1,0	0,11	0,1	0,2	80,2	0,9	9,2
ARA 8-II (45-60 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,12	3,5	4,8	2,8	14,4	0,2	0,7	0,20	0,08	1,18	15,6	7,6	70,4	4,6	0,40	8,3	1,6	247,8	4,1	11,3
AB	0,12-0,20	3,5	5,3	2,5	8,4	0,1	0,2	0,07	0,04	0,41	8,8	4,7	85,8	2,1	0,19	2,5	1,1	256,2	3,1	11,0
B	0,20-0,54+	3,7	5,5	2,1	7,2	0,1	0,1	0,05	0,04	0,29	7,5	3,8	88,0	1,2	0,12	1,5	1,1	191,2	1,4	10,5
CO 6-I (45-75 anos) – Gleissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,13	3,3	4,6	4,1	14,1	0,4	0,3	0,13	0,07	0,90	15,0	6,0	82,0	4,7	0,41	8,8	0,6	244,2	1,9	11,3
AB	0,13-0,26	3,7	5,0	3,2	10,5	0,2	0,1	0,06	0,03	0,40	10,9	3,7	88,9	1,1	0,12	0,6	0,1	255,1	0,5	9,6
B1	0,26-0,48	3,7	5,4	2,9	7,8	0,2	0,1	0,06	0,02	0,38	8,2	4,7	88,3	0,8	0,09	2,0	0,3	236,7	0,7	8,5
B2	0,48-0,72+	3,7	5,4	3,0	7,6	0,2	0,1	0,07	0,02	0,39	8,0	4,9	88,5	0,6	0,07	6,0	0,2	190,5	0,3	7,8
CO 6-II (45-75 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,11	3,4	4,6	4,1	14,1	0,3	0,3	0,13	0,06	0,78	14,9	5,3	83,9	3,5	0,30	6,2	0,2	208,1	1,0	11,6
AB	0,11-0,21	3,6	5,0	3,2	10,5	0,2	0,2	0,09	0,03	0,52	11,0	4,8	85,9	2,0	0,18	2,4	0,2	225,6	0,9	11,2
B	0,21-0,70+	3,7	5,4	2,2	7,6	0,2	0,1	0,07	0,03	0,41	8,0	5,1	84,3	1,0	0,10	1,1	0,2	125,1	0,7	10,2

Horiz.	Profundid.	pH	pH	Al ⁺³	H ⁺ + Al ⁺³	Ca ⁺²	Mg ⁺²	K ⁺	Na ⁺	SB	T	V	m	C	N	P	Cu	Fe	Zn	C/N
	m	CaCl ₂	SMP	----- cmol.c.dm ⁻³ -----					----- % -----			ppm	----- mg.kg ⁻¹ -----							
FE 7-I (75 anos) – Cambissolo háptico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,11	3,2	4,5	4,4	15,2	0,5	0,4	0,17	0,06	1,13	16,3	6,9	79,6	4,8	0,42	4,8	0,5	227,1	0,8	11,6
AB	0,11-0,22	3,4	4,8	3,0	12,1	0,4	0,3	0,10	0,03	0,84	12,9	6,5	78,1	2,9	0,27	1,6	0,3	218,0	0,6	10,8
B	0,22-0,70+	3,6	5,5	2,2	7,2	0,2	0,1	0,06	0,02	0,38	7,6	5,1	85,2	1,1	0,11	0,1	0,2	121,8	0,2	10,1
FE 7-II (75 anos) – Cambissolo háptico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,13	3,2	4,7	3,3	3,1	0,4	0,3	0,15	0,07	0,92	4,0	22,8	78,3	4,9	0,42	9,9	0,5	222,7	1,6	11,8
AB	0,13-0,22	3,3	5,0	2,9	10,5	0,3	0,1	0,08	0,03	0,52	11,0	4,7	84,9	2,1	0,20	0,4	0,3	213,2	0,4	10,6
B	0,22-0,70+	3,6	5,6	1,9	6,7	0,3	0,1	0,06	0,02	0,47	7,2	6,6	80,0	1,1	0,11	0,1	0,3	131,9	0,4	9,9
CO 11-I (75 anos) – Cambissolo háptico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,10	3,5	4,9	2,8	11,3	0,4	0,4	0,13	0,05	0,98	12,3	8,0	74,0	4,3	0,41	7,7	0,5	203,0	3,0	10,4
AB	0,10-0,21	3,6	5,2	2,5	9,0	0,3	0,2	0,09	0,03	0,62	9,6	6,5	80,0	2,3	0,25	4,4	0,1	210,8	0,6	9,4
B1	0,21-0,43	3,7	5,5	2,2	7,2	0,3	0,1	0,05	0,02	0,47	7,7	6,2	82,3	1,0	0,11	82,5	0,0	161,7	0,3	9,7
B2	0,43-68+	3,8	5,7	2,0	6,2	0,2	0,1	0,06	0,02	0,38	6,6	5,7	84,1	0,8	0,08	0,6	0,1	99,7	0,2	9,8
CO 11-II (75 anos) – Cambissolo háptico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,13	3,8	4,8	3,3	14,4	0,5	0,5	0,16	0,06	1,22	15,6	7,8	73,0	6,2	0,47	11,8	0,6	195,5	2,0	13,1
AB	0,13-0,27	3,6	4,9	3,5	11,3	0,3	0,2	0,11	0,04	0,65	12,0	5,4	84,3	1,9	0,18	3,1	0,2	247,4	1,4	10,7
B	0,27-0,63	3,7	5,4	2,5	7,8	0,2	0,1	0,06	0,03	0,39	8,2	4,8	86,5	1,1	0,11	0,2	0,2	231,2	0,4	9,8
C	0,63-0,80+	3,7	5,5	2,2	7,2	0,3	0,1	0,07	0,03	0,50	7,7	6,5	81,5	0,7	0,07	0,6	0,3	109,2	0,9	9,8
FE 11-I (90 anos) – Cambissolo háptico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,08	3,4	4,5	3,1	18,8	0,4	0,3	0,18	0,05	0,93	19,7	4,7	76,9	4,7	0,41	2,9	1,0	151,5	1,3	11,5
AB	0,08-0,31	3,4	5,0	2,3	10,5	0,3	0,2	0,12	0,03	0,65	11,1	5,8	78,1	3,5	0,31	1,6	0,9	122,5	1,4	11,1
B	0,31-1,10+	4,1	6,0	0,6	5,0	0,3	0,1	0,06	0,03	0,49	5,5	9,0	55,0	0,8	0,09	3,7	1,4	90,6	2,1	9,5
FE 11-II (90 anos) – Cambissolo háptico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,07	3,7	4,9	1,5	3,2	0,7	0,7	0,23	0,07	1,70	4,9	34,7	46,9	4,8	0,46	3,5	0,8	58,1	0,5	10,5
AB	0,07-0,61	4,0	5,5	0,8	7,2	0,3	0,1	0,06	0,03	0,49	7,7	6,4	61,9	1,2	0,13	2,4	1,5	63,6	0,3	9,1
B	0,61-0,90+	4,1	5,7	0,6	6,2	0,3	0,1	0,07	0,03	0,50	6,7	7,4	54,8	0,8	0,09	1,6	1,6	52,4	0,3	8,8

Horiz.	Profundid.	pH	pH	Al ⁺³	H ⁺ + Al ⁺³	Ca ⁺²	Mg ⁺²	K ⁺	Na ⁺	SB	T	V	m	C	N	P	Cu	Fe	Zn	C/N
	m	CaCl ₂	SMP	----- cmol.c.dm ⁻³ -----							----- % -----			ppm	----- mg.kg ⁻¹ -----					
PI 20-I (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,09	3,3	4,9	4,1	11,3	0,5	0,6	0,15	0,07	1,32	12,6	10,5	75,6	3,8	0,37	9,0	0,6	236,4	4,0	10,2
AB	0,09-0,20	3,3	5,1	2,6	9,7	0,3	0,3	0,12	0,04	0,76	10,5	7,3	77,3	2,7	0,28	3,3	0,7	228,6	2,2	9,5
B1	0,20-0,38	3,5	5,4	2,4	7,8	0,2	0,2	0,07	0,03	0,51	8,3	6,1	82,6	1,1	0,12	12,0	0,3	215,3	0,9	9,2
B2	0,38-68+	3,7	5,8	1,9	5,8	0,2	0,1	0,06	0,02	0,38	6,2	6,2	83,3	0,7	0,08	0,1	0,3	110,8	0,3	9,6
PI 20-II (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,08	3,5	5,0	2,4	10,5	1,0	1,3	0,24	0,06	2,60	13,1	19,8	48,0	5,6	0,54	10,6	1,4	190,4	3,0	10,5
AB	0,08-0,24	3,4	4,9	3,2	11,3	0,3	0,2	0,09	0,04	0,63	11,9	5,3	83,5	3,3	0,34	15,1	1,1	206,5	1,2	9,5
B	0,24-0,41	3,5	4,9	2,8	11,3	0,2	0,1	0,08	0,03	0,40	11,7	3,4	87,4	1,5	0,16	2,5	0,8	180,1	0,9	9,3
C	0,41-0,80+	3,9	5,6	1,3	6,7	0,2	0,1	0,06	0,02	0,38	7,1	5,4	77,2	0,7	0,08	2,5	0,5	155,3	2,2	8,5
FE 10-I (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,11	3,5	4,7	3,6	15,8	0,4	0,4	0,19	0,06	1,05	16,9	6,2	77,4	5,3	0,46	6,0	1,0	178,3	1,8	11,5
AB	0,11-0,24	3,4	5,0	2,6	10,5	0,3	0,1	0,09	0,03	0,53	11,0	4,8	83,1	2,2	0,23	11,8	0,6	218,2	0,6	9,7
B	0,24-0,75+	3,7	5,5	2,2	7,2	0,3	0,1	0,08	0,03	0,50	7,7	6,5	81,4	0,9	0,10	0,1	0,5	89,1	0,1	8,7
FE 10-II (90 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,12	3,5	4,9	2,7	11,3	0,4	0,4	0,18	0,07	1,05	12,4	8,5	71,9	4,4	0,41	3,5	0,5	158,5	2,4	10,8
AB	0,12-0,31	3,6	5,1	2,5	9,7	0,3	0,2	0,13	0,06	0,69	10,4	6,6	78,4	3,2	0,29	1,6	0,5	176,5	0,9	11,1
B1	0,31-0,48	3,8	5,4	2,6	7,8	0,3	0,2	0,08	0,04	0,63	8,4	7,5	80,5	1,8	0,17	0,1	0,2	192,9	0,3	10,6
B2	0,48-0,65+	3,7	5,2	2,0	9,0	0,3	0,2	0,09	0,04	0,63	9,6	6,5	76,0	1,4	0,15	0,1	0,2	128,6	0,2	9,9
FO 10-I (>100 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,06	3,9	5,0	2,9	10,5	0,2	0,2	0,13	0,06	0,59	11,1	5,4	83,0	2,9	0,29	9,9	1,8	183,1	1,9	10,1
AB	0,06-0,25	3,9	5,2	2,7	9,0	0,2	0,1	0,05	0,04	0,39	9,4	4,2	87,3	1,3	0,14	6,9	1,3	149,7	1,1	9,3
B	0,25-0,79+	4,0	5,3	2,2	8,4	0,1	0,1	0,10	0,06	0,36	8,8	4,1	86,1	1,2	0,13	7,3	1,5	122,8	0,8	9,1
FO 10-II (>100 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,12	4,1	5,2	1,3	10,2	1,8	0,8	0,14	0,06	2,80	13,0	21,6	31,7	3,5	0,37	7,7	0,4	154,3	3,8	9,4
AB	0,12-0,40	3,9	5,3	2,2	8,4	0,3	0,2	0,06	0,04	0,60	9,0	6,7	78,6	1,4	0,14	1,3	0,2	167,4	2,9	10,1
B	0,40-0,75+	4,0	5,7	2,1	6,2	0,1	0,1	0,05	0,04	0,29	6,5	4,5	87,9	0,7	0,06	1,6	0,2	83,7	0,6	10,8

Horiz.	Profundid.	pH	pH	Al ⁺³	H ⁺ + Al ⁺³	Ca ⁺²	Mg ⁺²	K ⁺	Na ⁺	SB	T	V	m	C	N	P	Cu	Fe	Zn	C/N
	m	CaCl ₂	SMP	----- cmol.c.dm ⁻³ -----						----- % -----			ppm	----- mg.kg ⁻¹ -----						
RE 11-I (>100 anos) - Argissolo amarelo distrófico, álico																				
A	0-0,10	3,5	4,8	3,3	12,1	0,2	0,4	0,15	0,08	0,83	12,9	6,4	79,9	4,2	0,38	5,2	0,6	188,0	1,4	11,2
AB	0,10-0,25	3,8	5,6	1,9	6,7	0,1	0,2	0,04	0,03	0,37	7,1	5,3	83,6	1,6	0,15	0,1	0,1	130,9	0,5	10,3
B1	0,25-0,67	3,9	5,6	2,2	6,7	0,2	0,2	0,10	0,07	0,57	7,3	7,9	79,4	0,9	0,09	0,4	0,4	97,4	0,8	10,0
B2	0,67-0,80+	4,0	5,8	1,9	5,8	0,2	0,1	0,08	0,09	0,47	6,3	7,4	80,3	0,7	0,07	0,1	0,5	105,8	1,0	9,6
RE 11-II (>100anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,20	3,7	4,7	3,0	15,8	0,7	0,6	0,17	0,10	1,57	17,4	9,0	65,7	3,2	0,31	7,5	0,8	190,2	2,1	10,3
B	0,20-0,30 (0,60)	3,7	5,3	2,6	8,4	0,6	0,2	0,11	0,08	0,99	9,4	10,5	72,4	1,4	0,14	0,4	1,4	37,3	10,5	10,2
CR	0,30-0,60+	3,9	5,4	1,8	7,8	0,5	0,2	0,09	0,08	0,87	8,7	10,0	67,5	1,1	0,11	1,5	0,4	215,2	0,8	9,9
PI 6-I (> 200 anos) – Cambissolo háplico alítico, Tb distrófico																				
A	0-0,08	3,6	4,6	4,0	17,2	0,6	1,1	0,18	0,14	2,03	19,2	10,5	66,4	4,8	0,47	17,3	1,4	242,0	4,3	10,1
AB	0,08-0,21	3,6	4,7	4,5	13,1	0,1	0,3	0,09	0,11	0,60	13,7	4,4	88,2	2,1	0,23	6,9	0,9	263,7	2,2	9,1
B1	0,21-0,34	3,6	4,7	4,6	13,1	0,1	0,2	0,05	0,08	0,42	13,5	3,1	91,6	1,3	0,16	4,0	0,6	224,2	4,8	8,0
B2	0,34-0,55+	3,6	4,7	4,2	13,1	0,1	0,2	0,04	0,07	0,41	13,5	3,0	91,1	1,1	0,12	1,8	0,9	159,1	9,4	8,6
PI 6-II (>200 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,08	3,4	4,5	4,9	15,2	0,1	0,4	0,14	0,10	0,74	15,9	4,6	86,9	3,2	0,31	10,8	3,6	265,3	12,8	10,5
AB	0,08-0,17	3,6	4,7	4,2	13,1	0,1	0,2	0,06	0,07	0,43	13,5	3,2	90,7	1,7	0,19	9,7	3,5	237,7	10,3	9,1
B	0,17-0,55+	3,9	5,1	2,9	9,7	0,1	0,1	0,04	0,06	0,30	10,0	3,0	90,7	1,0	0,13	6,6	3,5	213,4	1,0	7,6
PA 8-I (>200 anos) – Cambissolo háplico Tb distrófico, álico																				
A	0-0,11	3,7	4,5	4,4	15,2	0,5	0,5	0,23	0,13	1,35	16,6	8,2	76,5	4,7	0,45	12,5	0,6	275,3	2,2	10,5
AB	0,11-0,37	3,9	5,0	2,8	10,5	0,2	0,2	0,10	0,08	0,58	11,1	5,2	82,7	2,9	0,28	5,2	1,4	234,4	13,7	10,2
B	0,37-0,63+	4,0	5,3	2,4	8,4	0,2	0,3	0,07	0,07	0,59	9,0	6,6	80,3	1,2	0,13	3,5	0,6	235,1	3,3	9,1
PA 8-II (>200 anos) - Argissolo amarelo distrófico, álico																				
A	0-0,15	3,7	4,9	3,3	11,3	0,2	0,5	0,16	0,09	0,94	12,2	7,7	77,8	3,0	0,28	6,9	0,6	230,5	2,1	10,6
AB	0,15-0,41	4,0	5,2	2,6	9,0	0,1	0,2	0,06	0,07	0,43	9,4	4,5	85,8	1,8	0,19	2,9	0,3	262,6	1,9	9,5
B	0,41-0,80+	3,9	5,5	2,4	7,2	0,1	0,2	0,04	0,06	0,40	7,6	5,2	85,8	1,0	0,11	11,1	1,0	185,2	11,6	9,4

APÊNDICE 3 (cap. 1) - Classificação dos anéis de crescimento das espécies potenciais para trabalhar com dendrocronologia na RN Guaricica, Antonina, Paraná.

Espécie	Nome-vulgar	Anéis distintos
<i>Sloanea guianensis</i>	Imbiuva	* *
<i>Casearia obliqua</i>	Guaçatunga-vermelha	*
<i>Jacaranda puberula</i>	Carova	* *
<i>Vochysia bifalcata</i>	Guaricica	*
<i>Virola bicuhyba</i>	Bocuva	*
<i>Matayba guianensis</i>	Miguel-pintado	* *
<i>Cupania oblongifolia</i>	Cuvatã	*
<i>Pera glabrata</i>	Tabocuva	* *
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	Copada	*
<i>Ilex sp.</i>	Caúna	*
<i>Pouteria venosa</i>	Guapeva	*
<i>Ocotea catharinensis</i>	Canela-preta	* *
<i>Cedrela fissilis</i>	Cedro	* * *
<i>Centrolobium sp.</i>	Araribá	* * *
<i>Senna multijuga</i>	Aleluia	* *
<i>Tabebuia serratifolia</i>	Ipê	* * *
<i>Eugenia multicostata</i>	Alasão	* *
<i>Pterocarpus violaceus</i>	Sangueiro	* *
Espécie	Nome-vulgar	Anéis pouco distintos
<i>Psychotria nuda</i>	Flor-de-cera	*
<i>Alchornea glandulosa</i>	Tapiá	*
<i>Actinostemon concolor</i>	Coração-de-negro	*
<i>Nectandra membranacea</i>	Canela-amarela	*
<i>Miconia cinerascens</i>	Pixirica	*
<i>Symplocos laxiflora</i>	Vanvu	*
Espécie	Nome-vulgar	Anéis indistintos
<i>Myrsine sp.</i>	Tapororoca	* *

* pouco, * * médio, * * * muito

APÊNDICE 4 (cap.2) – Classes diamétricas definidas para as 11 espécies arbóreas da Floresta Atlântica/PR.

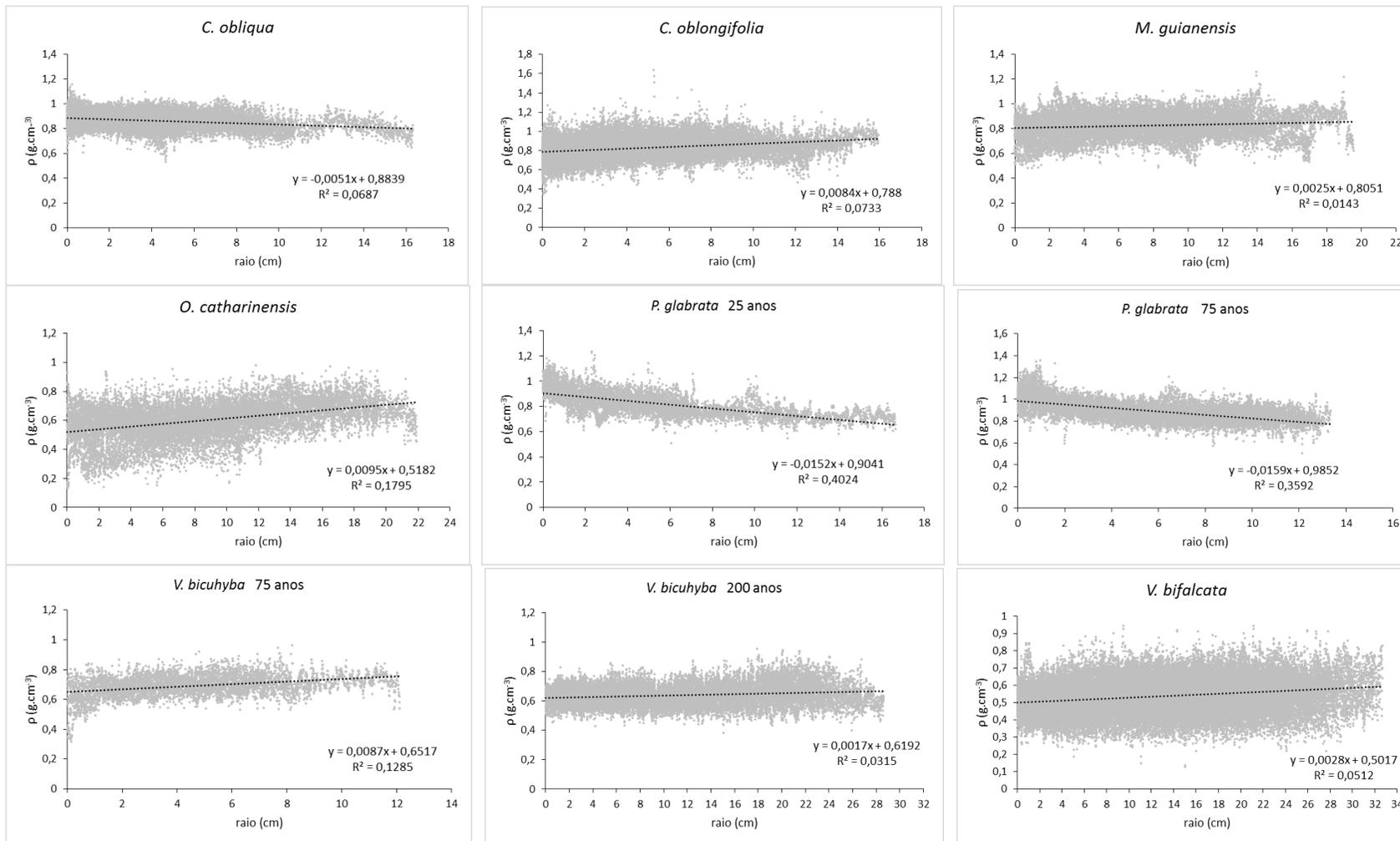
Espécies	Classe DAP	Amplitude diamétrica (cm)
<i>Alchornea glandulosa</i>	1	<25
	2	>25
<i>Alchornea triplinervia</i>	1	<15
	2	15-25
	3	>25
<i>Casearia obliqua</i>	1	<10
	2	10-15
	3	>15
<i>Cupania oblongifolia</i>	1	<15
	2	15-21
	3	>22
<i>Matayba guianensis</i>	1	<15
	2	15-30
	3	>30
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	1	<10
	2	>10
<i>Ocotea catharinensis</i>	1	<15
	2	15-30
	3	>35
<i>Pera glabrata</i>	1	<15
	2	15-25
	3	>25
<i>Sloanea guianensis</i>	1	<15
	2	15-25
	3	25-40
	4	>40
<i>Virola bicuhyba</i>	1	<15
	2	15-25
	3	30-40
	4	>40
<i>Vochysia bifalcata</i>	1	<25
	2	25-40
	3	40-60
	4	>60

APÊNDICE 5 (cap.2) - Resultado da ANOVA de medidas repetidas sobre os efeitos do estágio sucessional, classe de DAP e o tempo (24 meses, período de janeiro/2013 a dezembro/2014), e suas interações, sobre o crescimento acumulado em circunferência, observado em onze espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná.

Fonte de variação	SQ (tipo III)	gl	QM	F	p
<i>A. glandulosa</i>					
Estágio sucessional	912,31	1	912,31	1,300	0,2836
DAP (estag.sucess.)	618,34	2	309,17	0,441	0,6568
Erro	6314,49	9	701,61		
Tempo (24 meses)	2962,82	23	128,82	8,725	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	548,58	23	23,85	1,616	0,0426
Tempo x DAP (estag.sucess.)	640,10	46	13,92	0,943	0,5814
Erro	3056,16	207	14,76		
<i>A. triplinervia</i>					
Estágio sucessional	10255,29	2	5127,65	1,366	0,2804
DAP (estag.sucess.)	17980,44	5	3596,09	0,958	0,4688
Erro	67573,81	18	3754,10		
Tempo (24 meses)	16311,82	23	709,21	24,347	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	3256,19	46	70,79	2,430	<0,0001
Tempo x DAP (estag.sucess.)	2798,15	115	24,33	0,835	0,8764
Erro	12059,26	414	29,13		
<i>C. obliqua</i>					
Estágio sucessional	712,31	3	237,44	0,646	0,5894
DAP (estag.sucess.)	6137,16	5	1227,43	3,342	0,0121
Erro	16160,34	44	367,28		
Tempo (24 meses)	4122,20	23	179,23	64,219	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	256,92	69	3,72	1,334	0,0393
Tempo x DAP (estag.sucess.)	943,48	115	8,20	2,940	<0,0001
Erro	2824,34	1012	2,79		
<i>C. oblongifolia</i>					
Estágio sucessional	338,89	2	169,44	0,138	0,8719
DAP (estag.sucess.)	3313,63	5	662,73	0,538	0,7461
Erro	43111,04	35	1231,74		
Tempo (24 meses)	20210,83	23	878,73	54,943	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	236,63	46	5,14	0,322	1,0000
Tempo x DAP (estag.sucess.)	1312,13	115	11,41	0,713	0,9881
Erro	12874,73	805	15,99		
<i>M. guianensis</i>					
Estágio sucessional	2561,67	2	1280,83	0,900	0,4208
DAP (estag.sucess.)	16286,05	5	3257,21	2,290	0,0808
Erro	31292,64	22	1422,39		
Tempo (24 meses)	12778,70	23	555,60	30,904	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	616,81	46	13,41	0,746	0,8907
Tempo x DAP (estag.sucess.)	3249,91	115	28,26	1,572	0,0005
Erro	9097,02	506	17,98		

<i>M. cinnamomifolia</i>					
DAP	9994,28	1	9994,28	2,727	0,1373
Erro	29320,50	8	3665,06		
Tempo (24 meses)	23081,72	23	1003,55	16,256	<0,0001
Tempo x DAP	6478,03	23	281,65	4,562	<0,0001
Erro	11359,21	184	61,73		
<i>O. catharinensis</i>					
DAP	7961,73	2	3980,87	10,031	0,0122
Erro	2381,13	6	396,86		
Tempo (24 meses)	6091,17	23	264,83	32,981	<0,0001
Tempo x DAP	1446,38	46	31,44	3,916	<0,0001
Erro	1108,12	138	8,03		
<i>P. glabrata</i>					
Estágio sucessional	15775,19	3	5258,40	4,134	0,0138
DAP (estag.sucess.)	7723,76	6	1287,29	1,012	0,4350
Erro	40703,82	32	1271,99		
Tempo (24 meses)	20567,39	23	894,23	54,616	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	5331,00	69	77,26	4,719	<0,0001
Tempo x DAP (estag.sucess.)	1702,46	138	12,34	0,753	0,9802
Erro	12050,71	736	16,37		
<i>S. guianensis</i>					
Estágio sucessional	4654,2	4	1163,6	1,032	0,3962
DAP (estag.sucess.)	26647,5	10	2664,7	2,364	0,0171
Erro	85662,0	76	1127,1		
Tempo (24 meses)	40188,1	23	1747,3	150,155	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	1107,5	92	12,0	1,034	0,3935
Tempo x DAP (estag.sucess.)	4753,1	230	20,7	1,776	<0,0001
Erro	20341,0	1748	11,6		
<i>V. bicuhyba</i>					
Estágio sucessional	2715,1	3	905,0	0,712	0,5505
DAP (estag.sucess.)	46882,9	9	5209,2	4,101	0,0009
Erro	49542,3	39	1270,3		
Tempo (24 meses)	27946,4	23	1215,1	77,543	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	886,9	69	12,9	0,820	0,8505
Tempo x DAP (estag.sucess.)	11075,5	207	53,5	3,415	<0,0001
Erro	14055,6	897	15,7		
<i>V. bifalcata</i>					
Estágio sucessional	21134	2	10567	1,604	0,2132
DAP (estag.sucess.)	184200	8	23025	3,494	0,0035
Erro	276745	42	6589		
Tempo (24 meses)	226901	23	9865	134,418	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	3030	46	66	0,897	0,6676
Tempo x DAP (estag.sucess.)	27852	184	151	2,062	<0,0001
Erro	70897	966	73		

APÊNDICE 6 (cap.2) - Perfis densitométricos da seção radial da madeira do fuste (sentido medula-casca), pela análise de raio X, de espécies da Floresta Atlântica, Paraná, Brasil; evidenciando variação (crescente ou decrescente) da densidade aparente ao longo do raio.

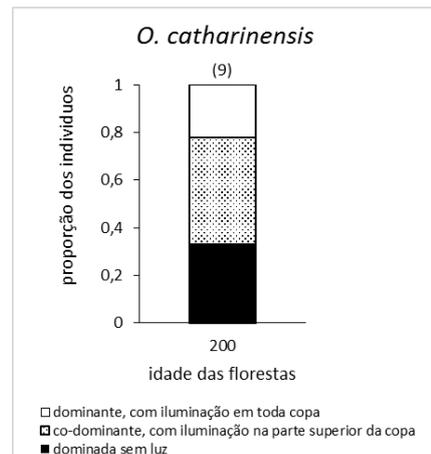
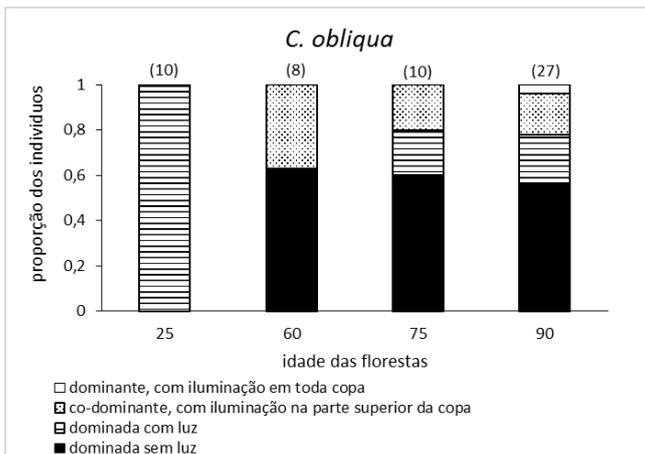
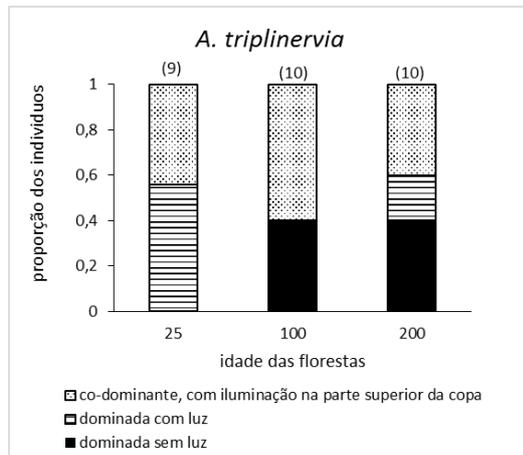
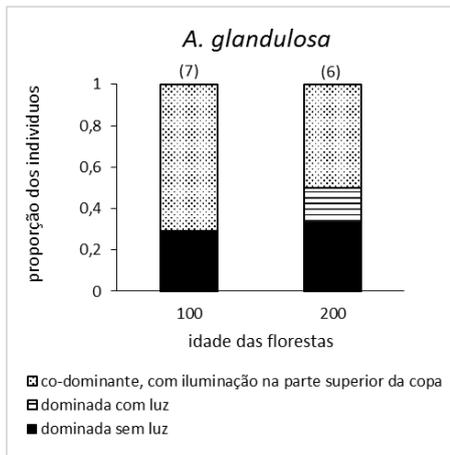
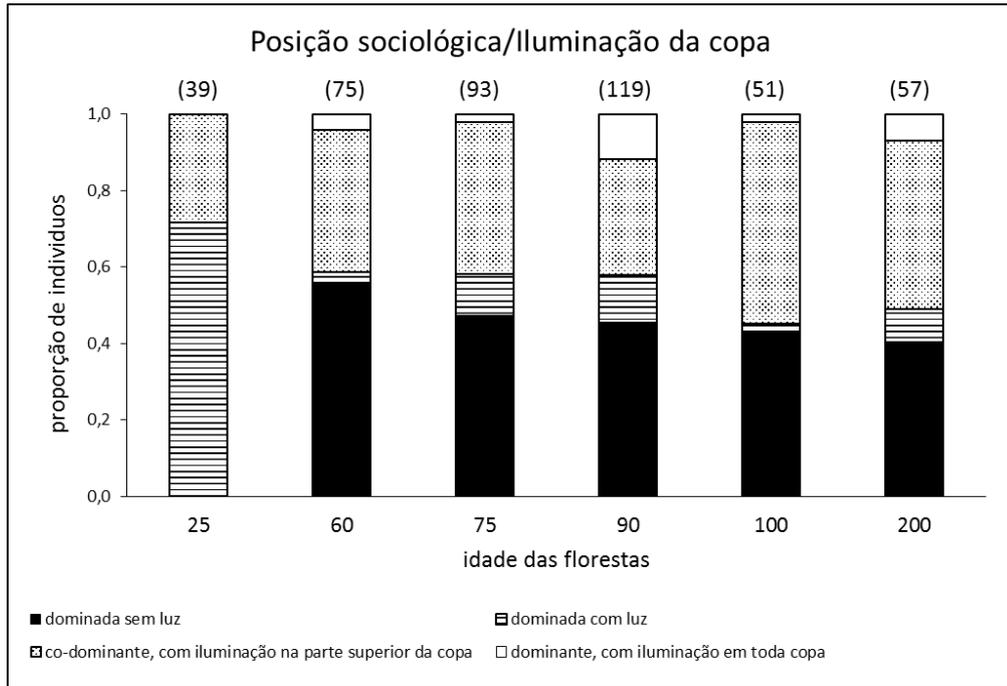


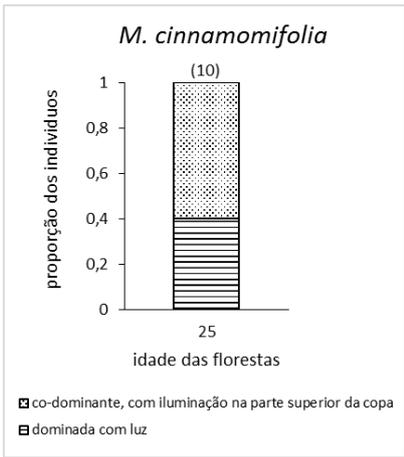
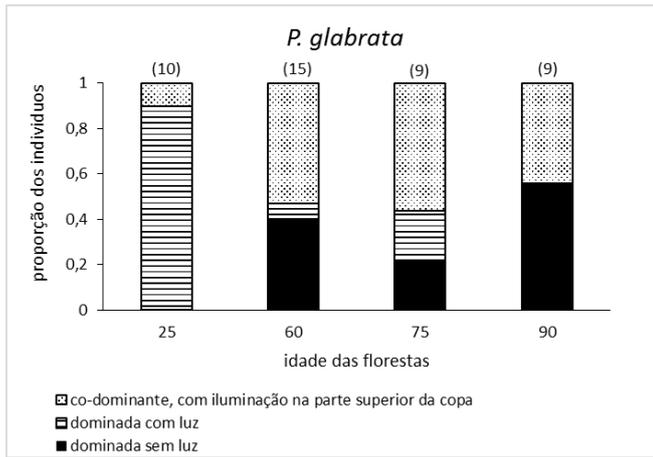
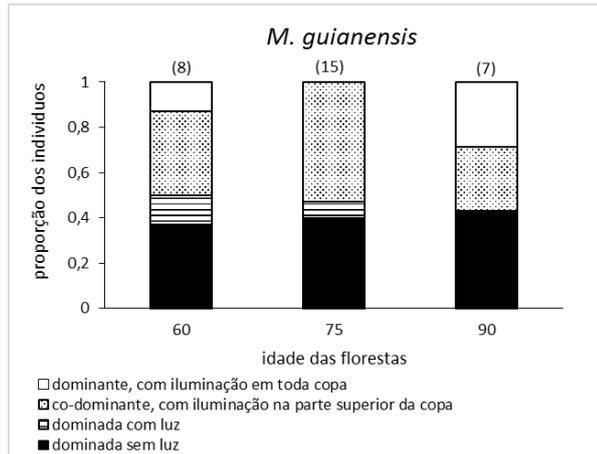
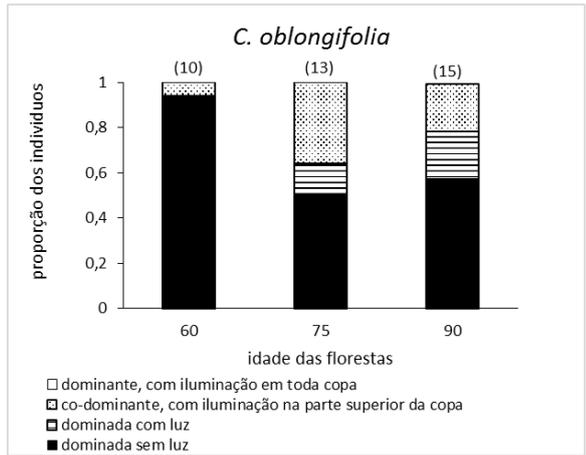
APÊNDICE 7 (cap.2) - Resultado da ANOVA de medidas repetidas sobre os efeitos do estágio sucessional, classe de DAP e o tempo (4 anos, período de 2011-2014), e suas interações, sobre a produção de biomassa acumulada, observada em onze espécies arbóreas da Floresta Atlântica, no Estado do Paraná.

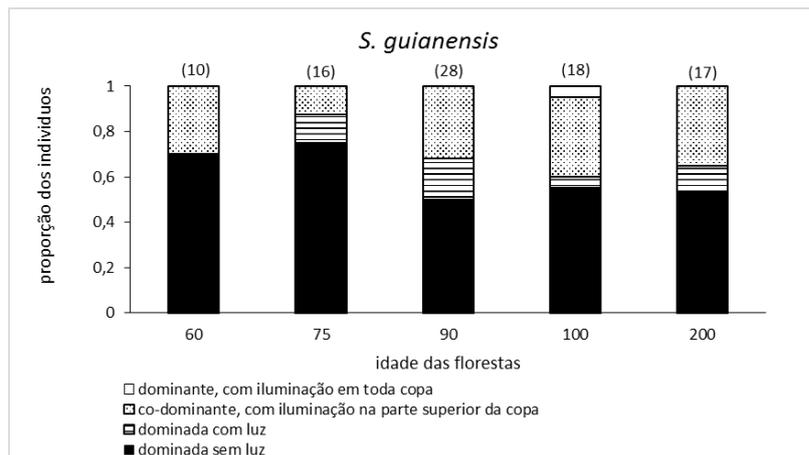
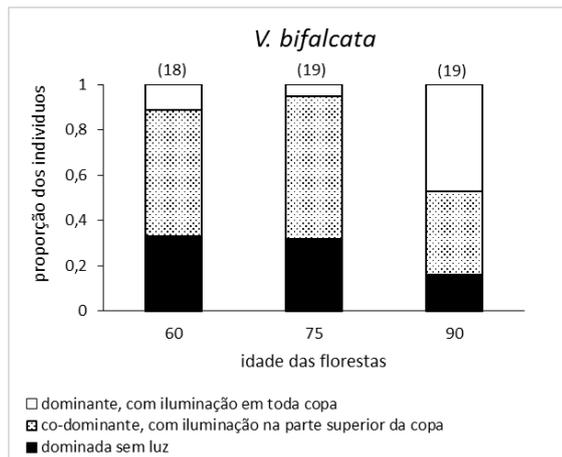
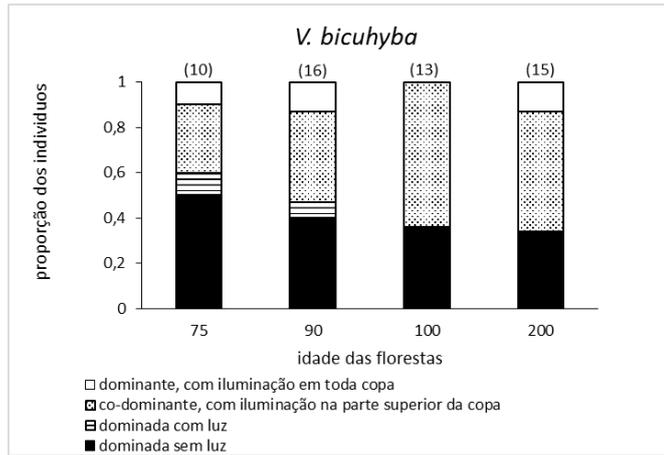
Fonte de variação	SQ (tipo III)	gl	QM	F	p
<i>A. glandulosa</i>					
Estágio sucessional	4,00	1	4,00	0,0207	0,8888
DAP (estag.sucess.)	238,20	2	119,10	0,6163	0,5612
Erro	1739,16	9	193,24		
Tempo (4 anos)	553,67	3	184,56	15,0808	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	31,36	3	10,45	0,8541	0,4767
Tempo x DAP (estag.sucess.)	32,40	6	5,40	0,4413	0,8446
Erro	330,42	27	12,24		
<i>A. triplinervia</i>					
Estágio sucessional	656,84	2	328,42	0,1603	0,8529
DAP (estag.sucess.)	20864,42	5	4172,88	2,0368	0,1147
Erro	43023,31	21	2048,73		
Tempo (4 anos)	5276,29	3	1758,76	13,8400	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	127,26	6	21,21	0,1669	0,9847
Tempo x DAP (estag.sucess.)	4131,49	15	275,43	2,1674	0,0172
Erro	8005,93	63	127,08		
<i>C. obliqua (raiz)</i>					
Estágio sucessional	7,4423	3	2,4808	0,9881	0,4067
DAP (estag.sucess.)	78,4718	5	15,6944	6,2511	0,0002
Erro	115,4902	46	2,5107		
Tempo (4 anos)	36,3768	3	12,1256	144,5142	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	4,8102	9	0,5345	6,3699	<0,0001
Tempo x DAP (estag.sucess.)	9,7400	15	0,6493	7,7389	<0,0001
Erro	11,5790	138	0,0839		
<i>C. oblongifolia</i>					
Estágio sucessional	173,68	2	86,84	0,2943	0,7468
DAP (estag.sucess.)	7939,37	5	1587,87	5,3817	0,0009
Erro	10621,79	36	295,05		
Tempo (4 anos)	5977,09	3	1992,36	52,0497	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	150,32	6	25,05	0,6545	0,6864
Tempo x DAP (estag.sucess.)	3023,90	15	201,59	5,2666	<0,0001
Erro	4134,04	108	38,28		
<i>M. guianensis</i>					
Estágio sucessional	7403,53	2	3701,77	1,4533	0,2554
DAP (estag.sucess.)	74637,04	5	14927,41	5,8606	0,0014
Erro	56035,93	22	2547,09		
Tempo (4 anos)	18293,34	3	6097,78	29,6462	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	1640,77	6	273,46	1,3295	0,2567
Tempo x DAP (estag.sucess.)	17207,26	15	1147,15	5,5772	<0,0001
Erro	13575,21	66	205,68		

<i>M. cinnamomifolia</i>					
DAP	2130,03	1	2130,03	5,8158	0,0424
Erro	2929,98	8	366,25		
Tempo (4 anos)	1566,94	3	522,31	13,9402	<0,0001
Tempo x DAP	645,24	3	215,08	5,7403	0,0042
Erro	899,24	24	37,47		
<i>O. catharinensis (raiz)</i>					
DAP	382,51	2	191,25	11,2537	0,0093
Erro	101,97	6	16,99		
Tempo (4 anos)	45,30	3	15,10	23,1897	<0,0001
Tempo x DAP	13,00	6	2,17	3,3261	0,0220
Erro	11,72	18	0,65		
<i>P. glabrata</i>					
Estágio sucessional	264,84	3	88,28	0,6297	0,6010
DAP (estag.sucess.)	5675,53	6	945,92	6,7472	0,0001
Erro	4626,45	33	140,20		
Tempo (4 anos)	3801,64	3	1267,21	112,6559	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	118,55	9	13,17	1,1710	0,3219
Tempo x DAP (estag.sucess.)	1462,34	18	81,24	7,2224	<0,0001
Erro	1113,60	99	11,25		
<i>S. guianensis</i>					
Estágio sucessional	8381,37	4	2095,34	3,3910	0,0133
DAP (estag.sucess.)	49923,90	10	4992,39	8,0794	<0,0001
Erro	45725,97	74	617,92		
Tempo (4 anos)	25125,56	3	8375,19	164,5776	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	2207,55	12	183,96	3,6150	0,0001
Tempo x DAP (estag.sucess.)	11767,21	30	392,24	7,7078	<0,0001
Erro	11297,36	222	50,89		
<i>V. bicuhyba</i>					
Estágio sucessional	47913,93	3	15971,31	6,9827	0,0007
DAP (estag.sucess.)	206981,20	9	22997,91	10,0548	<0,0001
Erro	93777,57	41	2287,26		
Tempo (4 anos)	36853,89	3	12284,63	79,5007	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	10877,82	9	1208,65	7,8218	<0,0001
Tempo x DAP (estag.sucess.)	42393,19	27	1570,12	10,1611	<0,0001
Erro	19006,24	123	154,52		
<i>V. bifalcata</i>					
Estágio sucessional	45446	2	22723	1,2364	0,3001
DAP (estag.sucess.)	1073616	8	134202	7,3022	<0,0001
Erro	827021	45	18378		
Tempo (4 anos)	423577	3	141192	94,4212	<0,0001
Tempo x estag.sucessional	10804	6	1801	1,2042	0,3079
Tempo x DAP (estag.sucess.)	251690	24	10487	7,0131	<0,0001
Erro	201872	135	1495		

APÊNDICE 8 (cap.2) – Posição sociológica dos indivíduos monitorados por cintas dendrométricas, no período de 2012 a 2014, na Floresta Atlântica do sul do Brasil.







APÊNDICE 9 (cap.2) - Correlação Pearson entre o incremento diamétrico (ID) e os atributos das árvores; DAP= diâmetro a altura do peito; P.S.= posição sociológica.

<i>N</i>	A_gla (13)	A_tri (29)	Ca_obl (55)	Cu_obl (44)	M_gui (30)	M_cin (10)	O_cat (9)	P_gla (43)	S_gui (91)	V_bic (54)	V_vif (56)
I.D. x altura	-	-	0,29	0,37	-	-	0,80	-	0,43	-	0,48
I.D. x classe DAP	-	-	0,37	0,29	-	-	0,80	-	-	0,55	0,43
I.D. x DAP	-	0,47	0,42	0,40	-	-	0,93	-	0,24	0,56	0,37
I.D. x P.S.	-	0,51	0,44	0,56	-	-	0,79	0,29	0,40	0,42	0,47
I.D. x idade floresta	-	-	-	-	-	-	-	-0,52	-	-	-
P.S. x altura	0,72	0,53	0,51	0,60	0,63	0,78	0,94	0,66	0,57	0,80	0,76
P.S. x classe DAP	-	0,57	0,48	0,46	0,57	0,82	0,93	0,42	0,48	0,73	0,62
P.S. x DAP	-	0,58	0,56	0,59	0,63	0,74	0,87	0,60	0,48	0,76	0,70
P.S. x idade floresta	-	-	-	-	-	-	-	0,32	-	-	0,27
Classe DAP x altura	-	0,58	0,69	0,58	0,61	0,64	0,80	0,61	0,47	0,76	0,80
DAP x altura	-	0,67	0,70	0,74	0,67	0,65	0,85	0,68	0,54	0,83	0,83

Valores em cinza = $p < 0,05$; valores em preto = $p < 0,01$

Para correlação com a posição sociológica assumiu os seguintes valores: dominada = 1; dominada com luz (com iluminação na parte lateral da copa) = 2; co-dominante (com iluminação na parte superior da copa) = 3; dominante (com iluminação em toda copa) = 4.

APÊNDICE 10 (cap.3) – Resultados da ACP para as espécies florestais.

Tabela A - ACP do clima para as espécies florestais.

Componente	<i>A. triplinervia</i>	<i>V. bifalcata</i>	<i>C. obliqua</i>	<i>P. glabrata</i>		<i>C. oblongifolia</i>	<i>S. guianensis</i>	<i>V. bicuhyba</i>	
	1	1	1	1	2	1	1	1	2
Variável climática	($\lambda=5,046$; 84,11%)	($\lambda=4,678$; 77,96%)	($\lambda=5,212$; 86,87%)	($\lambda=4,392$; 73,01%)	($\lambda=1,359$; 22,66%)	($\lambda=4,948$; 82,47%)	($\lambda=5,159$; 85,98%)	($\lambda=5,631$; 77,18%)	($\lambda=1,140$; 19,00%)
Precipitação	0,846	0,771	0,872		0,912	0,692	0,783	0,777	
Temp. média	0,987	0,979	0,982	0,975		0,989	0,992	0,983	
Temp. máxima	0,988	0,979	0,984	0,988		0,981	0,991	0,987	
Temp. mínima	0,975	0,954	0,970	0,952		0,978	0,982	0,960	
Umidade relativa	-0,736	-0,665	-0,833	-0,784		-0,834	-0,834		0,784
Comprimento do dia	0,939	0,903	0,939	0,908		0,936	0,957	0,892	

Componente	<i>O. catharinensis</i>	
	1	2
Variável climática	($\lambda=4,538$; 75,64%)	($\lambda=1,202$; 20,04%)
Precipitação		0,953
Temp. média	0,991	
Temp. máxima	0,975	
Temp. mínima	0,962	
Umidade relativa	-0,826	
Comprimento do dia	0,964	

Tabela B - ACP da estrutura da floresta para as espécies florestais.

Componente	<i>A. triplinervia</i>		<i>V. bifalcata</i>		<i>C. obliqua</i>		<i>P. glabrata</i>		<i>C. oblongifolia</i>		<i>S. guianensis</i>	
	1	2	1	2	1	1	2	1	2	1	2	
Estrut. Floresta	($\lambda=1,603$; 53,45%)	($\lambda=1,070$; 35,65%)	($\lambda=1,550$; 51,68%)	($\lambda=0,957$; 31,89%)	($\lambda=1,827$; 60,91%)	($\lambda=1,443$; 48,11%)	($\lambda=1,164$; 38,79%)	($\lambda=1,385$; 46,17%)	($\lambda=1,053$; 35,10%)	($\lambda=1,262$; 42,07%)	($\lambda=1,023$; 34,10%)	
Densid. arb./subp.	0,786			0,936	0,688	0,732		0,857			-0,7108	
Área basal/subp.	0,916		0,855		0,867	0,900			0,775	0,810		
Altura média/subp.		0,898	0,835		0,778		0,900		0,670		0,717	

Componente	<i>V. bicuhyba</i>		<i>O. catharinensis</i>	
	1	2	1	2
Estrut. Floresta	($\lambda=1,515$; 50,50%)	($\lambda=1,034$; 34,49%)	($\lambda=1,725$; 57,50%)	($\lambda=1,077$; 35,90%)
Densid. arb./subp.		0,961		0,986
Área basal/subp.	0,838		0,911	
Altura média/subp.	0,880		0,937	

Tabela C - ACP dos atributos pedológicos, na profundidade 0-10 cm, para as espécies florestais.

Atrib. pedológicos	CP	<i>A. triplinervia</i>			<i>V. bifalcata</i>				<i>C. obliqua</i>			
		1 ($\lambda=4,029$; 28,78%)	2 ($\lambda=2,987$; 21,33%)	3 ($\lambda=2,703$; 19,31%)	1 ($\lambda=4,746$; 31,64%)	2 ($\lambda=3,901$; 26,01%)	3 ($\lambda=1,841$; 12,28%)	4 ($\lambda=1,327$; 8,85%)	1 ($\lambda=4,430$; 27,69%)	2 ($\lambda=3,224$; 20,15%)	3 ($\lambda=2,653$; 16,58%)	4 ($\lambda=1,524$; 9,53%)
Poros total			0,737			-0,833					-0,625	
Microporo	-0,665			0,660					0,680			
N %		0,721			-0,552							0,653
Areia	0,680				0,774					-0,916		
Silte		-0,608					-0,496	-0,680				
Argila		0,693			-0,733				0,936			
pH CaCl2_1			-0,591	0,6779					0,497			-0,498
C	0,489			-0,596				0,700				
P			0,684	0,763							0,870	
K	-0,777						0,637	0,487				
Ca	-0,853						0,860	0,855				
Mg			0,523				0,737	0,900				
Al	0,505			-0,537							0,584	
Fe			0,682	0,736				0,699				
Zn				-0,809								

Continua

	<i>Pera glabrata</i>				<i>C. oblongifolia</i>					
Atrib. pedológicos \ CP	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6
	($\lambda=4,941$; 32,94%)	($\lambda=3,141$; 20,94%)	($\lambda=2,777$; 18,52%)	($\lambda=1,577$; 10,51%)	($\lambda=3,966$; 28,54%)	($\lambda=2,742$; 19,59%)	($\lambda=2,308$; 16,49%)	($\lambda=1,297$; 9,26%)	($\lambda=1,119$; 7,99%)	($\lambda=1,011$; 7,22%)
Poros total	0,767				0,580					
Microporo	0,654				0,819					
N %	0,916									0,549
Areia	-0,937				-0,861					
Silte			0,737				0,752			
Argila	0,933				0,897					
pH CaCl2_1			-0,795				-0,573			
C			0,785		-0,582					
P				0,670		-0,789				
K		0,602				-0,765				
Ca		0,823						-0,672		
Mg		0,857				-0,566				
Al		-0,625			-0,572				0,475	
Fe	0,608					-0,771				
Zn	-0,752									

Continua

Atrib. pedológicos	<i>Sloanea guianensis</i>				<i>V. bicuhyba</i>					
	CP	1 ($\lambda=4,894$; 32,63%)	2 ($\lambda=3,082$; 20,55%)	3 ($\lambda=2,296$; 15,30%)	4 ($\lambda=1,325$; 8,83%)	1 ($\lambda=5,009$; 31,31%)	2 ($\lambda=3,435$; 21,47%)	3 ($\lambda=1,719$; 10,74%)	4 ($\lambda=1,417$; 8,86%)	5 ($\lambda=1,184$; 7,40%)
Poros total			-0,816			0,689				
Microporo	0,788					0,740				
N %				-0,764					0,639	
Areia	-0,874					-0,932				
Silte				0,662		0,764				
Argila	0,881					0,896				
pH CaCl2_1	0,642					0,706				
C	-0,563								0,554	
P			0,635				-0,681			
K		-0,756					-0,738			
Ca		-0,845					-0,860			
Mg		-0,863					-0,805			
Al		0,540						0,810		
Mn						0,610				
Fe			0,670							-0,532
Zn	-0,688							0,447		

Continua

<i>O. catharinensis</i>				
	CP	1	2	3
Atrib. pedológicos		($\lambda=3,973$; 44,15%)	($\lambda=3,336$; 37,07%)	($\lambda=1,479$; 16,43%)
pH CaCl2_1		0,813		
C			-0,810	
P		0,883		
K			0,764	
Ca		0,786		
Mg		0,769		
Al				0,948
Fe			-0,911	
Mn		0,837		

Concluído

Tabela D - ACP dos atributos pedológicos, na profundidade 10-20 cm, para as espécies florestais estudadas.

Atrib. pedológicos	CP	<i>A. triplinervia</i>					<i>V. bifalcata</i>				
		1 ($\lambda=4,452$; 27,82%)	2 ($\lambda=3,538$; 22,11%)	3 ($\lambda=2,164$; 13,53%)	4 ($\lambda=1,602$; 10,01%)	5 ($\lambda=1,108$; 6,92%)	1 ($\lambda=4,964$; 31,02%)	2 ($\lambda=3,119$; 19,50%)	3 ($\lambda=2,434$; 15,21%)	4 ($\lambda=1,710$; 10,69%)	5 ($\lambda=1,534$; 9,59%)
Poros total micropor	0,790		0,625			0,699					
N %		0,606				0,732			0,710		
Areia	-0,860					-0,801					
Silte			0,611	-0,618			0,851				
Argila	0,770					0,882					
pH CaCl2_1	0,610									-0,656	
C					0,536	-0,727					
P		-0,772						0,671			
K		-0,800						0,784			
Ca		-0,613					0,626				
Mg		-0,710						0,614			
Al			-0,591			-0,738					
Mn						0,599					
Fe	0,658						-0,692				
Zn					0,650	-0,430					

Continua

Atrib. pedológicos	<i>C. obliqua</i>					<i>P. glabrata</i>				
	CP	1 ($\lambda=4,964$; 31,02%)	2 ($\lambda=3,119$; 19,50%)	3 ($\lambda=2,434$; 15,21%)	4 ($\lambda=1,710$; 10,69%)	5 ($\lambda=1,534$; 9,59%)	1 ($\lambda=4,736$; 29,60%)	2 ($\lambda=3,043$; 19,02%)	3 ($\lambda=2,227$; 17,67%)	4 ($\lambda=1,307$; 8,16%)
Poros total	0,802					0,699				
microporos	0,736					0,781				
N %		0,732				0,521				
Areia	-0,822					-0,705				
Silte			0,833			-0,741				
Argila	0,819					0,819				
pH CaCl2_1	0,704							0,682		
C	-0,629					-0,727				
P					-0,696		0,880			
K		0,633				-0,721				
Ca		0,523						-0,807		
Mg	-0,640								0,737	
Al			-0,683				0,452			
Mn		0,784								0,578
Fe		-0,592					0,787			
Zn		0,646								0,470

Continua

Atrib. pedológicos	<i>C. oblongifolia</i>					<i>S. guianensis</i>				
	CP	1 ($\lambda=5,354$; 35,69%)	2 ($\lambda=2,984$; 19,89%)	3 ($\lambda=2,057$; 13,71%)	4 ($\lambda=1,584$; 10,56%)	5 ($\lambda=1,480$; 9,87%)	1 ($\lambda=4,599$; 28,75%)	2 ($\lambda=3,174$; 19,84%)	3 ($\lambda=1,764$; 11,03%)	4 ($\lambda=1,209$; 7,56%)
Poro total		0,829					0,727			
micropor		0,688					0,850			
N %			0,576						0,812	
Areia		-0,818					-0,873			
Silte			0,572						-0,534	
Argila		0,877					0,890			
pH CaCl2_1						0,652	0,688			
C		-0,787					-0,590			
P				0,573						-0,762
K				0,740					-0,866	
Ca						-0,600			-0,764	
Mg					0,606				-0,833	
Al		-0,602							-0,525	
Mn				0,564					-0,746	
Fe			-0,893						-0,657	
Zn									-0,439	

Continua

Atrib. pedológicos	<i>V. bicuhyba</i>					<i>O. catharinensis</i>		
	CP	1 ($\lambda=5,285$; 33,03%)	2 ($\lambda=3,274$; 20,46%)	3 ($\lambda=1,644$; 10,26%)	4 ($\lambda=1,292$; 8,08%)	5 ($\lambda=1,165$; 7,28%)	1 ($\lambda=3,576$; 39,74%)	2 ($\lambda=3,503$; 27,81%)
Poro total		0,684						
micropor		0,830						
N %						0,567		
Areia		-0,769						
Silte					0,550			
Argila		0,782						
pH CaCl2_1		0,625					0,849	
C		-0,537						0,704
P			-0,597				-0,828	
K			-0,717				-0,693	
Ca		-0,708						-0,720
Mg		-0,759					-0,717	
Al				0,787			-0,761	
Mn			-0,758					-0,541
Fe					-0,526		-0,948	
Zn					0,576			

Concluído

APÊNDICE 11 (cap.3) – Resultados da ACP por estágio sucessional.

Tabela A – ACP do clima para as diferentes idades florestais.

Componente	25 anos	75-90 anos	100-200 anos
	1	1	1
Variável climática	($\lambda=5,431$; 90,52%)	($\lambda=4,380$; 87,61%)	($\lambda=4,515$; 90,31%)
Precipitação	0,887	0,839	0,877
Temp. média	0,990	0,991	0,992
Temp. máxima	0,992	0,979	0,984
Temp. mínima	0,985	0,983	0,983
Umidade relativa	-0,879		
Comprimento do dia	0,965	0,874	0,904

Tabela B - ACP da estrutura da floresta para as diferentes idades florestais.

Componente	25 anos	75-90 anos		100-200 anos	
	1	1	2	1	2
Estrut. Floresta	($\lambda=2,087$; 69,58%)	($\lambda=1,371$; 45,71%)	($\lambda=1,022$; 34,06%)	($\lambda=1,547$; 51,56%)	($\lambda=1,122$; 37,41%)
Densid. arb./subp.	0,839		-0,728		-0,804
Área basal/subp.	0,859	0,8397		0,922	
Altura média/subp.	0,804		0,698		0,688

Tabela C - ACP dos atributos pedológicos, na profundidade 0-10 cm, para as diferentes idades florestais.

Atrib. pedológicos	CP	25 anos				75-90 anos				
		1 ($\lambda=4,865$; 40,54%)	2 ($\lambda=2,879$; 23,99%)	3 ($\lambda=1,206$; 10,05%)	4 ($\lambda=0,991$; 8,255%)	1 ($\lambda=4,656$; 25,86%)	2 ($\lambda=3,390$; 18,83%)	3 ($\lambda=3,227$; 17,93%)	4 ($\lambda=2,199$; 12,21%)	5 ($\lambda=1,136$; 6,31%)
Poros total							-0,656			
microporos					0,780					
N %										-0,599
Areia					-0,841					
Silte								-0,660		
Argila					0,837					
pH CaCl2			0,713				-0,666			
C			-0,681					-0,622		
P			-0,573					-0,598		
K	0,835						-0,720			
Ca	0,851				-0,565					
Mg	0,884				-0,575					
Al				0,788					-0,784	
Na							-0,620			
Cu			0,786		-0,622					
Mn	0,922						-0,659			
Fe	-0,632								-0,583	
Zn					0,551					0,656

Continua

		100-200 anos					
		CP	1	2	3	4	5
Atrib. pedológicos		($\lambda=6,938$; 38,54%)	($\lambda=3,418$; 18,98%)	($\lambda=1,703$; 9,46%)	($\lambda=1,466$; 8,14%)	($\lambda=1,164$; 6,46%)	
Poros total			0,734				
microporos		0,648					
N %							0,743
Areia		-0,610					
Silte							
Argila		0,623					
pH CaCl2					0,638		
C		-0,593					
P		0,825					
K		0,929					
Ca		0,888					
Mg		0,705					
Al		-0,722					
Na		0,542					
Cu			-0,767				
Mn		0,836					
Fe			-0,588				
Zn		0,599					

Concluído

Tabela C - ACP dos atributos pedológicos, na profundidade 10-20 cm, para as diferentes idades florestais.

Atrib. pedológicos	CP	25 anos					75-90 anos				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
		($\lambda=4,865$; 40,54%)	($\lambda=2,879$; 23,99%)	($\lambda=1,206$; 10,05%)	($\lambda=0,991$; 8,255%)	($\lambda=3,901$; 26,01%)	($\lambda=5,682$; 31,57%)	($\lambda=3,802$; 21,12%)	($\lambda=2,349$; 13,05%)	($\lambda=1,868$; 10,37%)	($\lambda=1,119$; 6,21%)
Poros total						0,780					
microporos						0,845					
N %							0,591				
Areia						-0,736					
Silte							0,595				
Argila						0,791					
pH CaCl2		-0,721									-0,474
C			-0,800			-0,705					
P		0,585						-0,680			
K			-0,900			-0,648					
Ca		-0,914				-0,598					
Mg				0,635		-0,773					
Al				-0,664				-0,651			
Na					0,687			-0,808			
Cu		-0,894				-0,685					
Mn		-0,586					0,906				
Fe		0,699								0,550	
Zn						0,529				-0,518	

Continua

		100-200 anos					
Atrib. pedológicos	CP	1 ($\lambda=5,199$; 28,88%)	2 ($\lambda=2,993$; 16,62%)	3 ($\lambda=2,419$; 13,43%)	4 ($\lambda=1,850$; 10,28%)	5 ($\lambda=1,398$; 7,76%)	6 ($\lambda=1,071$; 5,95%)
Poros total				0,652			
microporos			0,733				
N %		-0,663					
Areia			-0,624				
Silte				0,655			
Argila				-0,658			
pH CaCl2					0,704		
C						0,687	
P		0,788					
K		0,937					
Ca		0,601					
Mg		0,596					
Al							0,624
Na						0,558	
Cu		0,525					
Mn		0,791					
Fe			-0,792				
Zn		0,518					

Concluído

APÊNDICE 12 (cap.3) – Resultados da ACP por grupos ecológicos.
Tabela A – ACP do clima para os diferentes grupos ecológicos.

Componente	GE1	GE2	GE3
	1	1	1
Variável climática	($\lambda=4,810$; 80,17%)	($\lambda=4,942$; 82,37%)	($\lambda=4,878$; 81,31%)
Precipitação	0,802	0,731	0,763
Temp. média	0,979	0,986	0,994
Temp. máxima	0,984	0,986	0,993
Temp. mínima	0,957	0,975	0,974
Umidade relativa	-0,702	-0,811	-0,738
Comprimento do dia	0,910	0,922	0,941

GE 1 = *V. bifalcata*, *M. cinnamomifolia* e *A. triplinervia*

GE 2 = *C. obliqua*, *P. glabrata*, *M. guianensis* e *C. oblongifolia*

GE 3 = *V. bicuhyba*, *S. guianensis* e *O. catharinensis*

Tabela B - ACP da estrutura da floresta para os diferentes grupos ecológicos.

Componente	GE1		GE2		GE3	
	1	2	1	2	1	2
Estrut. Floresta	($\lambda=1,558$; 51,92%)	($\lambda=0,965$; 32,10%)	($\lambda=1,341$; 44,72%)	($\lambda=1,048$; 34,95%)	($\lambda=1,288$; 42,93%)	($\lambda=1,062$; 35,41%)
Densid. arb./subp.		-0,828	0,636			-0,857
Área basal/subp.	0,865		0,845		0,835	
Altura média/subp.	0,742			0,798	0,674	

Tabela C - ACP dos atributos pedológicos, na profundidade 0-10 cm, para os diferentes grupos ecológicos.

Atrib. pedológicos	CP	Grupo ecológico 1					Grupo ecológico 2				
		1 ($\lambda=5,129$; 28,50%)	2 ($\lambda=2,984$; 16,58%)	3 ($\lambda=2,473$; 13,74%)	4 ($\lambda=1,842$; 10,23%)	5 ($\lambda=1,017$; 5,65%)	1 ($\lambda=4,237$; 23,54%)	2 ($\lambda=3,257$; 18,10%)	3 ($\lambda=3,088$; 17,15%)	4 ($\lambda=1,981$; 11,01%)	5 ($\lambda=1,280$; 7,11%)
Poros total		0,566					-0,639				
microporos		0,709				0,714					
N %				-0,676		0,391					
Areia		-0,738				-0,813					
Silte					0,641				0,543		
Argila		0,730		-0,637		0,869					
pH CaCl2		0,456					0,554				
C					0,569	-0,522					
P			0,901				0,672				
K			0,495					0,710			
Ca		0,707						0,728			
Mg		0,679						0,742			
Al		-0,685							0,669		
Na			0,908			0,666					
Cu					-0,551		-0,600				
Mn		0,820				0,650					
Fe					-0,687				0,580		
Zn						0,499				-0,522	

Continua

Grupo ecológico 3							
Atrib. pedológicos	CP	1	2	3	4	5	6
		($\lambda=5,179$; 28,77%)	($\lambda=3,553$; 19,74%)	($\lambda=2,397$; 13,31%)	($\lambda=1,414$; 7,861%)	($\lambda=1,167$; 6,48%)	($\lambda=1,007$; 5,60%)
Poros total				0,516			
microporos		0,727					
N %					0,774		
Areia		-0,859					
Silte					-0,547		
Argila		0,846					
pH CaCl ₂		0,691					
C						0,760	
P				-0,840			
K			-0,716				
Ca			-0,770				
Mg			-0,800				
Al		-0,529					
Na				-0,844			
Cu			-0,744				
Mn		0,764					
Fe				-0,437			
Zn		0,509					

Concluído

Tabela D - ACP dos atributos pedológicos, na profundidade 10-20 cm, para os diferentes grupos ecológicos.

Atrib. pedológicos	CP	Grupo ecológico 1					Grupo ecológico 2				
		1 ($\lambda=4,507$; 25,04%)	2 ($\lambda=2,951$; 16,40%)	3 ($\lambda=2,626$; 14,59%)	4 ($\lambda=1,477$; 8,21%)	5 ($\lambda=1,201$; 6,67%)	1 ($\lambda=5,209$; 28,94%)	2 ($\lambda=3,129$; 17,38%)	3 ($\lambda=2,574$; 14,30%)	4 ($\lambda=1,856$; 10,31%)	5 ($\lambda=1,166$; 6,48%)
Poros total		0,710					0,717				
microporos		0,701					0,739				
N %					-0,532			0,574			
Areia		-0,899					-0,801				
Silte				0,499							-0,679
Argila		0,846					0,861				
pH CaCl ₂		0,480							-0,581		
C			-0,576				-0,692				
P				-0,853						0,683	
K			-0,813							0,576	
Ca			-0,686					0,581			
Mg			-0,570							0,529	
Al		-0,577								0,447	
Na				-0,808						0,734	
Cu			-0,633						0,651		
Mn		0,642							0,749		
Fe		-0,740								0,550	
Zn						0,547				0,450	

Continua

		Grupo ecológico 3				
		1	2	3	4	5
		($\lambda=4,812$;	($\lambda=3,363$;	($\lambda=2,153$;	($\lambda=1,665$;	($\lambda=1,224$;
		26,73%)	18,69%)	11,96%)	9,25%)	6,80%)
Atrib.	CP					
pedológicos						
Poros total		0,708				
micropor		0,857				
N %				0,620		
Areia		-0,758				
Silte						-0,687
Argila		0,783				
pH CaCl2		0,640				
C		-0,591				
P				0,758		
K			-0,737			
Ca			-0,603			
Mg			-0,631			
Al					-0,733	
Na				0,872		
Cu						0,454
Mn			-0,855			
Fe		-0,618				
Zn						

Concluído