



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Fernando da Silva Rosa

**Efeito do regime de distúrbios e de condições ambientais sobre a regeneração de
Araucaria angustifolia e comunidades de plantas beneficiárias no Sul do Brasil**

[Florianópolis]

[2023]

Fernando da Silva Rosa

**Efeito do regime de distúrbios e de condições ambientais sobre a regeneração de
Araucaria angustifolia e comunidades de plantas beneficiárias no Sul do Brasil**

Dissertação de mestrado do curso de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. GIEHL, Eduardo Luís Hettwer, Dr.

Coorientador: SÜHS, Rafael Barbizan, Dr.

Florianópolis

2023

Rosa, Fernando da Silva

Efeito do regime de distúrbios e de condições ambientais sobre a regeneração de *Araucaria angustifolia* e comunidades de plantas beneficiárias no Sul do Brasil / Fernando da Silva
Orientador, Eduardo Luís Hettwer Giehl, coorientador, Rafael Barbizan Sühs, 2023.

81 p.

2. Manejo. 3. Regeneração de araucária. 4. Facilitação. I. Giehl, Eduardo Luís Hettwer. II. Sühs, Rafael Barbizan. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

Fernando da Silva Rosa

Efeito do regime de distúrbios e de condições ambientais sobre a regeneração de *Araucaria angustifolia* e comunidades de plantas beneficiárias no Sul do Brasil

Esta dissertação de mestrado foi julgada adequado para obtenção do Título de “Mestre em Ecologia” e aprovado em sua forma final pelo Curso e Pós-Graduação em Ecologia.

Florianópolis, 08 de fevereiro de 2023.

Coordenador do Curso de Pós-Graduação em Ecologia

Banca Examinadora:

Prof. Eduardo Luís Hettwer Giehl, Dr.
Orientador(a)
Universidade Federal de Santa Catarina

Este trabalho é dedicado aos meus pais e minha família.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus por todas as bênçãos alcançadas até hoje.

Agradeço aos meus pais pela base sólida e forte que me permitiu traçar esta caminhada, sempre com muita responsabilidade, dedicação, amor e respeito a tudo e a todos. Meu amor e gratidão a vocês!

Agradeço a minha família. Eles são meu chão, meu o ar, o que tenho de mais valor nesse mundo. Ao meu caçulinha Francisco, meu vórtex de energia e atenção! Que me ensinou que é possível trabalhar das 4 às 9 horas da manhã. A minha querida e esperta Cecilia. Que sempre alegra meu dia, com suas perguntas mega difíceis de responder e seus pedidos constantes para brincar. Tudo isso sempre na hora de finalizar um parágrafo ou uma ideia. E por último, mas não menos importante, aquela que atura minhas loucuras e “rabugentices”, minha amada companheira Franciele. Mesmo com certas dificuldades em entender as nuances de um trabalho remoto... Não tenho dúvidas que sem ela nada disto teria acontecido!

Agradeço ao meu orientador, Eduardo, pela paciência, dedicação e confiança. Com todo conhecimento que tem em diversas áreas, continua sempre prestativo e humilde. Também ao meu coorientador Rafael, que muito contribui com seu conhecimento teórico e prático. E sua fantástica equipe de campo Johny, Nayara e Gustavo. Muito grato a vocês por todo apoio em campo e me fazer sempre voltar com uns quilinhos a mais para casa.

Agradeço à UFSC pelo suporte físico e financeiro, e aos colegas do Laboratório de Diversidade e Conservação (divEcon) por nossos divertidos debates e trocas de conhecimento. Agradeço imensamente a todos os professores do curso de pós-graduação em ecologia.

Agradeço ao PELD-BISC pelo apoio logístico e financeiro. À FAPESC, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro através dos editais CNPq/Capes/FAPs/BC-FundoNewton/PELD nº 15/2016 e FAPESC/2018TR0928.

Agradeço também a todos os demais que estiveram direta e indiretamente envolvidos nesta pesquisa.

Finalmente, mas não menos importante, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, e à Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Estado de Santa Catarina – FAPESC pelas bolsas de mestrado que permitiram a execução deste trabalho.

Quando os seus talentos encontram as necessidades do mundo, ali está a sua vocação.
(Aristóteles, 384 a.C.)

RESUMO

Estudos no nível de populações podem contribuir para o entendimento de comunidades, especialmente o estudo de populações de espécies-chave. *Araucaria angustifolia*, ou araucária, é considerada como espécie-chave, em parte por seu efeito facilitador para outras espécies lenhosas. No nível populacional, a abundância dos estágios de desenvolvimento da araucária pode ser modulada por uma série de condições ambientais e pelo tipo de manejo que é aplicado aos ambientes (com pastejo e fogo ou evitação destes distúrbios). Por outro lado, onde araucárias adultas conseguem se estabelecer, o efeito facilitador propiciado por elas pode ser ainda regulado pelo tipo de manejo e pela intensidade de distúrbios. O principal objetivo do primeiro capítulo desta dissertação foi avaliar quais variáveis ambientais afetam a abundância dos estágios de desenvolvimento da araucária e como o tipo de manejo modifica, direta ou indiretamente, condições ambientais e a abundância de indivíduos nesses estágios. Nossa hipótese é que combinações de variáveis ambientais e distúrbios como os que promovem o aumento da luminosidade, deverão favorecer a regeneração da araucária. Para isso, selecionamos áreas no Parque Nacional de São Joaquim já indenizadas (áreas com um manejo do tipo “antidistúrbio”, i.e., sem pastejo e fogo) e áreas não indenizadas (propriedades privadas onde o manejo tradicional é utilizado, i.e. com pastejo e fogo). Nas transeções instaladas, e que cobriam campos, arbustais e florestas, coletamos dados da abundância de indivíduos de araucária nos estágios de plântula, juvenil I, juvenil II e adultos; além de variáveis ambientais: profundidade de solo, cobertura por rocha, inclinação do terreno e abertura do dossel. Nossa hipótese foi avaliada com modelos de equações estruturais bayesianas. Nossos resultados indicam que a inclinação e a abertura do dossel afetam a abundância dos estágios de desenvolvimento de araucária e, portanto, a regeneração da espécie, e que o tipo de manejo pode ainda modificar as condições ambientais e, assim, também afetar a regeneração de araucária. No segundo capítulo o principal objetivo foi avaliar se eventos de fogo de grande intensidade poderiam desestruturar as comunidades de plantas lenhosas beneficiárias do efeito facilitador de araucárias adultas. Nossa hipótese é que eventos de fogo de grande intensidade desestruturam as comunidades de plantas e reduzem sua abundância, diversidade, além de modificar a composição das comunidades lenhosas beneficiárias do efeito facilitador da araucária. Para isso, coletamos dados em dois locais, em dois momentos no tempo. A primeira coleta havia sido realizada anteriormente, entre 2015-2016, por Sühs, R.B. e colaboradores, e a segunda foi realizada nos mesmos locais em janeiro de 2021, após a ocorrência de incêndios de grande intensidade em outubro de 2019 e maio de 2020. Em um dos locais, o manejo antidistúrbio é utilizado (sem pastejo e sem fogo) e no outro o manejo tradicional (com pastejo e fogo) é utilizado. Registramos a identidade e o número de indivíduos de regenerantes de espécies lenhosas com 30 a 200 cm de altura, abaixo da copa de cada araucária selecionada e em áreas adjacentes, sem o efeito das copas. Em cada caso, alocamos quadrados para obter as variáveis ambientais de cobertura por rochas e por arbustos e volume de gramíneas, além de medir a altura em que o fogo atingiu cada araucária, como um proxy para a intensidade do fogo. Nossa hipótese foi testada através de modelos lineares generalizados mistos (GLMM), tendo a riqueza de espécies ou abundância de plântulas lenhosas como variável de resposta e modelos lineares generalizados multivariados (GLMmv) utilizando a composição de espécies da comunidade como variável resposta. Os modelos selecionados derivaram de um completo, pela exclusão de relações não significativas. Nossa hipótese foi corroborada uma vez que a altura do fogo diminuiu a abundância e riqueza, além de levar a mudanças na composição das comunidades lenhosas beneficiárias. Identificamos ainda que o efeito facilitador da araucária pode ser reduzido sob os distúrbios do manejo com pastejo e fogo. Nossos resultados apontam

ainda que a altura do fogo, a interação entre cobertura por arbustos e altura do fogo, e cobertura de rochas são importantes para explicar a abundância, riqueza e composição das comunidades beneficiárias após o fogo. Ademais, o manejo regular com fogo e pastejo além da retirada de arbustos reduz a biomassa disponível para queima, o que pode fazer com que o fogo alcance menores intensidades. Tanto as populações de araucária, quanto as comunidades de plantas sob seu efeito facilitador podem ser moduladas pelas condições ambientais e por distúrbios. O tipo de manejo aplicado modifica essas condições e modula a intensidade do fogo, levando a diferenças na abundância, riqueza e composição da vegetação.

Palavras-chave: manejo, regeneração de araucária, facilitação, conservação

ABSTRACT

Studies at the population level can contribute to the understanding of communities, especially when studying populations of key species. *Araucaria angustifolia*, or araucaria, is considered a keystone species, in part because of its facilitating effect on other woody species. At the population level, the abundance of different stages of development of the araucaria can be modulated by a range of environmental conditions and the type of management that is applied to the environment. In contrast, where adult araucaria can establish themselves, the facilitating effect provided by them can be further regulated by the type of management and the intensity of disturbance. The main aim of the first chapter of this dissertation was to assess which environmental variables affect the abundance of the development stages of araucaria and how the type of management modifies, directly or indirectly, environmental conditions and the abundance of each stage. Our hypothesis is that combinations of environmental variables and disturbances, including those that promote increased luminosity, should favor the regeneration of the species. To this end, we selected sites in the São Joaquim National Park that have already been regularized (sites with “antidisturbance” management, i.e., without grazing and fire) and unregularized sites (private properties where traditional management is used, i.e., with grazing and fire). In the installed transects, which covered grasslands, shrublands, and forests, we collected the abundance of araucaria individuals at the stages of seedling, juvenile I, juvenile II, and adult; in addition to the environmental variables soil depth, rock cover, slope, and canopy openness. Our hypothesis was tested with Bayesian structural equation models. Our results indicate that slope and canopy openness affect the abundance of the developmental stages of araucaria and that the type of management can also modify environmental conditions and thus modulate the abundance of the developmental stages. In the second chapter, our main aim was to determine whether high-intensity fire events could disrupt woody plant communities that benefit from the facilitating effect of adult araucaria trees. Our hypothesis is that high-intensity fire events destabilize plant communities and reduce their abundance, diversity, and modify the composition of woody communities benefiting from the facilitating effect of the araucaria. For this purpose, we collected data at two sites, in two points in time. The first sampling had been conducted previously, between 2015-2016, by Sühs, R.B. and collaborators, and we conducted the second at the same sites in January 2021, following the occurrence of high-intensity fires in October 2019 and May 2020. At one of the sites, antidisturbance management is in use (no grazing and no fire) while traditional management (with grazing and fire) is used at the other site. We recorded the identity and number of individuals of regenerating woody species 30 to 200 cm tall below the crown of each selected araucaria tree and in adjacent areas without the crown effect. In either case, we allocated squares to obtain the environmental variables of rock and shrub cover and grass volume and measured the height at which fire reached each as a proxy for fire intensity. Our hypothesis was tested using generalized linear mixed models (GLMM), with species richness or woody seedling abundance as the response variable. In addition, multivariate generalized linear models (GLMmv) with species composition of the community as the response variable. Then, we chose among models using model selection that derived from a complete model and excluding non-significant relationships. Our hypothesis was corroborated since fire height decreased abundance and richness, and led to changes in the composition of beneficiary woody communities. We further identified that the facilitating effect of the araucaria may be reduced under the disturbances of management with grazing and fire. Our results further indicate that fire height, the interaction between shrub cover and fire height, and rock cover are important in explaining the abundance, richness, and composition of beneficiary communities after fire. Furthermore, regular management with fire and grazing in

addition to shrub removal reduces the biomass available as burnable material, which may cause fire to be less intense. Both araucaria populations and plant communities under its facilitating effect can be modulated by environmental conditions and disturbances. The type of management applied modifies these conditions and modulates fire intensity, leading to differences in vegetation abundance, richness, and composition.

Keywords: land management, araucaria regeneration, facilitation, conservation

LISTA DE FIGURAS

1. 1- Estágios de desenvolvimento pela abertura do dossel sob manejos distintos⁴⁰
1. 2- Estágios de desenvolvimento pela inclinação sob manejos distintos⁴¹
1. 3- Modelos avaliados, incluindo um modelo global, sem diferenciação do tipo de manejo (“Global results”), para áreas sem pastejo e fogo (“Protected area”) e para áreas sob manejo tradicional, com pastejo e fogo (“Traditional management”).⁴³

2. 1- Diferenças na cobertura de rochas, cobertura de arbustos e volume de grama (depois - antes do incêndio) em função da intensidade do fogo (altura do fogo). As linhas indicam a tendência, com base em uma regressão linear simples, em cada situação.⁵⁷
2. 2- Diferenças na densidade total e na densidade de espécies de plantas lenhosas (depois - antes do incêndio) em função da intensidade do fogo (altura do fogo). As linhas indicam a tendência, com base em uma regressão linear simples, em cada situação.⁵⁸
2. 3- Abundância pela altura do fogo. Uma linha indica a tendência com amostras com valores iniciando do zero. E a outra inicia com amostras com valores iniciando acima do zero. Base em uma regressão linear simples, em cada situação 40
2. 4 - Abundância total sob e fora da influência da copa da araucária sob manejos distintos⁶⁰
2. 5- Abundância total pela altura do fogo interagindo com a cobertura por rochas⁶¹
2. 6- Riqueza de espécies pela cobertura por rochas⁶²
2. 7- Riqueza de espécies fora e sob a copa da araucária sob manejos distintos⁶³
2. 8- Riqueza de espécies pela altura do fogoERRO! INDICADOR NÃO DEFINIDO.
2. 9- Resposta média das espécies (ponto) e variação (linhas) destas à altura do fogo, influência da copa de araucárias adultas e tipo de manejo aplicado a cada área. Valores em preto são significativos e aqueles acima de zero indicam aumento de abundância d⁶⁴

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ICMBio Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade

DivEcon Diversidade de conservação

UFSC Universidade Federal de Santa Catarina

PELD Pesquisas Ecológicas de Longa Duração

CAPES Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

FAPESC Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Estado de Santa Catarina

LR Likelihood ratio

GLMmv modelos lineares generalizados multivariados

GLMM modelos lineares generalizados mistos

INMET Instituto Nacional de Meteorologia

PNSJ Parque Nacional de São Joaquim

PPP posterior predictive probability

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	30
2	DESENVOLVIMENTO	34
2.1	CAPÍTULO 1: REGIME DE DISTÚRBIOS E CONDIÇÕES AMBIENTAIS SOBRE A REGENERAÇÃO DE <i>Araucaria angustifolia</i> NO SUL DO BRASIL	34
2.1.1	Introdução	35
2.1.2	Material e Métodos	37
2.1.3	Resultados	39
2.1.4	Discussão	43
2.1.5	Agradecimentos	45
2.1.6	Contribuições dos autores	46
2.1.7	Referências	46
2.2	CAPÍTULO 2: EFEITO DO FOGO, REGIME DE DISTÚRBIOS E CONDIÇÕES AMBIENTAIS SOBRE A COMUNIDADES DE PLANTAS LENHOSAS SOB EFEITO FACILITADOR DE <i>Araucaria angustifolia</i> NO SUL DO BRASIL	49
2.2.1	Introdução	50
2.2.2	Material e métodos	52
2.2.3	Resultados	56
2.2.3.1	<i>Variáveis ambientais</i>	<i>56</i>
2.2.3.2	<i>Abundância total da comunidade de plantas</i>	<i>57</i>
2.2.3.3	<i>Riqueza de espécies da comunidade de plantas</i>	<i>61</i>
2.2.3.4	<i>Composição e abundância da regeneração da comunidade de plantas</i>	<i>63</i>
2.2.4	Discussão	65
2.2.5	Agradecimentos	67
2.2.6	Contribuições dos autores	67
2.2.7	Referências	68
	ANEXO A – Tabelas com dados descritivos	73

3	CONSIDERAÇÕES FINAIS	74
		76

1 INTRODUÇÃO

A distribuição de populações e comunidades vegetais é determinada por conjuntos de fatores bióticos e abióticos que podem variar de importância de acordo com o sistema de estudo. Estas populações e comunidades são afetadas por diversas interações ecológicas, dentre as quais a facilitação é uma interação em que uma espécie causa um efeito positivo em outra, mas não sendo necessariamente beneficiada (Callaway 2014). A araucária (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, Araucariaceae) se destaca como espécie-chave por seu efeito facilitador à chegada e ao estabelecimento de outras espécies de plantas florestais em meio a tipos de vegetação aberta (Duarte et al. 2006). Populações de araucária podem influenciar as comunidades lenhosas que crescem sob suas copas, mas certos tipos de distúrbios podem causar alterações nas condições ambientais e dinâmica deste processo (Barbizan Sühs, Hettwer Giehl, e Peroni 2018). Estes distúrbios, juntamente com o clima e altitude, solos e afloramentos rochosos, também podem favorecer a regeneração das populações de araucária (Vefago et al. 2019) e, conseqüentemente, de outras espécies arbóreas que são beneficiadas pelo efeito facilitador de araucária (Duarte, Dillenburg, e Rosa 2002). Contudo, a hierarquia dos fatores que atuam neste processo pode se dar em distintas escalas espaciais. Em uma escala regional, o clima define o conjunto regional de espécies (Silva et al. 2017). Em uma escala local, são preponderantes os efeitos de distúrbios, disponibilidade de propágulos e dispersores (Brocardo, Pedrosa, e Galetti 2018), e mudanças na topografia que causam alterações nas propriedades do solo, regime de água e fertilidade do solo (Rodrigues et al. 2007). Além disso, a interação entre os fatores pode modular as comunidades. Por exemplo, a topografia ou presença de afloramentos rochosos podem afetar o alcance e a intensidade de distúrbios como o fogo e o pastejo (Carlucci et al., 2011).

Além de responder a fatores bióticos e abióticos, a distribuição da vegetação é dinâmica no tempo. Florestas podem se alternar no espaço ou suceder no tempo habitats não florestais, o que pode ser regulado pela frequência de distúrbios ou por alterações nas condições ambientais (Bond e Parr 2010). Em certas regiões como o cerrado brasileiro ou nas savanas africanas, o fogo e o pastejo por grandes herbívoros são distúrbios controladores da ocorrência de vegetação florestal, favorecendo espécies que ocorrem em locais abertos, resultando em baixa densidade de plantas lenhosas (Bond e Keeley 2005). Dessa forma, em ecótonos campestres-florestais, a frequência de distúrbios e as condições ambientais podem determinar a ocorrência de uma ou outra fisionomia (Bond e Parr 2010). Nas áreas de maior elevação do

sul do Brasil, incluindo o Planalto Serrano Catarinense, o clima, condições ambientais locais e distúrbios resultam em uma paisagem em mosaicos de florestas, arbustais e campos (Rambo, 1956). Enquanto o manejo tradicional, que promove distúrbios como fogo e pastejo, favorece a paisagem campestre, um manejo que evite estes distúrbios acelera o processo de substituição dos campos por arbustais, como visto nos últimos anos em algumas áreas onde foram estabelecidas unidade de conservação e cuja vegetação envolve mosaicos dos tipos de vegetação mencionados (Sühs, Giehl, and Peroni 2020). Contudo, outros fatores podem também influenciar a dinâmica da floresta e das espécies lenhosas.

Condições ambientais locais e regimes de distúrbio atuam junto com a capacidade de araucária realizar ajuste fisiológicos para determinar a sobrevivência de indivíduos da espécie em diferentes estágios de desenvolvimento. Exemplificando as interações acima, araucária é considerada uma espécie pioneira-longeva, exigente de luz para o estabelecimento inicial e com estabelecimento facilitado após distúrbios severos (Souza 2007). Além disso, a espécie pode ter ocorrência mais comum em solos profundos (Longhi et al. 2010), enquanto afloramentos rochosos podem contribuir para uma maior densidade de sua e de outras espécies lenhosas, especialmente devido à proteção de distúrbios como o fogo e pastejo (Carlucci et al., 2011). A araucária pode ajustar sua morfologia e fisiologia para ter uma absorção mais eficiente e economia de recursos sob condições de sombreamento (Franco e Dillenburg 2007), resultando em maior crescimento inicial em altura, mas menor biomassa em condições de sombreamento (Inoue, Galvão, e Torres 2006). Por outro lado, esse ajuste pode levar indivíduos jovens a terem menor sobrevivência em longos períodos à sombra (Souza et al. 2008). Mesmo assim, a disponibilidade de luz não limita totalmente a regeneração da araucária (Duarte et al. 2002), ainda que os indivíduos adultos alcancem luz solar plena, ocupando o estrato emergente da floresta (Klein 1984). Tendo em vista essa complexa relação com as variáveis ambientais, há necessidade de compreender melhor a distribuição dos estágios de desenvolvimento da araucária em habitats distintos e em áreas com ou sem distúrbios (Sühs et al. 2021).

Distúrbios antropogênicos tornaram-se mais intensos principalmente a partir das décadas de 1950 a 1970. A expansão de áreas agrícola e de pecuária intensificou ainda mais o corte seletivo de madeiras de lei (Vibrans et al. 2011). Diante disso, algumas unidades de conservação foram criadas, comumente com o objetivo de impedir distúrbios antropogênicos como evitar a derrubada de árvores e aplicar políticas de “fogo zero”, mesmo ecossistemas sujeitos a fogo (Mistry et al. 2018). Por um lado, a criação de unidades de conservação e outras áreas de preservação é um instrumento necessário para a recuperação de populações das

espécies florestais afetadas. Por outro lado, em certos casos ou ecossistemas, o manejo por evitação de distúrbios pode favorecer o acúmulo de biomassa inflamável (Pillar 2003), aumentando o risco de distúrbios mais intensos, como eventos de fogo catastrófico, que tem efeitos ainda pouco conhecidos sobre a biodiversidade (Behling e V. D. P. Pillar 2007). A evitação de distúrbios em unidades de conservação no Planalto Serrano Catarinense tem permitido que a araucária se estabeleça nos campos adjacentes às florestas (Sühs et al. 2021), onde o efeito facilitador de indivíduos adultos da espécie favorece um aumento da abundância de espécies lenhosas (Sühs et al. 2018; Duarte et al. 2006), o que pode eventualmente levar a uma expansão das florestas sobre os campos. Já os campos de altitude podem ser dominados por arbustais em um curto prazo após o impedimento dos distúrbios (Sühs et al. 2020), como também pelo aumento na temperatura, que potencializa a ocupação dos arbustos sobre os campos de altitude (Dechoum et al. 2018). Portanto, é necessário avaliar se eventos de fogo de grande intensidade, desestruturam as comunidades de plantas lenhosas, por exemplo reduzindo a abundância ou diversidade destas, ou ainda, alterando sua composição. Além disso, ao verificar se o manejo aplicado afeta esses efeitos e reconfigura relações previamente estabelecidas, é possível elaborar melhores práticas de manejo de modo a otimizar a manutenção dessas relações.

Com o objetivo de responder as questões existentes sobre a estrutura populacional de araucária e variáveis ambientais e os efeitos da araucária sobre comunidades de plantas após fogo de grande intensidade, dividimos esta dissertação em dois capítulos. Para o capítulo 1, com um enfoque populacional, nossa hipótese é que a abundância dos estágios de desenvolvimento da araucária pode ser modulada por variáveis ambientais relevantes, como a disponibilidade de luz, topografia, profundidade do solo e afloramentos rochosos, e diferindo de acordo com o tipo de manejo de distúrbios. Mas especificamente, tendo em vista que há variação da abundância dos estágios de desenvolvimento sob diferentes condições ambientais, esperamos que combinações de variáveis ambientais e distúrbios que promovam condições favoráveis, como o aumento da luminosidade, deverão favorecer a regeneração da espécie. Para o capítulo 2, que tem um enfoque de ecologia de comunidades, esperamos que eventos de fogo de grande intensidade desestremem as comunidades de plantas lenhosas beneficiárias da facilitação promovida por araucárias adultas, tendo em vista que espécies lenhosas são mais comumente desfavorecidas pelo fogo, com a expectativa de que estes eventos reduzam a abundância e a diversidade e alterem a composição de espécies destas comunidades. Como o acúmulo de biomassa é maior quando o manejo impede distúrbios ocasionados pelo fogo e

pastejo, esperamos que os efeitos sejam ainda mais negativos nessas condições do que sob um regime de manejo em que esses distúrbios são promovidos com regularidade.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 CAPÍTULO 1: EFEITO DO REGIME DE DISTÚRBIOS E DE CONDIÇÕES AMBIENTAIS SOBRE A REGENERAÇÃO DE *ARAUCARIA ANGUSTIFOLIA* NO SUL DO BRASIL

Autores: Fernando da Silva Rosa, Rafael Barbizan Sühs, Jonata Silveira, Eduardo L. Hettwer Giehl

RESUMO

A abundância de araucária (*Araucaria angustifolia*) pode ser modulada por interações entre condições ambientais e pelo tipo de manejo que é aplicado ao ambiente. Fatores topográficos, como a inclinação do terreno, ou do solo, como afloramentos rochosos, podem afetar o alcance e a intensidade de distúrbios como o fogo, ou ainda modificar a incidência de luz, um importante regulador do crescimento da araucária. O estrato superior da floresta, especialmente composto por araucárias adultas, também pode limitar a quantidade de luz que chega ao nível do solo, limitando o desenvolvimento de plântulas, limitando a regeneração da própria espécie. Dessa forma, a regeneração de araucária pode ser afetada pelas condições ambientais e distúrbios, além de uma relação de denso-dependência negativa. Diante disso, nosso principal objetivo foi avaliar quais variáveis ambientais afetam a regeneração da espécie e como o tipo de manejo modifica, direta ou indiretamente este processo. Nossa hipótese foi de que a regeneração de araucária é modulada por condições ambientais relevantes como a disponibilidade de luz, topografia, profundidade do solo e afloramentos rochosos, e diferindo de acordo com o tipo de manejo de distúrbios. Tendo em vista que a araucária é considerada uma espécie pioneira e de desenvolvimento facilitado em locais com maior incidência de luz, esperamos que distúrbios que promovam o aumento da luminosidade, favoreçam a regeneração da espécie. Além disso, consideramos ainda o papel da inclinação do terreno, profundidade do solo e cobertura por rochas, e das araucárias adultas sobre a cobertura do dossel e a abundância de plântulas. Para a obtenção dos dados, selecionamos áreas no Parque Nacional de São Joaquim, com manejo antidistúrbio por evitação de pastejo por gado bovino e fogo, e áreas em propriedades privadas do entorno, com manejo tradicional, com fogo e pastejo por bovinos. Instalamos transeções de 4 × 100 m em ambas as áreas e cobrindo a transição da floresta para os campos, eventualmente incluindo arbustais nesta transição. Em cada transeção, coletamos dados de abundância de plântulas, juvenil I, juvenil II e adultos, além de variáveis ambientais de profundidade de solo, cobertura por rocha, inclinação do terreno e abertura do dossel. Para testar nossa hipótese, avaliamos o suporte dos dados coletados a modelos de equações estruturais que incluíram efeitos diretos e indiretos das variáveis ambientais sobre os estágios de desenvolvimento de araucária e dos estágios uns em relação aos outros, de acordo com o ciclo de vida da espécie, e considerando os dois tipos de manejo aplicados de maneira independente. Verificamos que terrenos mais inclinados tinham um maior número de araucárias adultas e menor número de plântulas, mas menor abertura do dossel devido à abundância de araucárias adultas. A abertura do dossel variou mais e foi maior em áreas com pastejo e fogo e esteve geralmente associada com mais plântulas e menos juvenis II. Os resultados sugerem que locais com mais araucárias adultas estiveram associados com menor número de plântulas, sugerindo uma relação de denso-dependência negativa limitando a regeneração da espécie. Já os demais estágios não tiveram

associações relevantes entre si, sugerindo que a regulação externa da passagem de um estágio ao outro é mais relevante que a abundância em cada estágio.

Palavras-chave: manejo antidistúrbio, manejo tradicional, denso-dependência negativa, regeneração de araucária, manejo em unidades de conservação

2.1.1 Introdução

A distribuição e abundância de populações é determinada por um conjunto de fatores bióticos e abióticos que podem variar de importância de acordo com o sistema de estudo. Em ecótonos campestres-florestais, a frequência de distúrbios e as condições ambientais podem determinar a ocorrência de uma ou outra fisionomia (Bond & Parr, 2010), promovendo ou impedindo a distribuição de suas espécies características. No planalto do sul do Brasil, a araucária [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze – Araucariaceae] é considerada uma espécie chave, que caracteriza a Floresta Ombrófila Mista (floresta com Araucária), floresta que frequentemente forma mosaicos com os campos em altitude mais elevadas (Rambo, 1956). Nessas regiões, distúrbios como fogo e pastejo são frequentes, especialmente em locais onde o manejo tradicional é utilizado. Este tipo de manejo aplicado aos campos de altitude envolve queimadas a cada dois anos para renovar a vegetação campestre e o pastejo extensivo por gado bovino, o que também acaba por eliminar plântulas de espécies lenhosas estabelecidas inclusive da própria araucária, modificando a distribuição de espécies lenhosas (Sühs et al., 2020). Os campos, e as gramíneas que nele são dominantes, são importante alimento para o gado bovino, tornando a pecuária uma atividade muito comum na região (Vargas et al. 2020). Até o final do século XX havia uma expansão do uso do sistema de manejo tradicional, que promove o pastejo em combinação com o fogo (Nabinger et al. 2000). Além disso, este tipo de manejo influencia a regeneração das florestas com araucária adjacentes aos campos (Souza et al. 2008), bem como a estrutura populacional de araucária (Sühs et al. 2021).

Distúrbios, juntamente com o clima e altitude, tipos de solo e afloramentos rochosos foram associados a regeneração das populações de araucária (Vefago et al., 2019), que pode ser mais frequente e abundante em solos profundos (Longhi et al., 2010). Distúrbios como pastejo e fogo podem aumentar o número de clareiras e a abertura do dossel florestal (Sühs et al. 2021). Como também causar a diminuição e desestruturação da serapilheira na floresta. Tanto o pisoteio quanto a herbivoria levam a um aumento da entrada de luz no nível do solo (Pedó et al. 2010). Já a aplicação de manejo antidistúrbio, pode aumentar o adensamento de lenhosas nos campos (Sühs et al., 2020) e conduzir ao fechamento progressivo do dossel nas florestas

(Sühs et al. 2021). Enquanto isso, afloramentos rochosos contribuem com proteção contra o fogo e pastejo (Carlucci et al., 2011). Além disso, a espécie é considerada pioneira-longeva, exigente de luz, com estabelecimento facilitado após distúrbios severos (Souza 2007) e seus adultos dependentes de luz solar plena (Klein, 1984). Mesmo assim, a disponibilidade de luz limita parcialmente a regeneração de araucária (Duarte et al., 2002), que tem a capacidade de ajustar sua morfologia e fisiologia para tolerar o sombreamento (Franco & Dillenburg, 2007), o que possibilita a sobrevivência de jovens a longos períodos de sombra (Souza et al., 2008). Além disso a mortalidade de suas plântulas é menor nas proximidades da borda florestal (Guglielme e Ganade 2006) e seu estabelecimento é menor em direção ao interior da floresta devido ao aumento da predação de sementes e plântulas (Brum, Duarte e Hartz 2010).

Em escala local, um outro ponto a ser considerado é relação entre a densidade da população e seu potencial de crescimento populacional. Quando há uma relação de denso-dependência negativa, que pode regular a regeneração de diversas espécies de plantas (Toriola, Chareyre, e Buttler 1998), plântulas geralmente apresentam melhor desempenho em áreas mais distantes de adultos ou, de modo mais geral, sob baixa densidade de coespecíficos (Comita et al. 2014). Para araucária, em contraste, já foi encontrado maior densidade de plântulas sob alta densidade de adultos da espécie (Brocardo et al. 2018), o que configuraria uma relação de denso-dependência positiva. Tendo em vista a complexa relação entre variáveis ambientais e avaliando as possíveis direções das relações de denso-dependência, se pode entender melhor a regeneração diferenciada de araucária em habitats com mais ou menos luz e em áreas com ou sem distúrbios promovidos pelo gado e fogo (Sühs et al., 2021), influenciando direta ou indiretamente a abundância e a passagem entre diferentes estágios de desenvolvimento da espécie.

Assim, nosso objetivo é avaliar a regeneração de araucária em diferentes condições ambientais com diferentes regimes de distúrbios antropogênicos (pastejo e fogo). Nossa hipótese é de que a abundância dos estágios de desenvolvimento da araucária pode ser modulada por um conjunto de condições ambientais, como a disponibilidade de luz, inclinação do terreno, profundidade do solo e afloramentos rochosos, e diferindo de acordo com o tipo de manejo aplicado ao ambiente. Tendo em vista que a araucária é considerada uma espécie pioneira e de desenvolvimento facilitado em locais ensolarados, esperamos que distúrbios que promovam o aumento da luminosidade favoreçam a regeneração da espécie, mas com a possibilidade de adultos da espécie interferirem na disponibilidade de luz e limitarem a regeneração populacional.

2.1.2 Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no Planalto Serrano Catarinense, sul do Brasil, no Parque Nacional de São Joaquim - PNSJ (Lat 28.19°S, Lon 49,53°W) e arredores. O PNSJ está localizado nos municípios de Bom Jardim da Serra, Urubici, Lauro Müller, Grão Pará e Orleans, totalizando 49.300 hectares, dos quais cerca de 13.000 foram efetivamente indenizados (ou seja, adquiridos pelo governo brasileiro) desde 2006, restando ainda cerca de 50% de propriedades ainda não indenizadas. Os principais tipos de vegetação do PNSJ incluem campos de altitude, Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) e Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica) (Velooso et. al, 1991). O clima da área, registrado na estação meteorológica mais próxima (~30 km; dados de 1961 e 2016), tem precipitação média anual de 1.626 mm.ano⁻¹, uniformemente distribuída ao longo do ano, e temperatura média anual de 13,3°C. A temperatura média mínima do mês mais frio (julho) foi de 6,0°C e a temperatura máxima média do mês mais quente (janeiro) foi de 22,9°C. A temperatura mínima absoluta registrada até 2016 foi de -9,0°C e a temperatura máxima absoluta foi de 31,4°C. Durante o inverno, as geadas são comuns e ocasionalmente neva (INMET). Na região, especialmente nos campos de altitude, as práticas usuais de manejo (=manejo tradicional) consistem na queima dos campos e na retirada de arbustos a cada dois ou três anos para promover a vegetação campestre para a pecuária extensiva de gado bovino, com uma densidade média de 0,4 ± 0,13 animais ha⁻¹ (Sühs et al. 2020a).

Coleta de dados

Instalamos 40 transeções com 100 × 4 m cada, totalizando uma área amostrada de 16.000 m² (1,6 ha). Dos 40 transectos, 18 foram instalados em áreas privadas (não indenizadas), após autorização dos proprietários. Estas áreas estavam sob manejo tradicional, envolvendo distúrbios resultantes da queima dos campos, do pastejo e do pisoteio pelo gado (doravante: “com fogo e pastejo”) tanto nos campos como nas florestas adjacentes. Os outros 22 transectos foram instalados em áreas indenizadas no Parque Nacional de São Joaquim, cujo manejo atual envolve prevenir ativamente esses distúrbios por meio de ações de supressão de incêndios e exclusão do gado (doravante: “sem fogo ou pastejo”, embora ambos os distúrbios não venham sendo completamente evitados). Como a região consiste em várias propriedades privadas, que

variam ligeiramente nas práticas de manejo tradicionais em termos de frequência de queimadas e número de animais por hectare (Sühs et al. 2020), dois transectos foram colocados em cada propriedade. Da mesma forma, dois transectos foram colocados em áreas de antigas propriedades privadas que agora pertencem ao Parque Nacional de São Joaquim e são manejadas sem fogo ou pastejo. Os transectos foram alocados perpendicularmente ao ecótono campo-floresta e centralizados na borda da floresta, com 50 m × 4 m floresta adentro e 50 m × 4 m para fora dela. Os transectos foram dispostos com uma distância mínima de pelo menos 100 m entre si e onde havia uma araucária adulta localizada na borda da floresta, para reduzir os efeitos da limitação de sementes ou de dispersão sobre o recrutamento nas áreas abertas. Em cada transeção, inspecionamos as populações de araucária registrando todos os indivíduos e suas respectivas alturas. Os estágios de desenvolvimento foram posteriormente classificados como: plântula (até 1 m), juvenil I (de 1 m a 3,5 m), juvenil II (de 3,5 m a 6 m e copa não formada) e adultos (acima de 6 m com copa formada e / ou estrutura reprodutiva visível (adaptado de Souza, 2021 e Souza et al., 2008). A cada intervalo de dez metros de cada transeção foram obtidas ainda a profundidade do solo (por perfuração com uma barra de ferro), cobertura por rochas (estimativa visual da % de cobertura do solo por rochas na área total da subdivisão da transeção), abertura do dossel (com fotografias hemisféricas processadas digitalmente para obtenção do total de pixels interceptados por vegetação ou não) e inclinação no terreno (com inclinômetro / aplicativo de celular).

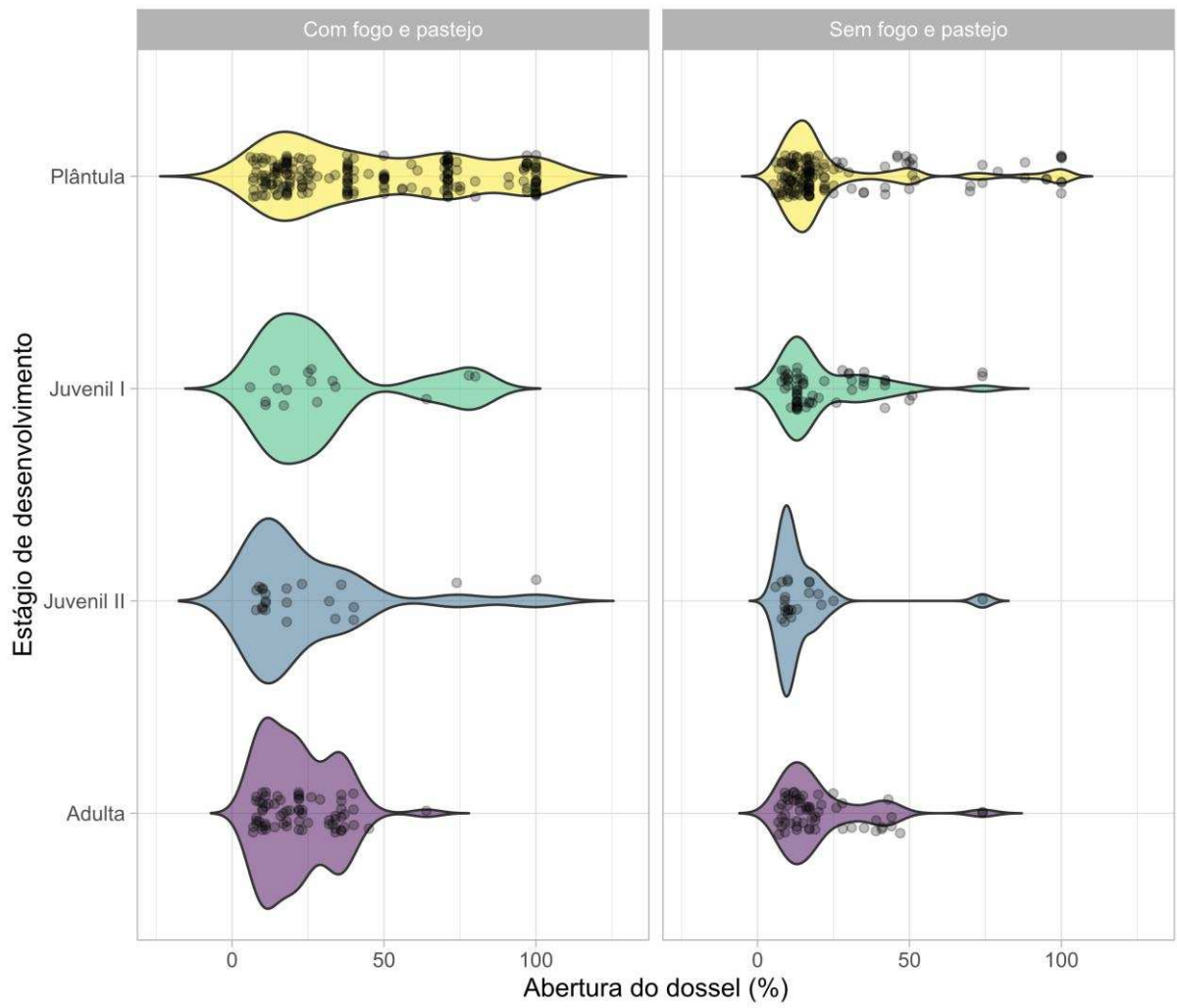
Análise de dados

Para testar nossas hipóteses sobre a regulação da abundância de indivíduos de araucária em diferentes estágios de desenvolvimento, construímos relações hipotéticas entre as condições ambientais e os estágios de desenvolvimento de araucária. Assumindo que as variáveis ambientais de cobertura do dossel, inclinação do terreno, profundidade do solo e afloramentos rochosos atuam de forma direta na regulação da abundância dos estágios de desenvolvimento de araucária, traçamos relações diretas entre elas e a abundância dos diferentes estágios de desenvolvimento da araucária. Porém, as variáveis profundidade do solo e cobertura por rochas foram excluídas após testes preliminares não indicarem relações significativas. Além disso, assumimos que a abundância de indivíduos adultos determina a abertura do dossel e consideramos ainda relações diretas entre a abundância nos distintos estágios de desenvolvimento de acordo com o ciclo de vida da espécie (adultos → plântulas → juvenis I → juvenis II), com exceção da relação juvenis II → adultos que não pode ser

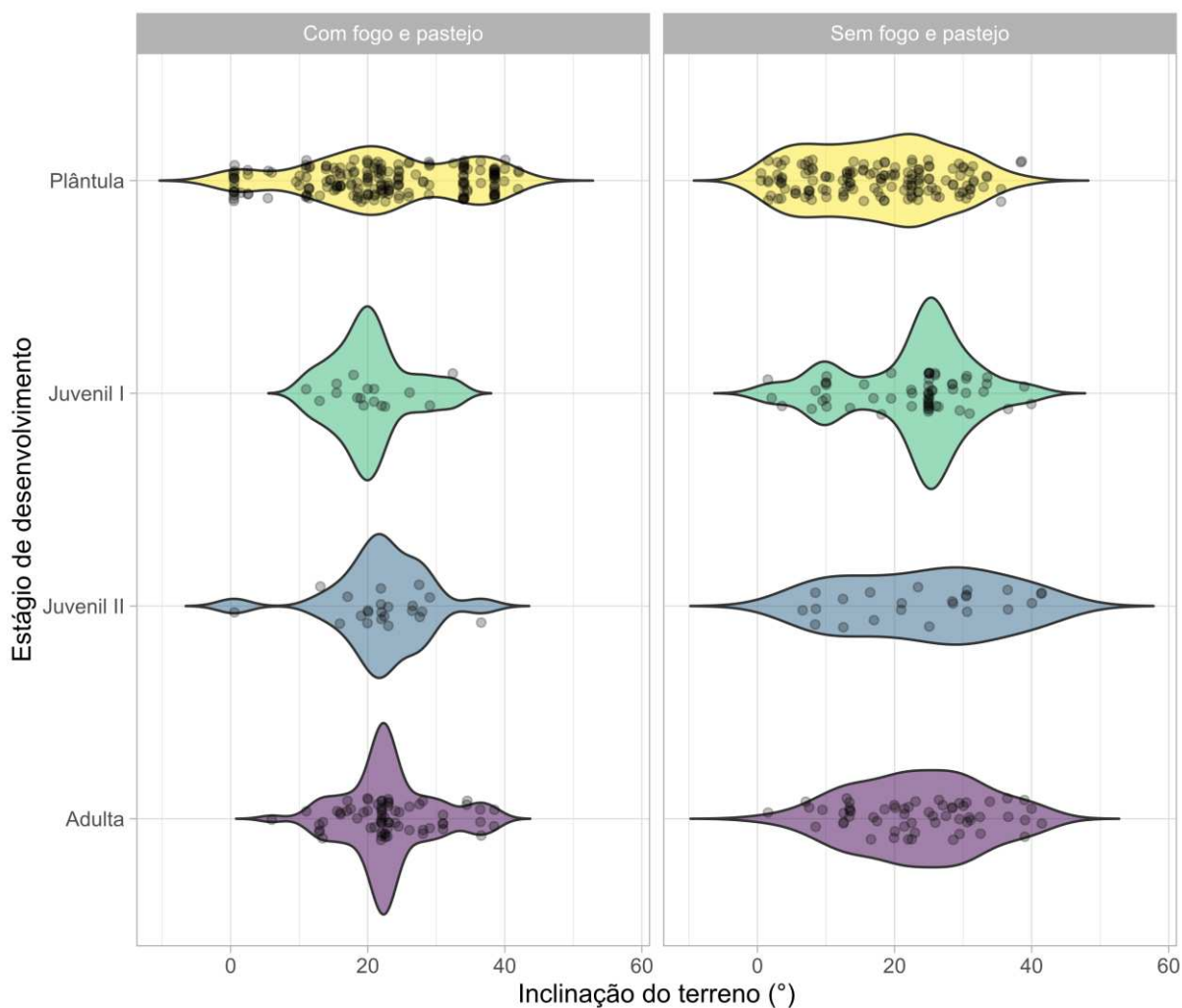
considerada já que geraria circularidade, o que impediria a análise estatística. O ajuste do modelo proposto foi então avaliado tanto para o conjunto completo de dados quanto para os dois subconjuntos, determinados pelo tipo de manejo aplicado às áreas, assim considerando o efeito do regime de distúrbios sobre a população. Não testamos modelos em separado para campo, arbustal e floresta porque nas áreas mais abertas praticamente só foram observadas plântulas (ver SÜHS et al., 2021 para detalhes da estrutura populacional de acordo com os tipos de habitats). Estimamos o suporte fornecido pelos dados aos modelos hipotéticos usando modelos de equações estruturais bayesianas (pacote “blavaan” MERKLE; ROSSEEL, 2018; MERKLE et al., 2021). Como um critério geral para verificar o ajuste dos modelos propostos, computamos a probabilidade preditiva posterior (“posterior predictive probability” ou PPP), onde valores de $PPP > 0,05$ indicam que os dados dão suporte ao modelo. Para validação do modelo, consideramos se a estimativa dos coeficientes convergiu no computo das distribuições posteriores (critério de $\hat{R} < 1,2$; MERKLE; ROSSEEL, 2018; MERKLE et al., 2021).

2.1.3 Resultados

A estrutura populacional de araucária variou dependendo das condições ambientais. O tipo de manejo modifica não somente as condições ambientais, mas também a distribuição e abundância dos estágios de desenvolvimento da araucária (Figs. 1.1 e 1.2). Os estágios de desenvolvimento da araucária tiveram frequência e abundância diferentes de acordo com a abertura do dossel (Fig. 1.1) e a inclinação (Fig. 1.2). Tanto a abertura do dossel quanto a inclinação parecem afetar todos os estágios de desenvolvimento, mas principalmente a abundância dos estágios de plântulas e adultos (Figs. 1.1 e 1.2).



1. 1- Frequência de quatro estágios de desenvolvimento de araucária em função da abertura do dossel e sob o manejo com gado e fogo e sem gado e fogo.

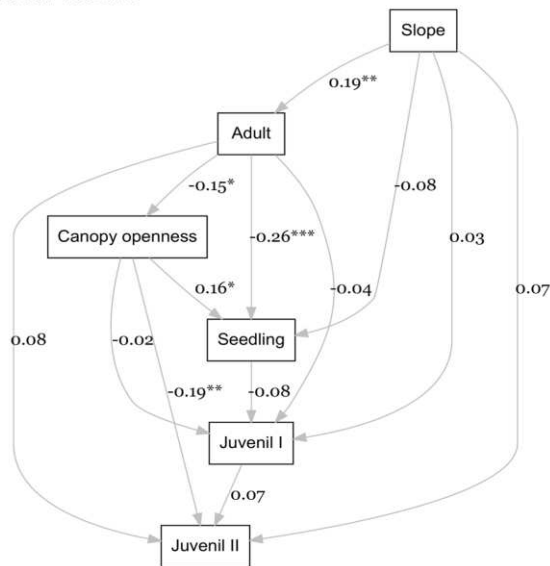


1. 2- Frequência de quatro estágios de desenvolvimento de araucária em função da inclinação do terreno e sob dois tipos de manejo.

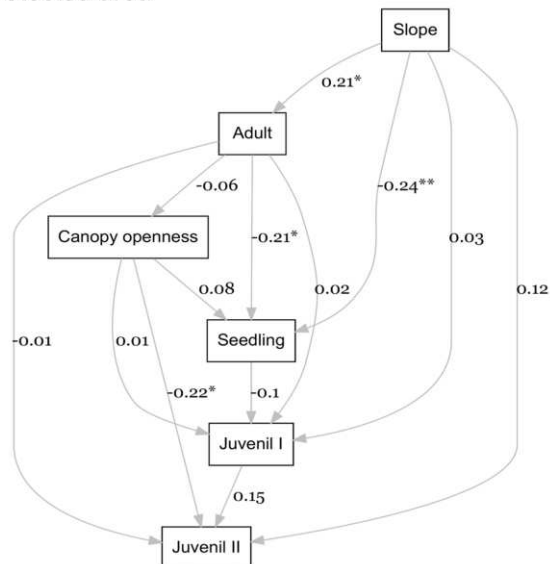
As relações diretas e indiretas propostas entre variáveis ambientais e entre estágios de desenvolvimento de araucária tiveram bom suporte estatístico, com todos os coeficientes alcançando convergência ($\hat{R} < 1.0$), mesmo que nem todas as relações tenham sido estatisticamente relevantes. O suporte foi adequado tanto para o modelo global (análise de equações estruturais bayesiana: PPP = 0,240), quanto para os modelos em separado para áreas com manejo tradicional, com fogo e pastejo (PPP = 0,447), e áreas sem fogo e pastejo (PPP = 0,103), indicando suporte para uma interação entre o tipo de manejo e as relações diretas e indiretas analisadas (Fig. 1.3). Nos modelos, a inclinação afetou a abundância dos estágios de desenvolvimento adulto e plântula de araucária de forma direta, embora estes efeitos sejam positivos para adultos e negativos para plântulas no modelo global e em áreas sem pastejo e

fogo (Fig. 1.3), e de maior magnitude em áreas sem pastejo ou fogo, onde a inclinação do terreno variou mais (Fig. 1.2). Já a abertura do dossel foi menor onde havia mais indivíduos adultos de araucária e, especialmente, em áreas com manejo tradicional (Fig. 1.3), onde a abertura foi mais variável e, em geral, mais alta (Fig. 1.1). Áreas com menor cobertura do dossel tiveram geralmente mais plântulas, mas menos indivíduos do estágio juvenil II, o que foi mais relevante nas áreas com manejo tradicional. Por fim, locais com mais araucárias adultas estiveram associados com menor número de plântulas, sugerindo uma relação de densidade dependência negativa (Fig. 1.3). Já os demais estágios não tiveram associações relevantes entre si, sugerindo que a regulação por variáveis ambientais da passagem de um estágio ao outro é mais relevante que a abundância dos estágios anteriores (Fig. 1.3).

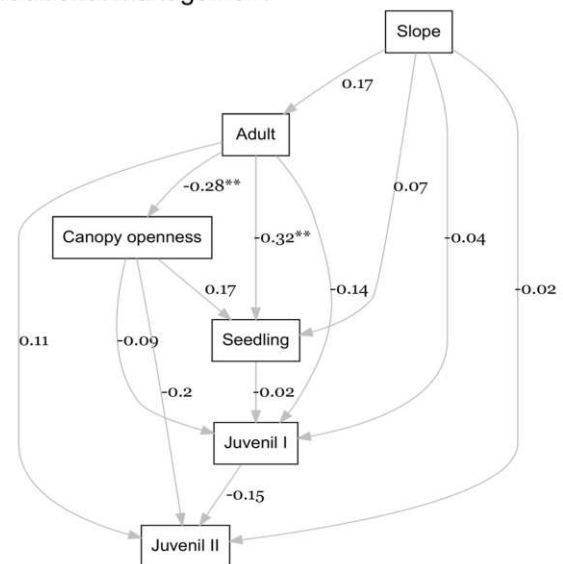
Global results



Protected area



Traditional management



1. 3- Modelos avaliados, incluindo um modelo global, sem diferenciação do tipo de manejo (“Global results”), para áreas sem pastejo e fogo (“Protected area”) e para áreas sob manejo tradicional, com pastejo e fogo (“Traditional management”).

2.1.4 Discussão

Nossa hipótese principal foi corroborada, uma vez que encontramos que a abundância dos estágios de desenvolvimento da araucária e, portanto, a regeneração da espécie, pode ser modulada pelas condições ambientais escolhidas e pelo tipo de manejo que é aplicado. Variáveis ambientais como inclinação e abertura do dossel afetam a abundância dos estágios de desenvolvimento da espécie. Já o tipo de manejo pode ainda modificar as condições ambientais e conseqüentemente a regeneração de araucária. As relações de passagem entre os

estágios apontam certa denso-dependência, especialmente devido à influência negativa dos adultos na abundância de plântulas. As condições ambientais observadas foram diferentes entre os tipos de manejo e afetaram de forma ligeiramente diferente os estágios de desenvolvimento da araucária.

Nas áreas com distúrbios com pastejo e fogo, a abertura do dossel encontrada foi mais variável e, em geral, maior. Áreas sob o regime de distúrbios promovido neste tipo de manejo parecem causar alterações nas condições ambientais (Sühs et al., 2021) e levar a áreas com mais clareiras e maiores aberturas de dossel. Já em áreas sem pastejo e fogo, a abertura do dossel encontrada foi menos variável e, em geral, menor. Diante disso podemos entender que a variação na abertura do dossel em áreas com e sem pastejo e fogo deve ser reflexo do tipo de manejo que é aplicado (Sühs et al., 2021).

A inclinação do terreno foi relacionada principalmente com a abundância de adultos e plântulas, o que ocorreu de forma diferente entre os tipos de manejo. Locais com terreno mais inclinados favorecem o estabelecimento de adultos e desfavorecem o estabelecimento de plântulas, e são mais relevantes em áreas sem pastejo e fogo, onde a inclinação foi mais variável. Já que trechos de floresta com mais regeneração de araucária geralmente são aqueles que passaram por distúrbios (Souza et al. 2008), sejam estes antropogênicos ou não, nossos resultados sugerem que os locais com adensamentos araucárias adultas hoje sofreram distúrbios no passado. Assim, diferenças na abundância de adultos relacionadas com a inclinação do terreno podem ter ocorrido pelo corte de árvores ter sido menos comum em áreas mais íngremes (Souza et al. 2008). De forma complementar, o próprio corte seletivo ocorrido em determinadas áreas antes da criação da unidade de conservação pode ter criado mais clareiras e potencializado o surgimento de espécies pioneiras longevas, como no caso da araucária, que se beneficia destes distúrbios a nível local (Souza et al. 2008). A relação negativa da inclinação com plântulas pode ter ocorrido pelas mudanças na topografia e seu efeito físico da drenagem, uma vez que, por exemplo, locais mais inclinados tendem a ser mais bem drenados (Rodrigues et al., 2007), ou até mesmo que a inclinação modifique a chegada da luz aos estratos inferiores da floresta.

A relação negativa entre adultos e plântulas pode ser como uma relação de denso-dependência negativa. Neste tipo de relação, o aumento na predação de sementes e efeito de patógenos próximo a indivíduos parentais reduzem a chance de sobrevivência de plântulas (Janzen 1970). Evidências vêm sendo acumuladas na forma de relações negativas entre densidade e recrutamento e menores chances de estabelecimento próximo a indivíduos parentais para muitas espécies (Comita et al. 2014). Porém, exceto para plântulas, os demais

estágios de desenvolvimento de araucária não foram relacionados entre si, sugerindo maiores chances de haver regulação ambiental e via distúrbios da passagem de um estágio ao outro, como no caso de a abertura do dossel afetar negativamente o estágio de juvenil II em áreas sem manejo com pastejo e fogo. Por fim, assumindo que indivíduos jovens sobrevivem algum tempo à sombra, mas não indefinidamente (Souza et al., 2008), o tempo entre o estabelecimento inicial e a abertura de clareiras pode gerar um componente estocástico relevante na transição entre estágios iniciais.

Ao corroborar nossa hipótese principal, uma vez que encontramos que a regeneração de araucária foi dependente de condições ambientais favoráveis e que podem ser moduladas pelo tipo de manejo que é aplicado, avançamos no entendimento das complexas relações que regulam populações de uma espécie tão importante como a araucária. Especificamente, encontramos relações entre a inclinação do terreno e a abertura do dossel e a abundância de adultos e plântulas da espécie e que a transição entre estágios aponta a um processo de densodependência, especialmente devido à influência negativa dos adultos na abundância de plântulas, com detalhes dependendo ainda do regime de distúrbios em que a população se encontra. Com base nestes resultados, é possível entender melhor as consequências de aplicar um manejo antidistúrbio como o usado na unidade de conservação estudada e que, conforme os dados sugerem, conduzirá a menor regeneração para *Araucaria angustifolia*. Porém, tendo em vista o quão incerto ainda é o efeito de distúrbios sobre outras espécies, avaliações experimentais e monitoramento de populações são necessários para subsidiar mudanças de manejo.

2.1.5 Agradecimentos

Agradecemos aos proprietários das áreas por autorizarem a coleta nas propriedades. Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela autorização das coletas. Aos colegas do Laboratório de Diversidade e Conservação (divEcon, UFSC) pelas contribuições durante o processo de escrita. À equipe de campo para coleta de dados: Jonata Silveira e Gustavo Lemes. À Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC) pelo suporte físico e financeiro. Ao programa de pesquisa ecológicas de longa duração – Biodiversidade de Santa Catarina (PELD-BISC) pelo apoio logístico e financeiro. À FAPESC, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro através dos editais CNPq/Capes/FAPs/BC-FundoNewton/PELD nº 15/2016 e FAPESC/2018TR0928 e ao “The Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund” (Projeto nº 180520070). À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

CAPES e a Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Estado de Santa Catarina – FAPESC, pelas bolsas de mestrado concedidas a FSR.

2.1.6 Contribuições dos autores

F. S. Rosa elaborou o estudo, coletou os dados, analisou os dados e escreveu a primeira versão do manuscrito. E. L. H. Giehl elaborou o estudo e analisou os dados. R. B. Sühs elaborou o estudo, coletou e analisou os dados. J. Silveira coletou os dados. Todos os autores contribuíram durante a escrita e revisão desta versão do manuscrito.

2.1.7 Referências

- Balduino Rambo. (1956). Os Históricos a Fisionomia Do Rio Grande Do Sul. *Filosofia*, 1–39.
- Barbizan Sühs, R., Hettwer Giehl, E. L., & Peroni, N. (2018). Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. *PLoS ONE*, 13(11), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206805>
- Bond, W. J., & Parr, C. L. (2010). Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143(10), 2395–2404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.012>
- Brocardo, C. R., Pedrosa, F., & Galetti, M. (2018). Forest fragmentation and selective logging affect the seed survival and recruitment of a relictual conifer. *Forest Ecology and Management*, 408, 87–93. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.046>
- Carlucci, M., Teixeira, F., Brum, F., & Duarte, L. (2011). Edge expansion of *Araucaria* forest over southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect. *Community Ecology*, 12(2), 196–201. <https://doi.org/10.1556/ComEc.12.2011.2.7>
- Comita, L. S., Queenborough, S. A., Murphy, S. J., Eck, J. L., Xu, K., Krishnadas, M., Beckman, N., & Zhu, Y. (2014). Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, 102(4), 845–856. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12232>
- Duarte, L. S., Dillenburg, L. R., & Rosa, L. M. G. (2002). Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*, 50(6), 741–751. <https://doi.org/10.1071/BT02027>
- Franco, A. M. S., & Dillenburg, L. R. (2007). Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucária angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. *Hoehnea*, 34(2), 135–144. <https://doi.org/10.1590/s2236-89062007000200002>

- Henrique Pimenta Veloso, Antonio Lourenço Rosa Rangel Filho, J. C. A. Lima. (1991). *Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal*.
- Inoue, M. T., Galvão, F., & Torres, D. V. (2006). ESTUDO ECOFISIOLÓGICO SOBRE *Araucaria angustifolia* (Bert) O. Ktze.: FOTOSÍNTESE EM DEPENDÊNCIA À LUZ NO ESTÁGIO JUVENIL. *FLORESTA*, 10(1). <https://doi.org/10.5380/rf.v10i1.6239>
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. <https://doi.org/10.1086/282687>, 104(940), 501–528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Klein, R. M. (1984). Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil. *Sellowia*, 36(36), 5–54.
- Longhi, S. J., Brena, D. A., Ribeiro, S. B., Gracioli, C. R., Longhi, R. V., & Mastella, T. (2010). Fatores ecológicos determinantes na ocorrência de *Araucaria angustifolia* e *podocarpus lambertii*, na Floresta Ombrófila Mista da FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciencia Rural*, 40(1). <https://doi.org/10.1590/s0103-84782009005000220>
- Merkle, E. C., Fitzsimmons, E., Uanhoro, J., & Goodrich, B. (2021). Efficient Bayesian Structural Equation Modeling in Stan. *Journal of Statistical Software*, 100(6), 1–22. <https://doi.org/10.18637/JSS.V100.I06>
- Merkle, E. C., & Rosseel, Y. (2018). blavaan: Bayesian Structural Equation Models via Parameter Expansion. *Journal of Statistical Software*, 85, 1–30. <https://doi.org/10.18637/JSS.V085.I04>
- Mistry, J., Schmidt, I. B., Eloy, L., & Bilbao, B. (2018). New perspectives in fire management in South American savannas: The importance of intercultural governance. *Ambio*, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1054-7>
- Rodrigues, L. A., Carvalho, D. A. de, Oliveira Filho, A. T. de, & Curi, N. (2007). Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, em Luminárias, MG. *Revista Árvore*, 31(1), 25–35. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622007000100004>
- Silva, L. C. R., & Anand, M. (2011). Mechanisms of *Araucaria* (Atlantic) Forest Expansion into Southern Brazilian Grasslands. *Ecosystems*, 14(8), 1354–1371. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9486-y>
- Souza, A. F. (2007). Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology*, 32(5), 524–533. <https://doi.org/10.1111/J.1442-9993.2007.01724.X>

- Souza, A. F. (2021). A review of the structure and dynamics of araucaria mixed forests in southern Brazil and northern Argentina. In *New Zealand Journal of Botany* (Vol. 59, Issue 1, pp. 2–54). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2020.1810712>
- Souza, A. F., Forgiarini, C., Longhi, S. J., & Brena, D. A. (2008). Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. *Acta Oecologica*, 34(2), 221–232. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.05.013>
- Sühs, R. B., Giehl, E. L. H., & Peroni, N. (2018). Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. *PLOS ONE*, 13(11), e0206805. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206805>
- Sühs, R. B., Giehl, E. L. H., & Peroni, N. (2020). Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. *Scientific Reports*, 10(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-57564-z>
- Sühs, R. B., Rosa, F. S., Silveira, J., Peroni, N., & Giehl, E. L. H. (2021). The influence of fire and cattle grazing on Araucaria population structure in forest-grasslands mosaics. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 281, 151853. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151853>
- Toriola, D., Chareyre, P., & Buttler, A. (1998). Distribution of primary forest plant species in a 19-year old secondary forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 14(3), 323–340. <https://doi.org/10.1017/S026646749800025X>
- Vefago, M. B., da Silva, A. C., Cuchi, T., dos Santos, G. N., da Silva Nunes, A., Rodrigues Júnior, L. C., Lima, C. L., Gross, A., de Vargas Kilca, R., & Higuchi, P. (2019). What explains the variation on the regenerative component dynamics of Araucaria Forests in Southern Brazil? *Scientia Agricola*, 76(5), 405–414. <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2017-0304>

2.2 CAPÍTULO 2: EFEITO DO FOGO, REGIME DE DISTÚRBIOS E CONDIÇÕES AMBIENTAIS SOBRE A COMUNIDADES DE PLANTAS LENHOSAS SOB EFEITO FACILITADOR DE *ARAUCARIA ANGUSTIFOLIA* NO SUL DO BRASIL

Autores: Fernando da Silva Rosa, Rafael Barbizan Sühs, Eduardo L. Hettwer Giehl

RESUMO

No planalto do sul do Brasil, comunidades de plantas lenhosas tendem a ser desfavorecidas sob regimes de distúrbios regulares com queimadas prescritas e pastejo por gado bovino. Já araucárias adultas atuam como facilitadoras, levando ao adensamento e aumento da diversidade de comunidades lenhosas sob suas copas. O que ainda se desconhece é o efeito de incêndios, que embora menos frequentes, podem ter grande intensidade e afetar a dinâmica destas comunidades. Aqui nosso objetivo foi avaliar como incêndios de grande intensidade ocorridos dentro de uma unidade de conservação afetaram a interação entre os efeitos previamente descritos para os regimes de distúrbios e a facilitação promovida por araucárias adultas sobre a diversidade, composição e abundância de plantas lenhosas. Nossa hipótese foi de que incêndios desestruturaram as comunidades de plantas lenhosas sob a copa de araucárias, reduzindo a abundância e riqueza e alterando a composição de espécies destas comunidades e anulando o efeito facilitador das araucárias. O estudo foi realizado em áreas do Parque Nacional de São Joaquim (PNSJ), uma unidade de conservação onde o pastejo por gado bovino e o fogo são impedidos, e em uma propriedade privada adjacente ao PNSJ, onde os dois distúrbios fazem parte do manejo tradicional. Os dados foram coletados em dois locais distintos e repetidos em dois momentos no tempo. A primeira coleta foi realizada entre 2015-2016, sendo repetida em janeiro de 2021 após incêndios de grande intensidade que ocorreram em 2020. Os dados foram coletados sob e fora da área de influência das copas de araucárias, resultando em amostras pareadas. Em cada amostra, registramos a identidade e o número de indivíduos de espécies lenhosas com 30 a 200 cm de altura. Como indicador da intensidade do fogo coletamos a altura das queimaduras deixadas no tronco das araucárias. Como covariáveis, registramos a cobertura do solo por rochas, por arbusto e o volume de grama em quatro quadrados ($0,5 \times 0,5$ m) instalados em cada amostra. Para testar nossa hipótese, usamos modelos lineares generalizados mistos (GLMM), tendo a riqueza de espécies ou abundância de plântulas lenhosas em função do tipo de manejo, copa das araucárias, altura do fogo e covariáveis. Para avaliar como a composição de espécies da comunidade respondeu aos fatores mencionados, usamos modelos lineares generalizados multivariados (GLMmv). Nossa hipótese foi corroborada uma vez que encontramos a abundância total e riqueza de espécies diminuí com a altura do fogo, além desta variável estar relacionada com diferenças de composição nas comunidades lenhosas. Além disso, os efeitos do fogo foram aparentemente ampliados pela cobertura por arbustos (efeitos mais negativos onde a cobertura era maior antes do fogo) e pela cobertura do solo por rochas (efeitos menos negativos onde a cobertura por rochas era maior).

Palavras-chave: facilitação, fogo, manejo e conservação

2.2.1 Introdução

A organização de comunidades envolve a resposta de cada espécie às condições ambientais, regime de distúrbios, interações bióticas e outros fatores (Vellend 2010). Estes fatores podem ainda se retroalimentar (HilleRisLambers et al. 2012), com interações bióticas como a facilitação modificando condições ambientais (Korndörfer et al., 2015) ou com a presença de certas espécies potencializando distúrbios como a incidência e frequência de fogo (ex.: gramíneas C4; Simon et al. 2009). O regime de distúrbios pode ainda ser influenciado pelo manejo dos ambientes por humanos e interagir com os demais fatores, por exemplo, mediando o efeito da facilitação (Sühs et al. 2018). Assim, estes fatores e suas interações podem alterar a seleção de espécies e resultar em comunidades distintas em termos de tamanho, diversidade e composição de espécies.

Diferentes fatores podem atuar sobre comunidades em escalas espaciais distintas. Por exemplo, em uma escala regional, o clima define o conjunto regional de espécies (Silva et al., 2017). Em uma escala local, são preponderantes os efeitos de distúrbios ou da disponibilidade de propágulos e dispersores (Toriola et al., 1998), assim como interações bióticas, como a facilitação ou a competição por recursos na comunidade (Callaway 2014). A facilitação é um processo que altera o ambiente e pode mitigar estressores potencialmente limitantes, criando assim habitats adequados para outras espécies (Stachowicz 2012). Já a competição entre plantas resulta em uma interação com efeitos negativos mútuos (Connell 1990). Por exemplo, os arbustos do gênero *Baccharis* (Asteraceae) parece ter capacidade de colonizar campos de altitude, vencendo a competição com as espécies herbáceas campestres (Dechoum et al. 2018). Estes arbustos, juntamente com as gramíneas, podem favorecer o acúmulo de biomassa inflamável (Pillar 2003), o que pode desfavorecer espécies lenhosas após a ocorrência de fogo. Desta forma, distúrbios são capazes de moldar desde comunidades até a paisagem.

No cerrado brasileiro ou nas savanas africanas, distúrbios como fogo ou pastejo por grandes herbívoros desfavorecem o estabelecimento de vegetação lenhosa densa (Bond & Keeley, 2005). Assim, em ecótonos campestres-florestais, a frequência de distúrbios pode determinar, junto com condições ambientais, a ocorrência de uma ou outra fisionomia (Bond & Parr, 2010). Como consequência, o manejo de ambientes pela promoção de distúrbios como fogo e pastejo desfavorece a ocorrência de arbustos e/ou outras plantas lenhosas (Sühs et al. 2020a) e favorece espécies que ocorrem em ambientes com clareiras, como a araucária (Souza 2008). Mudanças no tipo de manejo, como o impedimento de distúrbios, pode levar ao adensamento de arbustos, especialmente em campos de altitude (Sühs et al., 2020). Distúrbios

resultantes de manejo que incluem pastejo por gado bovino, por meio da herbivoria e do pisoteio, e fogo, levam a um aumento da entrada de luz no nível do solo (Pedó, Freitas, e Hartz 2010). Além disso, queimadas visando o rebrote da vegetação campestre eliminam plântulas de espécies lenhosas (Sühs et al., 2020). Estes distúrbios podem interagir com o efeito facilitador da araucária quando este tipo de manejo é aplicado (Sühs et al., 2018). Contudo, outros fatores podem também influenciar a dinâmica da floresta e das espécies lenhosas.

O efeito facilitador da araucária envolve a promoção da chegada e estabelecimento de outras espécies de plantas florestais em meio a vegetações abertas (Duarte et al. 2006). Esta facilitação favorece especialmente as comunidades lenhosas que crescem sob copas de araucárias adultas por sua capacidade de modificar a incidência de luz, a temperatura e a disponibilidade de nutrientes do solo (Korndörfer et al. 2015). Porém esse efeito facilitador pode também interagir com distúrbios, como os causados pelo tipo de manejo que é aplicado, alterando as condições ambientais e modificando a estrutura da comunidade beneficiária (Sühs et al., 2018). Estes distúrbios juntamente com o clima e altitude, solos e a altura dos afloramentos rochosos podem ainda favorecer a regeneração das populações de araucária (Carlucci et al., 2011, Vefago et al., 2019).

Distúrbios antropogênicos causados principalmente pela extração de madeira, pecuária extensiva e queimadas empobreceram diversos fragmentos florestais (Vibrans et al. 2011). A ocorrência do fogo em ecossistemas sensíveis a ele implica em efeitos negativos à diversidade e aos serviços ecossistêmicos, mas estes efeitos dependem de quando, onde e como ele ocorre (Fidelis 2020). Neste sentido, ações antropogênicas com consequências negativas sobre a biodiversidade ampararam a criação de unidades de conservação com restrições a atividades humanas (Jenkins e Joppa 2009). Essas restrições mudam o regime de distúrbios ou por impedir distúrbios indesejados, ou por modificar sua frequência e/ou intensidade. Como exemplo, muitas unidades de conservação foram criadas objetivando impedir a derrubada de árvores e aplicar políticas de “fogo zero”, mesmo que em ecossistemas propensos ao fogo (Mistry et al., 2018). Por um lado, este tipo de estratégia possibilita a recuperação de áreas florestais degradadas no passado e de populações de espécies intensivamente exploradas no passado, como é o caso da araucária (Vibrans et al., 2011). Por outro lado, o manejo por evitação de distúrbios pode favorecer o acúmulo de biomassa inflamável, especialmente em ecossistemas campestres (Pillar, 2003), aumentando o risco de incêndios de grande intensidade (Behling & Pillar, 2007) podendo levar a efeitos mais intensos, severos e extensos com potenciais efeitos negativos sobre a biodiversidade (Berlinck e Batista 2020).

A evitação de distúrbios em unidades de conservação no Planalto Serrano Catarinense tem permitido que araucárias se estabeleçam nos campos de altitude adjacentes às florestas (Sühs et al., 2021) e em pastagens que antes eram florestas (Sühs et al., 2018). Especialmente no último caso, araucárias adultas levam a um aumento da abundância e riqueza de espécies lenhosas (Sühs et al., 2018), atuando como facilitadoras para uma comunidade de plantas lenhosas beneficiárias. Recentemente estas mesmas áreas foram atingidas por incêndios após cerca de uma década sem registro de fogo, possibilitando uma oportunidade rara de estudar o efeito destes eventos sobre o sistema e a comparação com sistemas-controle, onde é aplicado o manejo tradicional, caracterizado por queimadas a cada 1-2 anos e pastejo por gado bovino.

Diante disto, nosso objetivo foi avaliar o efeito de incêndios após longo período sem queimadas em um sistema que contrasta diferentes dois tipos de manejo e, portanto, dois regimes de distúrbios (com fogo e com pastejo vs. sem fogo e sem pastejo), sobre comunidades de plantas lenhosas beneficiárias da facilitação por araucárias adultas. Nossa hipótese é de que incêndios deste tipo, caracterizados por fogo de grande severidade dado o longo período de acúmulo de biomassa inflamável, desestruturam a comunidade de plantas lenhosas, levando à redução da abundância e diversidade destas, bem como mudanças na composição de espécies. Além disso, como já observado anteriormente por Sühs et al. (2018), esperamos que o efeito facilitador de araucária seja regulado pelo tipo de manejo aplicado a diferentes áreas.

2.2.2 Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado na região serrana do sul do Brasil (Planalto Serrano Catarinense), no Parque Nacional de São Joaquim (PNSJ - Lat 28,19°S, Lon 49,53°W) e arredores. O PNSJ está localizado nos municípios de Bom Jardim da Serra, Urubici, Lauro Müller, Grão Pará e Orleans, totalizando 49.300 hectares, dos quais cerca de 13.000 foram efetivamente protegidos (ou seja, adquiridos pelo governo brasileiro) desde 2006. Os principais tipos de vegetação do Parque incluem campos de altitude, Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) e Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica) (Veloso et. al, 1991). Nos arredores, há ainda propriedades privadas com ambiente e manejo semelhante às áreas atualmente incluídas no Parque (Sühs et al. 2020). O clima da área, registrado na estação meteorológica mais próxima (~30 km; dados de 1961 e 2016), tem precipitação média anual de 1.626 mm ano⁻¹, uniformemente distribuída ao longo do ano, e temperatura média anual de 13,3°C. A temperatura média mínima do mês mais frio (julho) foi de 6,0°C e a temperatura

máxima média do mês mais quente (janeiro) foi de 22,9°C. A temperatura mínima absoluta registrada até 2016 foi de -9,0°C e a temperatura máxima absoluta foi de 31,4°C. Durante o inverno, as geadas são comuns e ocasionalmente neva (INMET 2017). Especialmente nos campos de altitude da região, as práticas usuais de manejo (“manejo tradicional”) consistem na queima dos campos a cada dois ou três anos e na retirada de arbustos para promover a vegetação campestre para a pecuária extensiva (Sühs et al. 2020). As áreas amostradas são geograficamente próximas (~800 m de distância) e são semelhantes no clima (subtropical úmido), tipo de solo, altitude (~1.450 m acima do nível do mar), vegetação (mosaico de campo e arbustal entre araucárias adultas), inclinação do terreno tem declive e face de exposição solar, de forma que não há muita diferença ambiental entre os locais.

Coleta de dados

Os dados foram coletados em dois locais e repetidos em dois momentos no tempo. A primeira coleta ocorreu entre 2015-2016 (Sühs et al., 2018) e a segunda repetiu os mesmos procedimentos em janeiro de 2021. A segunda coleta foi realizada após incêndios de grande intensidade que ocorreram nos meses de maio e setembro do ano de 2020. Um dos locais de coleta está situado dentro do Parque Nacional de São Joaquim (Lat 28,142°S, Lon 49,631°W) e tem sido manejado sem fogo ou pastejo desde 2008 (Sühs et al. 2018). O outro local fica situado em propriedades privadas situados nos arredores do Parque, mas fora dos limites do mesmo (Lat 28,142°S, Lon 49,644°W), e onde é aplicado o manejo tradicional mencionado acima. Os locais foram manejados similarmente (com fogo e pastejo) até 2006, quando um dos locais foi transformado em unidade de conservação e passou a ser manejado de forma a evitar o fogo ou o pastejo por gado bovino (Sühs et al., 2018). Neste manejo fogo é um distúrbio promovido visando ao rebrote da vegetação campestre que serve de alimento para o gado, embora elimine também plântulas de espécies lenhosas estabelecidas (Sühs et al. 2020). Assim, ele favorece as gramíneas e formação ou manutenção dos campos (Scholes et al. 1997; Zandavalli et al. 2015), influenciando na dinâmica de funcionamento do sistema campo-floresta (Overbeck et al. 2007; Pillar 2003).

Araucárias adultas isoladas (> 20 cm DAP) foram selecionadas aleatoriamente nos dois locais, totalizando 212 indivíduos no local manejado sem fogo ou pastejo e 108 sob manejo tradicional, com fogo e pastejo. Essa diferença de amostragem ocorreu porque o local com manejo tradicional tinha menos araucárias que satisfizessem os critérios de amostragem: que as araucárias deveriam ser adultas e a araucária mais próxima deveria estar a pelo menos 10 m de distância (Duarte al., 2006). A área abrangida pelos levantamentos corresponde a aproximadamente 8 ha na unidade de conservação e 5 ha no local com manejo tradicional. Os dados ambientais e de vegetação foram coletados sob as copas de araucárias e logo ao lado da área de influência destas, fora das copas (doravante “áreas sem árvores”), resultando em amostras pareadas. As amostras em áreas sem árvores foram colocadas a dois metros dos limites da copa da araucária amostrada, em direções aleatórias (por sorteio de pontos cardeais), e sem influência da copa de nenhuma outra árvore. A área de cada amostra sem árvores foi ajustada para coincidir com a área amostrada abaixo da copa da araucária correspondente. Para padronização posterior, também registramos a área amostral efetiva em cada amostra. Como medida para aferir a severidade do fogo usamos marcas deixadas pelos incêndios nos troncos das araucárias avaliadas, onde a altura das marcas recentes serviu como indicador da severidade do fogo em cada par de amostras (Keeley 2009). Em cada amostra, registramos a identidade e o número de indivíduos de cada plântula de espécies lenhosas regenerantes, no intervalo de 30 a 200 cm de altura.

As espécies foram identificadas no campo ou coletadas para identificação usando literatura científica. A nomenclatura e classificação das espécies seguiu a lista da Flora do Brasil (Flora do Brasil 2020). Para avaliar o papel de covariáveis que também podem afetar o estabelecimento de plantas lenhosas, instalamos quatro quadrados ($0,5 \times 0,5$ m) em cada amostra, que foram colocados em direção aos pontos cardeais geográficos, tanto abaixo das copas quanto nas áreas sem árvores amostradas. Nos quadrados, contabilizamos e registramos a cobertura por rochas, pelo arbusto localmente mais dominante (*Baccharis uncinella*), e por gramíneas e outras herbáceas graminoides. Além disso, a altura média das gramíneas foi medida em cada quadrado (precisão de 1 cm) e o volume de grama estimado como o produto entre a cobertura por gramíneas e altura média destas. Em seguida, os dados coletados nos quadrantes foram agregados por amostra.

Análise de dados

Construímos modelos lineares generalizados mistos (GLMM), tendo a riqueza de espécies ou abundância de plântulas lenhosas como variável de resposta. Utilizamos como variáveis explicativas (efeitos fixos) a altura do fogo, o tipo de manejo (com pastejo e fogo vs. sem pastejo e fogo) e a influência da copa da araucária (sob a copa de araucárias adultas vs. áreas adjacentes fora da área de influência da copa de araucárias ou outras árvores adultas), bem como interações entre estas variáveis. Incluímos ainda como efeitos fixos nas análises, as covariáveis cobertura por arbustos, cobertura por rochas e volume de gramíneas. Incluímos como efeito aleatório cada par de amostras, que agregou as informações coletadas sob a copa e ao lado de cada araucária nos dois momentos no tempo. Para contabilizar as variações no tamanho da amostra, usamos o logaritmo da área amostrada em cada bloco como “offset” nos modelos. Os modelos tiveram a seguinte formulação básica:

$$\text{abundância ou riqueza} \sim (\text{altura do fogo} \times \text{influência da copa} \times \text{tipo de manejo}) + (\text{cobertura por rocha} + \text{cobertura por arbusto} + \text{volume de grama}) + \text{offset (área amostrada)} + (1 \mid \text{Bloco})$$

Pela análise gráfica exploratória dos resíduos dos modelos, identificamos que a distribuição binomial negativa se ajustou aos dados de abundância e riqueza. Para a seleção de efeitos fixos relevantes nos modelos, usamos o critério de informação de Akaike (AIC). A validação dos modelos foi feita por análise dos resíduos usando o pacote “DHARMA” (Hartig, 2022) no ambiente R (R Core Team, 2022).

Também construímos modelos lineares generalizados multivariados (GLMmv) com a matriz de abundância das espécies como variável resposta. Para estes modelos usamos como variáveis explicativas (efeitos fixos) a altura do fogo, o tipo de manejo e a influência da copa da araucária. Para contabilizar as variações no tamanho da amostra, usamos o logaritmo da área amostrada como “offset” nos modelos. Os modelos tiveram a seguinte formulação básica:

$$\text{composição de espécies} \sim \text{altura do fogo} + \text{influência da copa} + \text{tipo de manejo} + \text{offset (área amostrada)}$$

Pela análise gráfica exploratória dos resíduos dos modelos, identificamos que a distribuição binomial negativa se ajustou aos dados de abundância da matriz de composição de espécies.

Para atender às especificidades do delineamento amostral, estes modelos ainda tiveram suas permutações controladas, permutando apenas blocos inteiros entre locais para avaliar o efeito do tipo de manejo e dentro de blocos para avaliar o efeito das copas e dos incêndios. A significância das relações foi calculada com base em 10.000 permutações e por meio de reamostragem “PIT-trap”. Empregamos a estatística da razão da verossimilhança (LR, de “likelihood-ratio”) nesse procedimento. Para seleção dos efeitos fixos a serem mantidos, usamos a soma do critério de informação de Akaike (AIC) para o conjunto de espécies avaliadas. A validação gráfica foi feita pela análise dos resíduos (Zuur et al., 2009). Estas análises foram realizadas com o pacote “mvabund” (Wang et al. 2012) no ambiente R (R Core Team, 2022).

2.2.3 Resultados

2.2.3.1 Variáveis ambientais

A extensão das áreas afetadas pelo fogo não ocorreu de forma homogênea. Por mais que os incêndios tenham atingido grande intensidade, porções da área manejada com pastejo e fogo e áreas manejadas sem pastejo e fogo não foram atingidas (Fig 2.1). Nas áreas em que o fogo ocorreu foi possível observar como a altura atingida variou. A severidade do fogo foi correlacionada com o aumento da cobertura por arbustos e com a redução do volume de gramíneas (Fig 2.1), mas foi reduzida com o aumento da cobertura por rochas (Fig 2.1). Estes resultados ficaram dentro do esperado, tendo em vista a coleta dos dados pouco tempo após o fogo.

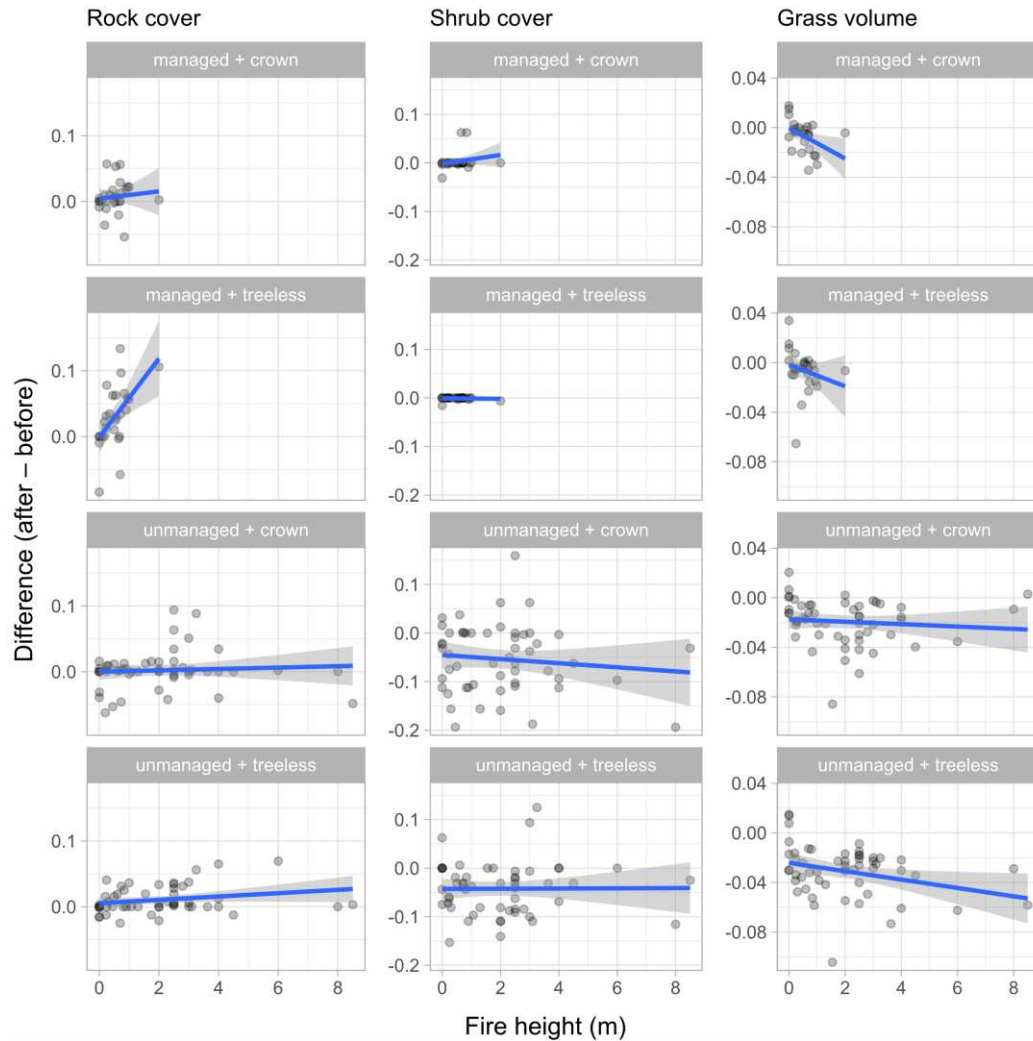


Figura 2. 1. Diferenças na cobertura de rochas, cobertura de arbustos e volume de grama (depois – antes do incêndio) em função da intensidade do fogo (altura do fogo). As linhas indicam a tendência, com base em uma regressão linear simples, em cada situação.

2.2.3.2 Abundância total da comunidade de plantas

Quanto às respostas mais gerais da comunidade de lenhosas regenerantes, encontramos menor abundância total em todas as condições após os eventos de fogo (Tabela anexo), sendo que o fogo ocorreu em 143 de 160 amostras. Mas a maior redução na abundância ocorreu em áreas sem pastejo e fogo, e fora área de influência das copas de araucárias (37% de redução vs. 3% com pastejo e fogo e sob copas de araucária; Fig. 2.2). Além disso, a riqueza média reduziu de 16 para 11 espécies, com reduções mais comuns acontecendo sob as copas de araucárias adultas (Fig. 2.2).

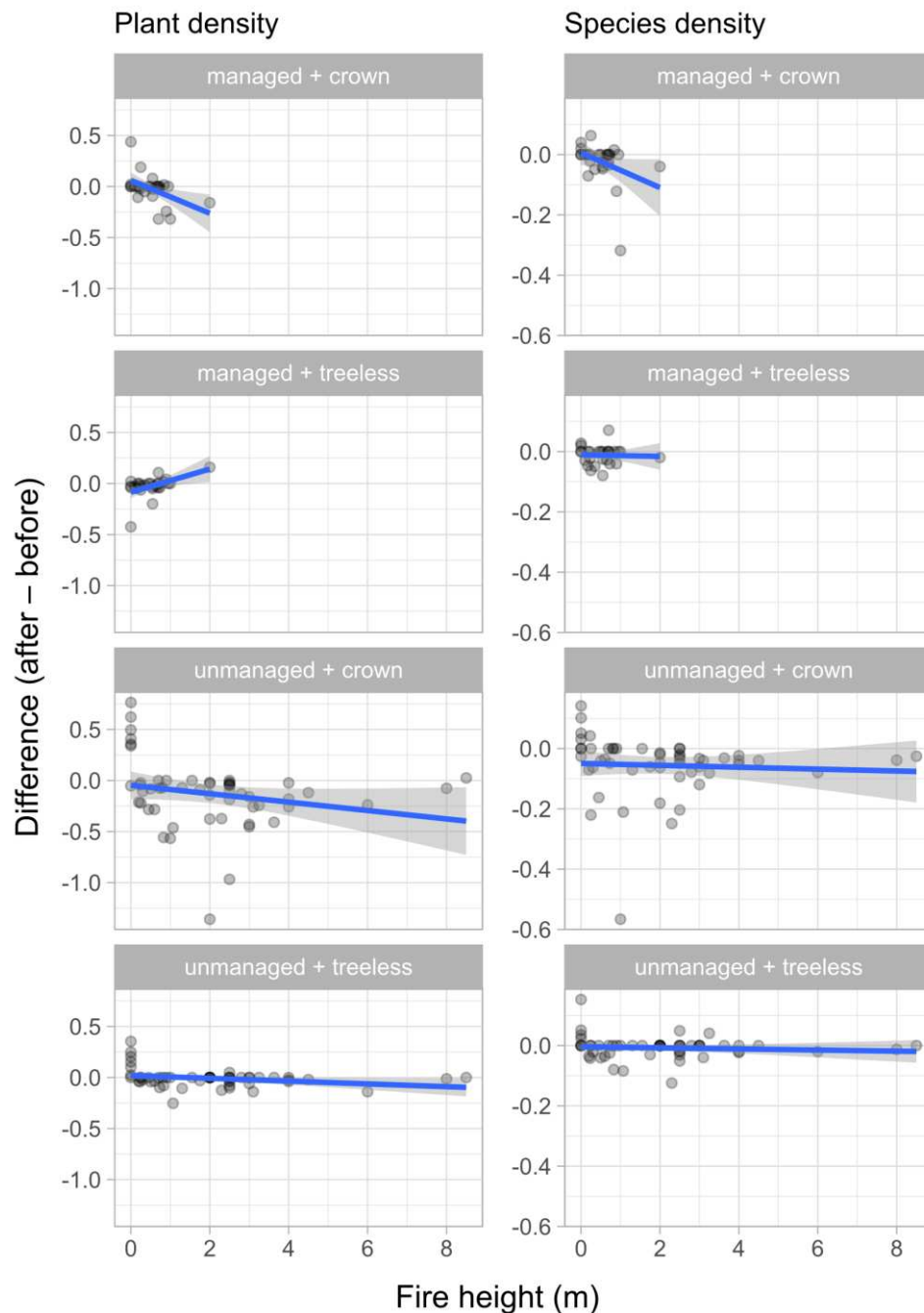


Figura 2. 2. Diferenças na densidade total e na densidade de espécies de plantas lenhosas (depois – antes do incêndio) em função da intensidade do fogo (altura do fogo). As linhas indicam a tendência, com base em uma regressão linear simples, em cada situação.

A abundância de indivíduos por bloco diminuiu com a altura alcançada pelo fogo ($Z = -3,484$; $P = 0,001$; Fig. 2.2). De forma adicional, a abundância diminuiu com a interação entre a altura do fogo e a cobertura de arbustos ($Z = -2,590$; $P = 0,009$), sugerindo que os arbustos podem ser uma fonte importante de combustível para que maiores intensidades de fogo sejam alcançadas (Fig. 2.3). Sob a copa da araucária houve maior abundância de indivíduos lenhosos

do que em áreas fora do raio de suas copas, demonstrando o efeito facilitador das araucárias adultas ($Z = 8,756$; $P < 0,001$; Fig. 2.4). Porém, quando a copa da araucária estava sob manejo com gado e fogo, o efeito facilitador da araucária diminuiu ($Z = -3,643$; $P < 0,001$), se tornando praticamente irrelevante (Fig. 2.4). Além disso, houve interação entre a cobertura por rocha e altura do fogo ($Z = 2,486$; $P = 0,013$), com efeitos mais negativos da altura do fogo sobre a abundância quando a cobertura por rochas era menor (Fig. 2.5). Já o volume de herbáceas gramínoides não foi relevante para explicar diferenças na abundância de plantas lenhosas.

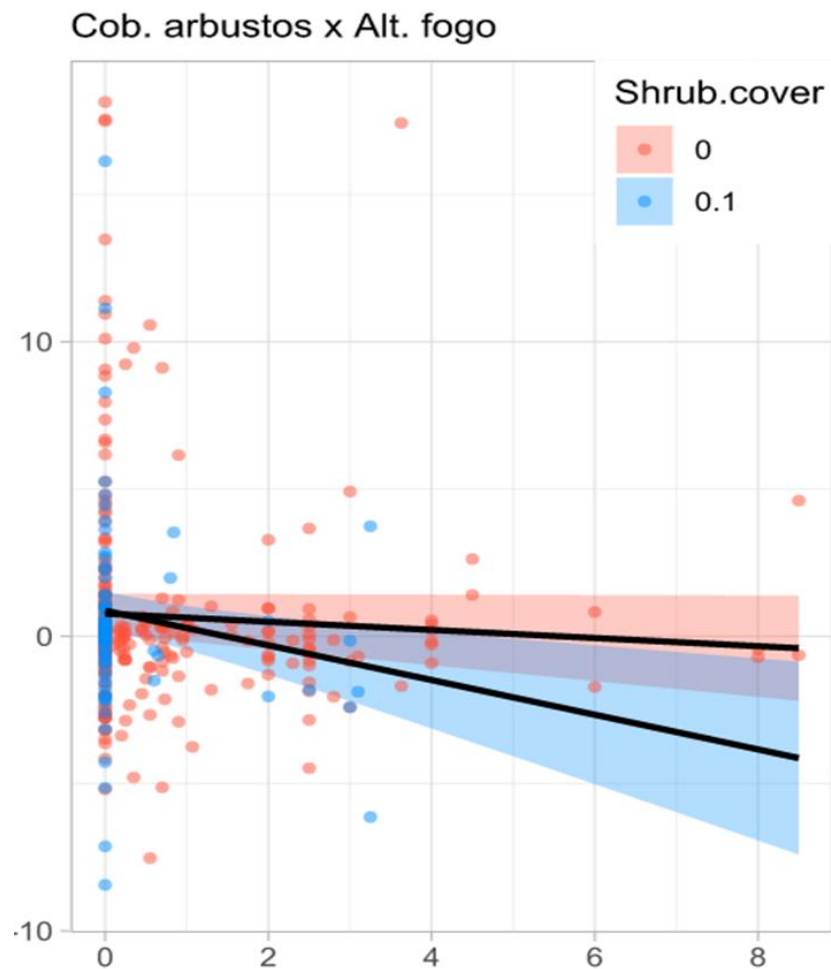


Figura 2.3. Abundância pela altura do fogo. A linha preta indica a tendência com amostras com valores em zero e a outra valores acima de zero para cobertura por arbustos.

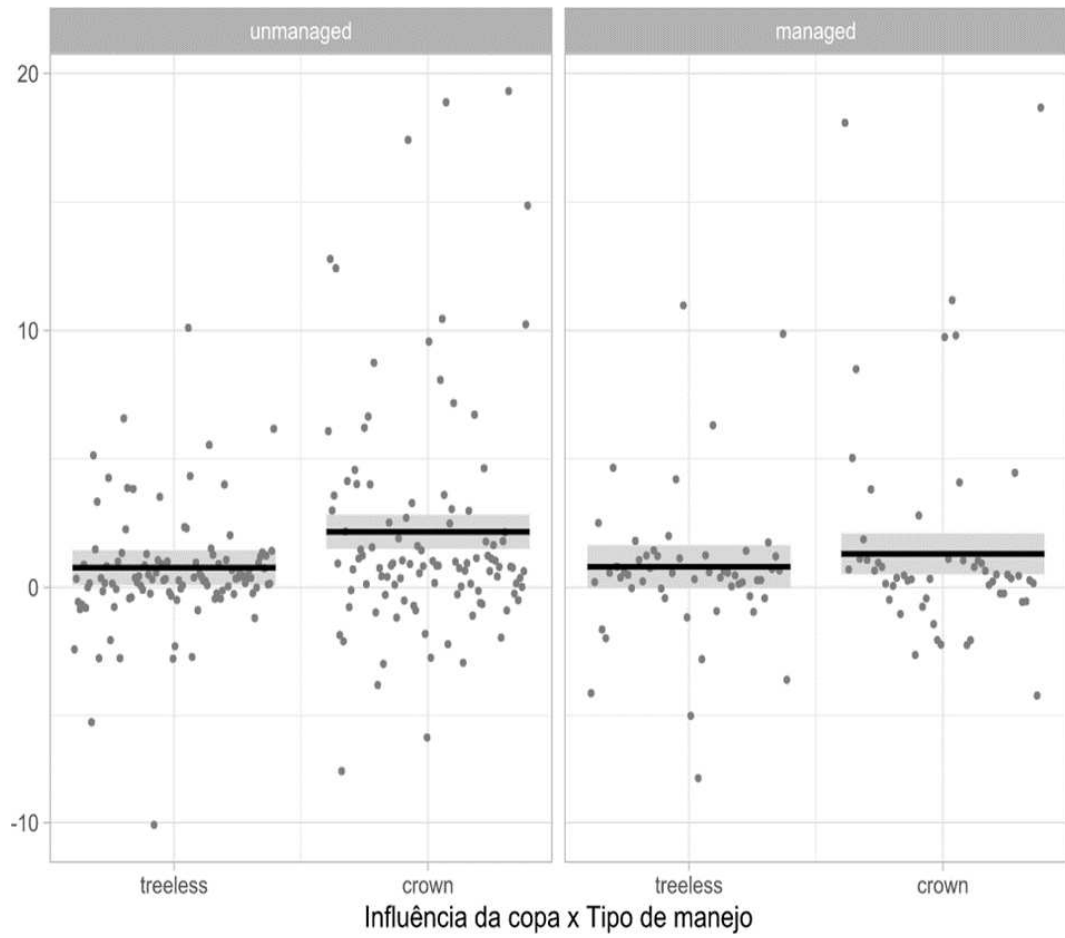


Figura 2. 3 - Abundância total sob e fora da influência da copa da araucária sob manejos distintos

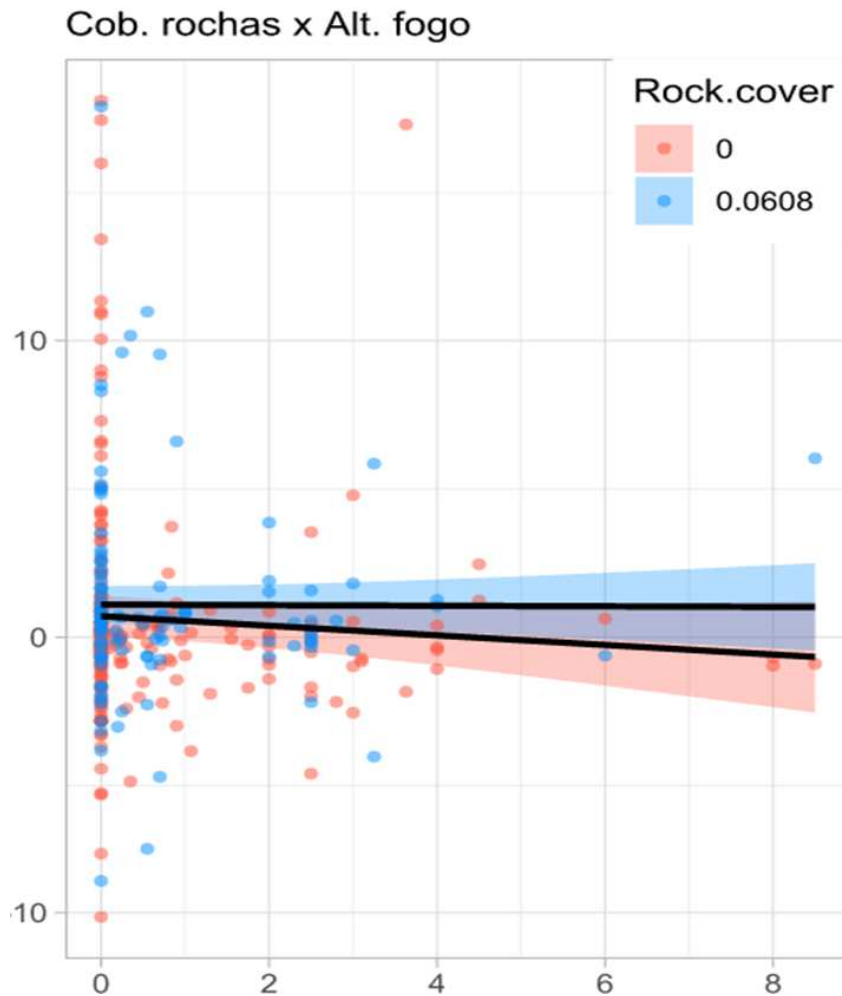


Figura 2. 4- - Abundância total pela altura do fogo interagindo com a cobertura por rochas

2.2.3.3 Riqueza de espécies da comunidade de plantas

A riqueza de espécies foi favorecida pela cobertura por rochas ($Z = 2,335$; $P = 0,019$; Fig. 2.6), e sob copas de araucária ($Z = 8,378$; $P < 0,001$; Fig. 2.7). Ainda assim, quando a influência da copa da araucária foi avaliada em áreas manejadas com gado e fogo, o efeito facilitador da araucária pareceu ser reduzido, reduzindo a riqueza de espécies sob estas condições ($Z = -3,777$; $P < 0,001$; Fig. 2.7). Além disso, locais com maior altura do fogo tiveram sua riqueza de espécies reduzida ao longo do tempo ($Z = -3,413$; $P < 0,001$; Fig. 2.9). A cobertura de arbustos e o volume herbáceas gramínoides não estiveram relacionados diretamente com as mudanças na riqueza de espécies lenhosas ao longo do tempo.

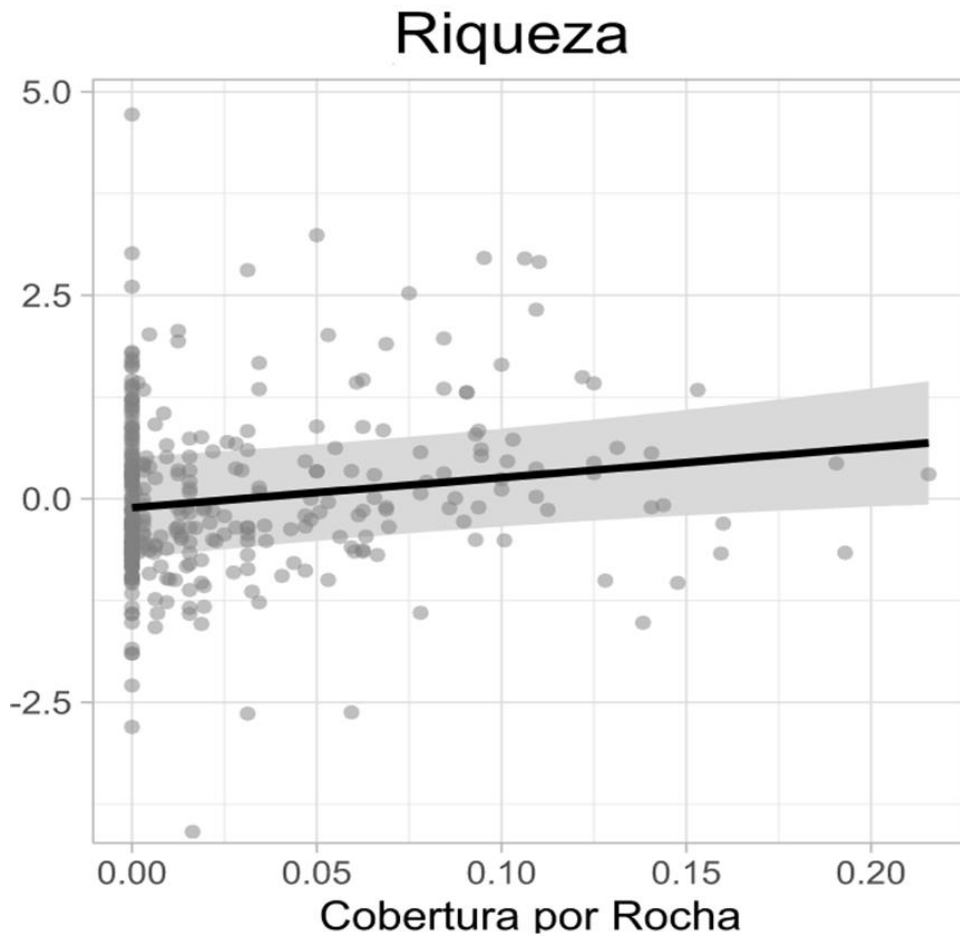


Figura 2. 5- Riqueza de espécies pela cobertura por rochas

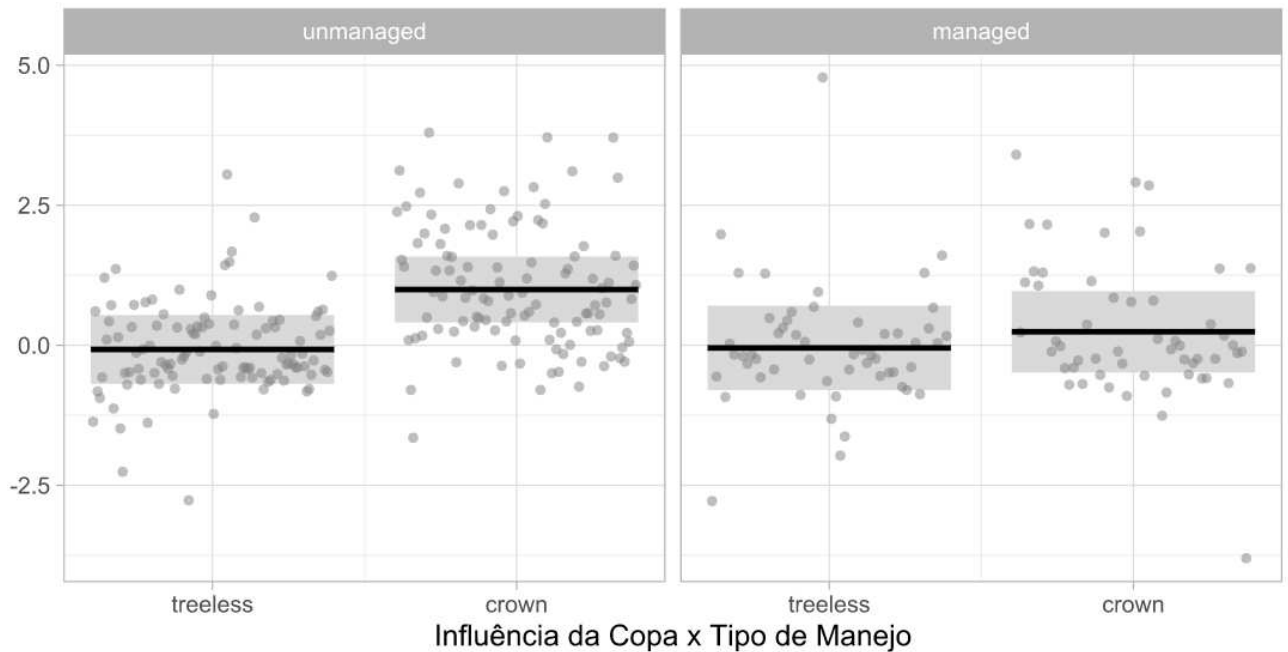


Figura 2. 6- Riqueza de espécies fora e sob a copa da araucária sob manejos distintos

2.2.3.4 Composição e abundância da regeneração da comunidade de plantas

Os resultados indicam que áreas afetadas com maior intensidade de fogo (maior altura do fogo) tiveram maiores alterações na composição da regeneração de espécies lenhosas (LR=51.50; P = 0.001; Fig. 2.8). A altura do fogo reduziu a abundância ou ocorrência de quatro espécies (indicadas na Fig. 2.8), inclusive de *Araucaria angustifolia*. Além disso, a influência da copa das araucárias (LR=203.8; P=0.001) e o manejo com pastejo e fogo (LR=20.5; P=0.049; Fig. 2.8) levaram a comunidades com composição distinta em cada caso, com uma interação significativa entre os dois fatores (LR=37.9; P=0.001; Fig. 2.8). A influência das copas desfavoreceu indivíduos regenerantes da própria facilitadora, mas favoreceu a abundância de outras sete espécies (Fig. 2.8). Porém o manejo com pastejo e fogo favoreceu apenas duas espécies, que foram desfavorecidas quando sob o manejo mencionado, mas sob copas de araucária (Fig. 2.8). Maiores coberturas de rocha favoreceram a abundância e ocorrência de cinco espécies, enquanto duas delas tiveram também relação positiva com maiores volumes de grama, sugerindo que locais com rochas ficaram mais protegidos do fogo (Fig. 2.8). Já a cobertura de arbustos que ampliou os efeitos negativos do fogo sobre a abundância total, não teve influência na composição de espécies, o que pode indicar que todas as espécies foram desfavorecidas de forma proporcional a suas abundâncias nestas condições.

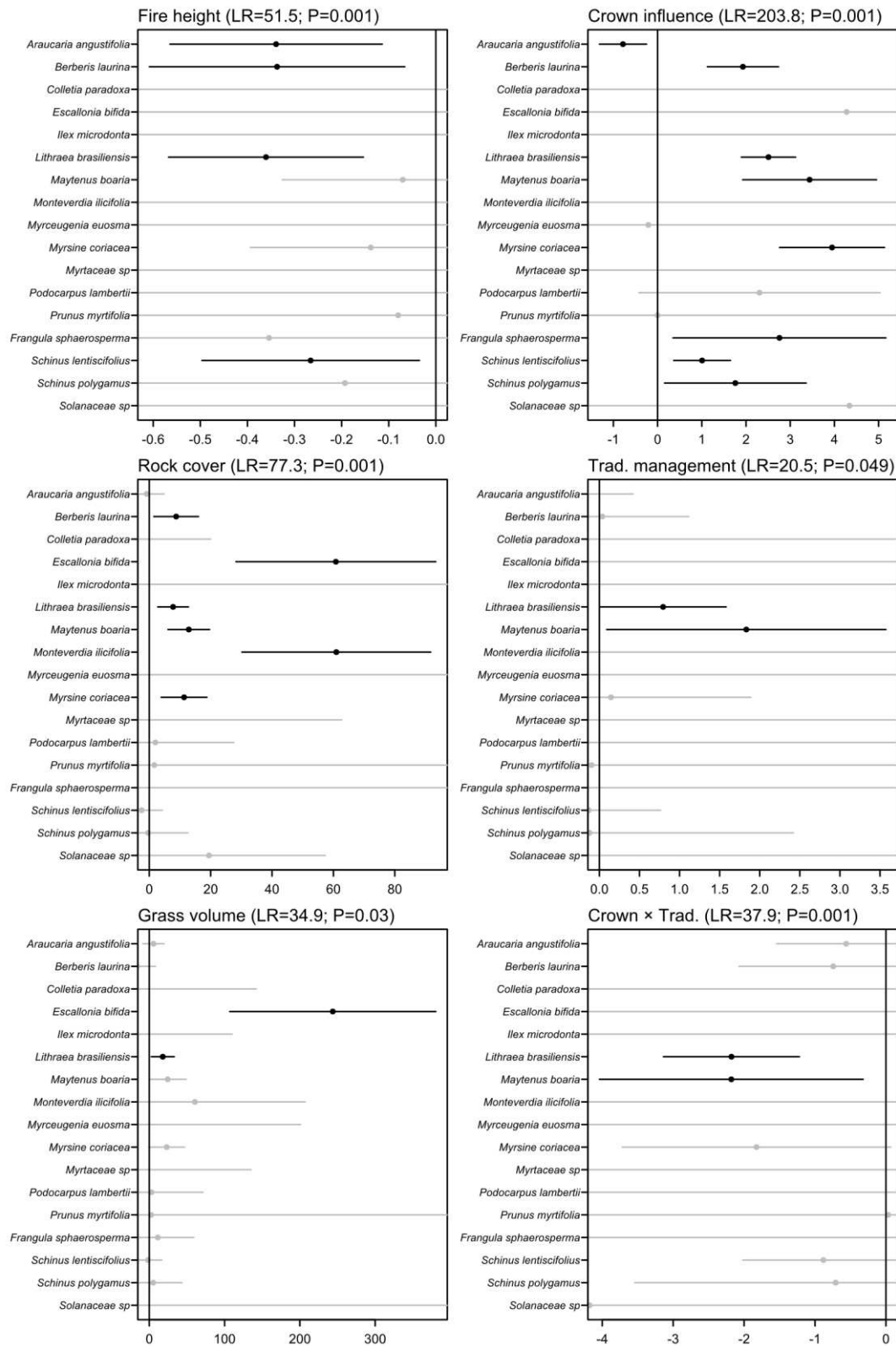


Figura 2. 7- Resposta média das espécies (ponto) e variação (linhas) destas à altura do fogo, influência da copa de araucárias adultas e tipo de manejo aplicado a cada área. Barras em preto indicam tendências significativas e valores positivos indicam aumento de abundância, enquanto os valores negativos indicam diminuição. Notar a mudança da posição do zero no eixo x, adaptada para demonstrar mais claramente as relações predominantes em cada situação.

2.2.4 Discussão

Nossa hipótese foi corroborada uma vez que locais com fogo de maior severidade tiveram maiores diminuições na abundância total e riqueza de espécies das comunidades de plantas lenhosas regenerantes, além de terem sua composição de espécies alterada. Isso sugere que eventos de fogo com maior severidade, mesmo que pouco frequentes, desestruturam as comunidades de plantas lenhosas regenerantes, influenciam na manutenção dos campos e, assim, alteram a dinâmica da vegetação. De forma complementar, nossos resultados indicam que o fogo foi mais intenso onde havia mais arbustos, reduzindo mais fortemente a abundância das plantas lenhosas com a combinação dos dois fatores. Encontramos ainda que o efeito facilitador sob a copa da araucária pode ser reduzido em áreas sob manejo com pastejo e fogo, como também afetar a abundância, riqueza e composição de espécies lenhosas. Estes resultados reforçam padrões esperados, além de apontar para mecanismos envolvidos, como a relação entre intensidade de fogo e arbustos.

Aqui encontramos que a abundância de plantas lenhosas diminui com a altura alcançada pelo fogo. Os efeitos do fogo dependem de quando, como e onde o fogo ocorre (Fidelis 2020). Seus efeitos negativos são potencializados quando ele é excluído de certos ecossistemas (Berlinck et al. 2020) ou quando ocorre em sistemas muito sensíveis. A maior redução na abundância foi encontrada em áreas sem pastejo e fogo, e fora da área de influência das copas de araucárias. Em áreas onde o manejo com fogo e pastejo é impedido ocorre maior acúmulo de vegetação lenhosa (Sühs et al. 2020a). Isto leva a um maior acúmulo de biomassa inflamável (Pillar 2003), aumentando o risco de incêndios de grande intensidade (Behling et al. 2007), levando a eventos de fogo mais intenso, severo e extenso (Berlinck et al. 2020). De forma adicional, a abundância diminuiu com a interação entre a altura do fogo e a cobertura de arbustos, sugerindo que os arbustos podem ser uma fonte importante de combustível (Pillar 2003) para que maiores intensidades de fogo sejam alcançadas (Berlinck and Batista 2020).

Nossos resultados indicam ainda que sob a copa de araucárias há maior abundância do que em áreas fora do raio de suas copas. O efeito facilitador que ocorre sob a copa da araucária leva ao aumento da abundância das espécies lenhosas (Duarte et al. 2006; Sühs et al. 2018), mas o aumento pode ser limitado sob manejo com gado e fogo (Sühs et al. 2018). Encontramos ainda efeitos mais negativos da altura do fogo sobre a abundância quando a cobertura por rochas era menor. Isto porque afloramentos rochosos protegem as plantas sensíveis ao pastejo e ao

fogo (Carlucci et al. 2011). A riqueza de espécies foi favorecida em locais com maior cobertura por rochas e sob copas de araucária. Afloramentos rochosos, além da proteção contra os distúrbios do pastejo e fogo, atuam também como como poleiros para dispersores, o que causa aumento da chuva de sementes nas rochas promovendo maior estabelecimento de plantas florestais (Carlucci et al. 2011), atuando ao menos em parte de forma semelhante às copas de araucárias que também melhoram as condições ambientais e facilitam o estabelecimento de plantas (Korndörfer et al. 2014). O efeito facilitador das araucárias não impediu reduções iguais às ocorridas fora da área da influência das copas de araucária na riqueza e abundância total de plantas lenhosas. Desta forma, o efeito dos incêndios parece atuar de forma independente dos demais fatores que regulam a dinâmica das comunidades avaliadas.

Nossos resultados indicam que áreas afetadas com maior intensidade de fogo (maior altura do fogo) tiveram maiores alterações na composição da regeneração de espécies lenhosas. A altura do fogo reduziu a abundância ou ocorrência de quatro espécies, inclusive de *Araucaria angustifolia*, como o esperado para os efeitos do fogo em ecossistemas sensíveis a ele (Berlinck et al. 2020). Além disso, a influência da copa das araucárias e o manejo com pastejo e fogo levaram a comunidades com composição distinta em cada caso, que também responde à interação entre os dois fatores. Estes resultados corroboram os resultados encontrados para o efeito facilitador da araucária e de sua ocorrência sob manejo com pastejo e fogo (Sühs et al. 2018). A influência das copas desfavoreceu indivíduos regenerantes da própria araucária, mas favoreceu a abundância de outras sete espécies. Além disso, a regeneração da araucária sob sua copa é afetada negativamente independentemente do tipo de manejo aplicado (Sühs et al. 2018). Isso deve ocorrer porque a araucária é considerada uma espécie pioneira-longeva e exigente de luz (Souza 2007) ou por uma relação denso-dependente da regeneração da espécie (ver Cap. 1). Maiores coberturas de rocha favoreceram a abundância e ocorrência de cinco espécies. Como já visto afloramentos rochosos além da proteção contra os distúrbios do pastejo e fogo atuam também como como poleiros para dispersores de sementes nas rochas promovendo maior estabelecimento de plantas florestais (Carlucci et al. 2011). Já o volume de plantas gramíneas, um indicador da competição de plantas campestres vs. lenhosas, teve relação positiva com duas espécies, *Lithraea brasiliensis* e *Escallonia bifida*. Embora existam evidências de competição entre a araucária e gramíneas (Zandavalli et al. 2015), esta relação não foi aqui constatada. Além disso, a melhoria no balanço hídrico realizado pelas gramíneas pode favorecer a ocorrência de algumas espécies lenhosas (Dechoum et al. 2018), o que pode ser o caso das espécies favorecidas aqui listadas.

Como apontado anteriormente por Sühs et al (2018), embora a extensão da área de estudo seja reduzida, o desenho amostral aplicado permitiu reduzir o efeito de fatores de confusão, como diferenças no clima, tipo e profundidade do solo, topografia e histórico de uso, uma vez que o manejo do solo empregado em ambas as áreas no passado era o mesmo (Sühs et al. 2018). Além disso, a ocorrência dos incêndios em locais previamente amostrados gerou uma oportunidade rara de estudar o efeito destes sobre um sistema complexo, que responde à interação entre o tipo de manejo e o efeito facilitador de araucárias adultas. Encontramos ainda uma interação da altura do fogo e cobertura por arbustos que reduziu a abundância total de lenhosas regenerantes, mas não a riqueza de espécies lenhosas. Este resultado sugere, portanto, que todas as espécies são desfavorecidas de forma proporcional a suas abundâncias nestas condições, sem reduzir tão expressivamente a riqueza de espécies de plantas lenhosas, exceto em locais onde o fogo foi muito intenso e sem fatores amenizadores, como rochas. Desta forma, sugerimos que eventos de fogo são heterogêneos em sua intensidade, mas locais mais fortemente afetados apresentam uma maior desestruturação da comunidade lenhosa regenerante que, em caso de se tratar de áreas previamente com florestas e hoje em regeneração, apontam para um atraso no processo de regeneração florestal.

2.2.5 Agradecimentos

Agradecemos aos proprietários das áreas por autorizarem a coleta nas propriedades. Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela autorização das coletas. Aos colegas do Laboratório de Diversidade & Conservação (divEcon, UFSC) pelas contribuições durante o processo de escrita. À equipe de campo para coleta de dados Jonata Silveira, Nayara Spaniol e Gustavo Lemes. À Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC) e pelo suporte físico e financeiro. Ao programa de pesquisa ecológicas de longa duração – Biodiversidade de Santa Catarina (PELD-BISC) pelo apoio logístico e financeiro. À FAPESC, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro através dos editais CNPq/Capes/FAPs/BC-FundoNewton/PELD nº 15/2016 e FAPESC/2018TR0928. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior CAPES e a Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Estado de Santa Catarina – FAPESC, pelas bolsas de mestrado concedidas a FSR.

2.2.6 Contribuições dos autores

F. S. Rosa elaborou o estudo, coletou, analisou os dados e escreveu a primeira versão do manuscrito. E. L. H. Giehl elaborou o estudo e analisou os dados. R. B. Sühs elaborou o

estudo, coletou e analisou os dados. Todos os autores contribuíram durante a escrita e revisão desta versão do manuscrito.

Nenhum potencial conflito de interesse foi reportado pelos autores.

2.2.7 Referências

- Sühs, R., Hettwer Giehl, E. L., & Peroni, N. (2018). Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. *PLoS ONE*, 13(11), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206805>
- Behling, H., & Pillar, V. D. (2007). Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 243–251. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1984>
- Berlinck, C. N., & Batista, E. K. L. (2020). Good fire, bad fire: It depends on who burns. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 268(November 2019). <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151610>
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 387–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Bond, W. J., & Parr, C. L. (2010). Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143(10), 2395–2404. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.012>
- Callaway, R. M. (2014). III.4 Facilitation and the Organization of Plant Communities. *The Princeton Guide to Ecology*, 282–288. <https://doi.org/10.1515/9781400833023.282>
- Carlucci, M. B., Duarte, L. da S., & Pillar, V. D. (2011). Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 111–119. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01229.x>
- Carlucci, M., Teixeira, F., Brum, F., & Duarte, L. (2011). Edge expansion of *Araucaria* forest over southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect. *Community Ecology*, 12(2), 196–201. <https://doi.org/10.1556/ComEc.12.2011.2.7>
- Connell, J. H. (1990). Apparent versus “Real” Competition in Plants. *Perspectives on Plant Competition*, 9–26. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-294452-9.50006-0>

- Da, L., Duarte, S., Dos-Santos, M. M. G., Hartz, S. M., & Depatta, V. (2006). Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, *31*, 520–528. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01602.x>
- Dechoum, M. S., Peroni, N., & Pugnaire, F. I. (2018). Factors controlling shrub encroachment in subtropical montane systems. *Applied Vegetation Science*, *21*(2), 190–197. <https://doi.org/10.1111/avsc.12366>
- Duarte, L. D. S., Dos-Santos, M. M. G., Hartz, S. M., & Pillar, V. D. (2006). Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, *31*(4), 520–528. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01602.x>
- Fidelis, A. (2020). Is fire always the “bad guy”? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *268*(October 2019), 151611. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151611>
- Flora do Brasil 2020. (2021). *Flora Do Brasil 2020*. <https://doi.org/10.47871/JBRJ2021001>
- Guido, A., Salengue, E., & Dresseno, A. (2017). Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest-grassland mosaics. *Perspectives in Ecology and Conservation*, *15*(1), 52–55. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2016.11.002>
- Hartig, F. (2022). *Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models [R package DHARMA version 0.4.6]*. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Henrique Pimenta Veloso, Antonio Lourenço Rosa Rangel Filho, J. C. A. Lima. (1991). *Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal*.
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. <https://doi.org/10.1146/Annurev-Ecolsys-110411-160411>, *43*, 227–248. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-110411-160411>
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. (n.d.).
- Jenkins, C. N., & Joppa, L. (2009). Expansion of the global terrestrial protected area system. *Biological Conservation*, *142*(10), 2166–2174. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2009.04.016>
- Korndörfer, C. L., Dillenburg, L. R., & Duarte, L. D. S. (2014). Assessing the potential of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2014.979837>, *53*(1), 5–14. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2014.979837>

- Korndörfer, C. L., Dillenburg, L. R., & Duarte, L. D. S. (2015a). Assessing the potential of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil. *New Zealand Journal of Botany*, 53(1), 5–14. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2014.979837>
- Korndörfer, C. L., Dillenburg, L. R., & Duarte, L. D. S. (2015b). Assessing the potential of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil. *New Zealand Journal of Botany*, 53(1), 5–14. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2014.979837>
- Mistry, J., Schmidt, I. B., Eloy, L., & Bilbao, B. (2018). New perspectives in fire management in South American savannas: The importance of intercultural governance. *Ambio*, 1–8. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1054-7>
- Pedó, E., Freitas, T. R. O. de, & Hartz, S. M. (2010). *The influence of fire and livestock grazing on the assemblage of non-flying small mammals in grassland-Araucaria Forest ecotones, southern Brazil* *The influence of fire and livestock grazing on the assemblage of non-flying small mammals in grassland-Arauc. September*. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000400005>
- Pillar, V. D. P. (2003). Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no Sul do Brasil. In V. Claudino-Sales (Ed.), *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação* (pp. 209–216). Expressão Gráfica, Fortaleza.
- R Core Team. (n.d.). *R: O Projeto R para Computação Estatística*. 2022. Retrieved October 30, 2022, from <https://www.r-project.org/>
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 517–544. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>
- Silva, O., Carolina, A., Luiz, Á., Ana, D., Júnior, B., Rosa, D., Cruz, P., & Ferreira, D. S. (2017). *Floristic composition and phytogeography ... FLORISTIC COMPOSITION AND PHYTOGEOGRAPHY CONTEXTUALIZATION OF THE NATURAL REGENERATION OF AN ALLUVIAL FOREST LOCATED IN*.
- Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skemae, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(48), 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0903410106>
- Souza, A. F. (2007). Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology*, 32(5), 524–533. <https://doi.org/10.1111/J.1442-9993.2007.01724.X>

- Stachowicz, J. J. (2012). Niche expansion by positive interactions: realizing the fundamentals. A comment on Rodriguez-Cabal et al. *Ideas in Ecology and Evolution*.
<https://doi.org/10.4033/IEE.2012.5.10.C>
- Sühs, R. B., Giehl, E. L. H., & Peroni, N. (2018). Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. *PLOS ONE*, *13*(11), e0206805. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206805>
- Sühs, R. B., Giehl, E. L. H., & Peroni, N. (2020). Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. *Scientific Reports*, *10*(1), 1–10.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-57564-z>
- Sühs, R. B., Rosa, F. S., Silveira, J., Peroni, N., & Giehl, E. L. H. (2021). The influence of fire and cattle grazing on Araucaria population structure in forest-grasslands mosaics. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *281*, 151853.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151853>
- Toriola, D., Chareyre, P., & Buttler, A. (1998). Distribution of primary forest plant species in a 19-year old secondary forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, *14*(3), 323–340.
<https://doi.org/10.1017/S026646749800025X>
- Vefago, M. B., da Silva, A. C., Cuchi, T., dos Santos, G. N., da Silva Nunes, A., Rodrigues Júnior, L. C., Lima, C. L., Gross, A., de Vargas Kilca, R., & Higuchi, P. (2019). What explains the variation on the regenerative component dynamics of Araucaria Forests in Southern Brazil? *Scientia Agricola*, *76*(5), 405–414. <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2017-0304>
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, *85*(2), 183–206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Vibrans, A. C., Sevegnani, L., Uhlmann, A., Schorn, L. A., Marcos, G., Gasper, A. L. de, Lingner, D. v., Brogni, E., Klemz, G., Godoy, B., & Verdi, M. (2011). *Structure of mixed ombrophylous forests with Araucaria angustifolia (Araucariaceae) under external stress in Southern Brazil*. *59*(September), 1371–1387.
- Wang, Y., Naumann, U., Wright, S. T., & Warton, D. I. (2012). Mvabund- an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution*, *3*(3), 471–474. <https://doi.org/10.1111/J.2041-210X.2012.00190.X>
- Zandavalli, R., & Dillenburg, L. (2015). Response of *Araucaria angustifolia* seedlings to root competition in three different plant communities of southern Brazil. *New Zealand Journal of Botany*, *53*(3), 139–154. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2015.1043922>

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

ANEXO A – Tabelas com dados descritivos

Tabela 1- Dados coletados antes dos eventos de incêndio de grande intensidade

Antes dos eventos de fogo	Área total	Cobertura rocha (%)	Cobertura arbusto (%)	Volume grama (ml)
Manejo com pastejo e fogo sob a copa da araucária	991,806	0,7033	0,05	0,3473
Manejo com pastejo e fogo fora da copa da araucária	991,806	0,8378	0,0281	0,3636
Total com pastejo e fogo	1983,612	1,5411	0,0781	0,7109
Manejo sem pastejo e fogo sob a copa da araucária	1816,914	1,6053	3,7381	1,2432
Manejo sem pastejo e fogo fora da copa da araucária	1816,914	0,7563	2,8761	1,9245
Total sem pastejo e fogo	3633,828	2,3616	6,6142	3,1677
Total global	5617,44	3,9027	6,6923	3,8786

Tabela 2- Dados coletados após eventos de incêndio de grande intensidade

Depois dos eventos de fogo	Área total	Cobertura rocha (%)	Cobertura arbusto (%)	Volume grama (ml)
Manejo com pastejo e fogo sob a copa da araucária	991,806	0,8954	0,125	0,167
Manejo com pastejo e fogo fora da copa da araucária	991,806	1,6438	0	0,1948
Total com pastejo e fogo	1983,612	2,5392	0,125	0,3618
Manejo sem pastejo e fogo sob a copa da araucária	1816,914	1,7094	0,8946	0,2166
Manejo sem pastejo e fogo fora da copa da araucária	1816,914	1,3142	0,6282	0,2822
Total sem pastejo e fogo	3633,828	3,0236	1,5228	0,4988
Total global	5617,44	5,5628	1,6478	0,8606

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho investigamos como variáveis ambientais estão associadas com a regeneração de populações de araucária, o que foi avaliado ainda sob manejos distintos. Conforme abordado no primeiro capítulo desta dissertação, os resultados apontam que a regeneração de araucária depende do tipo de manejo que é aplicado às áreas, pela inclinação do terreno e pela abertura do dossel. Como outro desdobramento interessante, encontramos uma relação negativa entre adultos e plântulas, indicando a existência de uma relação de densidade-dependência negativa nas populações da espécie, e cujos mecanismos carecem de estudos mais detalhados.

No segundo capítulo desta dissertação, avaliamos como incêndios atuam sobre um sistema onde a interação entre o tipo de manejo e a facilitação promovida por araucárias adultas e como esse conjunto de fatores determina a estrutura de comunidades de plantas lenhosas. Encontramos que altura do fogo diminui a abundância total e riqueza de espécies, além de gerar diferenças de composição nas comunidades lenhosas. Além disso, os efeitos do fogo foram regulados pela cobertura por arbustos (efeitos mais negativos onde a cobertura era maior antes do fogo) e pela cobertura do solo por rochas (efeitos menos negativos onde a cobertura por rochas era maior). Os resultados apontam ainda que os distúrbios causados pelo manejo com pastejo e fogo podem diminuir o efeito facilitador da araucária, mas que estes distúrbios reduzem a biomassa disponível para queima pela prática de retirada de arbustos, e mantendo maiores proporções de solo com rochas expostas, o que pode e fazer com que o fogo alcance menores intensidades.

No segundo capítulo encontramos novamente um desfavorecimento dos indivíduos regenerantes de araucária sob as copas de indivíduos adultos da espécie. Isso reforça que a araucária a relação de densidade-dependência negativa encontrada no primeiro capítulo da dissertação. Outro fato interessante foi o efeito do fogo sobre a araucária. No primeiro capítulo a abertura do dossel favoreceu as plântulas, mas o manejo com pastejo e fogo que tudo indica aumentar a abertura do dossel, parece desfavorecer as plântulas de araucária pelo uso do fogo que acaba por eliminar plântulas estabelecidas. No segundo capítulo, a altura do fogo reduziu a abundância de *Araucaria angustifolia*. Isto indica um certo efeito negativo do fogo sobre as populações de araucária, como também pode afetar de forma indireta a regeneração por plantas

lenhosas que crescem sob seu efeito facilitador. Contudo outros achados foram de extrema relevância, como os efeitos negativos da interação entre intensidade do fogo e a cobertura de arbustos. A abundância das espécies lenhosas diminuiu com a interação entre a altura do fogo e a cobertura de arbustos, sugerindo que os arbustos podem ser uma fonte importante de combustível para que maiores intensidades de fogo sejam alcançadas

Entender o comportamento do fogo em uma comunidade de plantas sob o efeito facilitador da araucária pode contribuir com a regeneração da araucária e de plantas que crescem sob sua copa. Um manejo que diminua a biomassa inflamável pode fazer com que fogo alcance menores intensidades, reduzindo a perda de abundância e diversidade quando da ocorrência de fogo nestas áreas. Incentivamos ainda pesquisas futuras que incluam maiores e novas áreas de ocorrência da *Araucaria angustifolia* para entender ainda mais sobre os efeitos do fogo sobre o efeito facilitador da araucária em manchas isoladas ou em maior escala, bem como quais são os efeitos do fogo na comunidade de herbívoros e predadores de sementes. Compreender tais relações permitirá uma melhor compreensão dos padrões e processos ecologicamente relevantes para a regeneração da araucária e de plantas que crescem sob seu efeito facilitador.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anon. [s.d.]. “INMET - Instituto Nacional de Meteorologia”.
- Balduino Rambo. 1956. “Os Históricos a Fisionomia Do Rio Grande Do Sul”. *Filosofia* 1–39.
- Barbizan Sühs, Rafael, Eduardo Luís Hettwer Giehl, e Nivaldo Peroni. 2018. “Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil”. *PLoS ONE* 13(11):1–16. doi: 10.1371/journal.pone.0206805.
- Behling, Hermann, e V. D. Pillar. 2007. “Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362(1478):243–51. doi: 10.1098/rstb.2006.1984.
- Behling, Hermann, e Valério De Patta Pillar. 2007. “Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems”. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362(1478):243–51. doi: 10.1098/rstb.2006.1984.
- Berlinck, Christian N., e Eugênia K. L. Batista. 2020. “Good fire, bad fire: It depends on who burns”. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 268(November 2019). doi: 10.1016/j.flora.2020.151610.
- Bond, William J., e Jon E. Keeley. 2005. “Fire as a global ‘herbivore’: The ecology and evolution of flammable ecosystems”. *Trends in Ecology and Evolution* 20(7):387–94. doi: 10.1016/j.tree.2005.04.025.
- Bond, William J., e Catherine L. Parr. 2010. “Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes”. *Biological Conservation* 143(10):2395–2404. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.012.
- Brocardo, Carlos R., Felipe Pedrosa, e Mauro Galetti. 2018. “Forest fragmentation and selective logging affect the seed survival and recruitment of a relictual conifer”. *Forest Ecology and Management* 408:87–93. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.046.

- Callaway, Ragan M. 2014. “III.4 Facilitation and the Organization of Plant Communities”. *The Princeton Guide to Ecology* 282–88. doi: 10.1515/9781400833023.282.
- Carlucci, M., F. Teixeira, F. Brum, e L. Duarte. 2011. “Edge expansion of *Araucaria* forest over southern Brazilian grasslands relies on nurse plant effect”. *Community Ecology* 12(2):196–201. doi: 10.1556/ComEc.12.2011.2.7.
- Carlucci, Marcos B., Leandro da S. Duarte, e Valério D. Pillar. 2011. “Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil”. *Journal of Vegetation Science* 22(1):111–19. doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01229.x.
- Comita, Liza S., Simon A. Queenborough, Stephen J. Murphy, Jenalle L. Eck, Kaiyang Xu, Meghna Krishnadas, Noelle Beckman, e Yan Zhu. 2014. “Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival”. *Journal of Ecology* 102(4):845–56. doi: 10.1111/1365-2745.12232.
- Connell, Joseph H. 1990. “Apparent versus ‘Real’ Competition in Plants”. *Perspectives on Plant Competition* 9–26. doi: 10.1016/B978-0-12-294452-9.50006-0.
- Da, Leandro, S. Duarte, Melina M. G. Dos-Santos, Sandra M. Hartz, e Valério Depatta. 2006. “Role of nurse plants in *Araucaria* Forest expansion over grassland in south Brazil”. *Austral Ecology* 31:520–28. doi: 10.1111/j.1442-9993.2006.01602.x.
- Dechoum, Michele S., Nivaldo Peroni, e Francisco I. Pugnaire. 2018. “Factors controlling shrub encroachment in subtropical montane systems”. *Applied Vegetation Science* 21(2):190–97. doi: 10.1111/avsc.12366.
- Duarte, L. S., L. R. Dillenburg, e L. M. G. Rosa. 2002. “Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae)”. *Australian Journal of Botany* 50(6):741–51. doi: 10.1071/BT02027.
- Duarte, Leandro Da S., Melina M. G. Dos-Santos, Sandra M. Hartz, e Valério Depatta Pillar. 2006. “Role of nurse plants in *Araucaria* Forest expansion over grassland in south Brazil”. *Austral Ecology* 31(4):520–28. doi: 10.1111/j.1442-9993.2006.01602.x.
- Fidelis, Alessandra. 2020. “Is fire always the ‘bad guy?’” *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 268(October 2019):151611. doi: 10.1016/j.flora.2020.151611.

- Franco, Ana Maria Soares, e Lúcia Rebello Dillenburg. 2007. “Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de Araucária angustifolia (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento”. *Hoehnea* 34(2):135–44. doi: 10.1590/s2236-89062007000200002.
- Guido, Anaclara, Elisa Salengue, e André Dresseno. 2017. “Effect of shrub encroachment on vegetation communities in Brazilian forest-grassland mosaics”. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15(1):52–55. doi: 10.1016/j.pecon.2016.11.002.
- Henrique Pimenta Veloso, Antonio Lourenço Rosa Rangel Filho, Jorge Carlos Alves Lima. 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal*. Veloso et. Al.
- HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, e M. M. Mayfield. 2012. “Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory”. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411> 43:227–48. doi: 10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-110411-160411.
- Inoue, Mario Takao, Franklin Galvão, e Dirceu Vieira Torres. 2006. “ESTUDO ECOFISIOLÓGICO SOBRE Araucaria angustifolia (Bert) O. Ktze.: FOTOSSÍNTESE EM DEPENDÊNCIA À LUZ NO ESTÁGIO JUVENIL”. *FLORESTA* 10(1). doi: 10.5380/rf.v10i1.6239.
- Janzen, Daniel H. 1970. “Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests”. <https://doi.org/10.1086/282687> 104(940):501–28. doi: 10.1086/282687.
- Jenkins, Clinton N., e Lucas Joppa. 2009. “Expansion of the global terrestrial protected area system”. *Biological Conservation* 142(10):2166–74. doi: 10.1016/J.BIOCON.2009.04.016.
- Klein, Roberto M. 1984. “Aspectos dinâmicos da vegetação do sul do Brasil”. *Sellowia* 36(36):5–54.
- Korndörfer, C. L., L. R. Dillenburg, e L. D. S. Duarte. 2014. “Assessing the potential of Araucaria angustifolia (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil”. <http://dx.doi.org/10.1080/0028825X.2014.979837> 53(1):5–14. doi: 10.1080/0028825X.2014.979837.
- Korndörfer, C. L., L. R. Dillenburg, e L. D. S. Duarte. 2015a. “Assessing the potential of Araucaria angustifolia (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south

- Brazil”. *New Zealand Journal of Botany* 53(1):5–14. doi: 10.1080/0028825X.2014.979837.
- Korndörfer, C. L., L. R. Dillenburg, e L. D. S. Duarte. 2015b. “Assessing the potential of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) as a nurse plant in highland grasslands of south Brazil”. *New Zealand Journal of Botany* 53(1):5–14. doi: 10.1080/0028825X.2014.979837.
- Longhi, Solon Jonas, Doádi Antônio Brena, Sylviane Becker Ribeiro, Cibele Rosa Gracioli, Régis Villanova Longhi, e Tarso Mastella. 2010. “Fatores ecológicos determinantes na ocorrência de *Araucaria angustifolia* e *podocarpus lambertii*, na Floresta Ombrófila Mista da FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil”. *Ciencia Rural* 40(1). doi: 10.1590/s0103-84782009005000220.
- Mistry, Jayalaxshmi, Isabel Belloni Schmidt, Ludivine Eloy, e Bibiana Bilbao. 2018. “New perspectives in fire management in South American savannas: The importance of intercultural governance”. *Ambio* 1–8. doi: 10.1007/s13280-018-1054-7.
- Pedó, Ezequiel, Thales R. O. de Freitas, e Sandra M. Hartz. 2010. “The influence of fire and livestock grazing on the assemblage of non-flying small mammals in grassland-Araucaria Forest ecotones , southern Brazil The influence of fire and livestock grazing on the assemblage of non-flying small mammals in grassland-Arauc”. (September). doi: 10.1590/S1984-46702010000400005.
- Pillar, Valério De Patta. 2003. “Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no Sul do Brasil”. P. 209–16 em *Ecossistemas Brasileiros: Manejo e Conservação*, organizado por V. Claudino-Sales. Expressão Gráfica, Fortaleza.
- R Core Team. [s.d.]. “R: O Projeto R para Computação Estatística”. 2022. Recuperado 30 de outubro de 2022 (<https://www.r-project.org/>).
- Rodrigues, Luciene Alves, Douglas Antônio de Carvalho, Ary Teixeira de Oliveira Filho, e Nilton Curi. 2007. “Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, em Luminárias, MG”. *Revista Árvore* 31(1):25–35. doi: 10.1590/S0100-67622007000100004.
- Scholes, R. J., e S. R. Archer. 1997. “Tree-Grass Interactions in Savannas”. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28(1):517–44. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517.

- Silva, Lucas C. R., e Madhur Anand. 2011. “Mechanisms of Araucaria (Atlantic) Forest Expansion into Southern Brazilian Grasslands”. *Ecosystems* 14(8):1354–71. doi: 10.1007/s10021-011-9486-y.
- Silva, Oneda, Ana Carolina, Álvaro Luiz, Didiane Ana, Buzzi Júnior, Dalla Rosa, Pereira Cruz, e De Souza Ferreira. 2017. “Floristic composition and phytogeography ... FLORISTIC COMPOSITION AND PHYTOGEOGRAPHY CONTEXTUALIZATION OF THE NATURAL REGENERATION OF AN ALLUVIAL FOREST LOCATED IN”.
- Simon, Marcelo F., Rosaura Grether, Luciano P. de Queiroz, Cynthia Skemae, R. Toby Pennington, e Colin E. Hughes. 2009. “Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(48):20359–64. doi: 10.1073/PNAS.0903410106.
- Souza, Alexandre F. 2007. “Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of Araucaria angustifolia in South America”. *Austral Ecology* 32(5):524–33. doi: 10.1111/J.1442-9993.2007.01724.X.
- Souza, Alexandre F. 2021. “A review of the structure and dynamics of araucaria mixed forests in southern Brazil and northern Argentina”. *New Zealand Journal of Botany* 59(1):2–54.
- Souza, Alexandre F., Cristiane Forgiarini, Solon Jonas Longhi, e Doádi Antônio Brena. 2008. “Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America”. *Acta Oecologica* 34(2):221–32. doi: 10.1016/j.actao.2008.05.013.
- Stachowicz, John J. 2012. “Niche expansion by positive interactions: realizing the fundamentals. A comment on Rodriguez-Cabal et al.” *Ideas in Ecology and Evolution*. doi: 10.4033/IEE.2012.5.10.C.
- Sühs, Rafael Barbizan, Eduardo Luís Hettwer Giehl, e Nivaldo Peroni. 2018. “Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil” organizado por S. Rutherford. *PLOS ONE* 13(11):e0206805. doi: 10.1371/journal.pone.0206805.

- Sühs, Rafael Barbizan, Eduardo Luís Hettwer Giehl, e Nivaldo Peroni. 2020. “Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil”. *Scientific Reports* 10(1):1–10. doi: 10.1038/s41598-020-57564-z.
- Sühs, Rafael Barbizan, Fernando Silva Rosa, Jonata Silveira, Nivaldo Peroni, e Eduardo Luís Hettwer Giehl. 2021. “The influence of fire and cattle grazing on Araucaria population structure in forest-grasslands mosaics”. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 281:151853. doi: 10.1016/j.flora.2021.151853.
- Toriola, D., P. Chareyre, e A. Buttler. 1998. “Distribution of primary forest plant species in a 19-year old secondary forest in French Guiana”. *Journal of Tropical Ecology* 14(3):323–40. doi: 10.1017/S026646749800025X.
- Vefago, Manoela Bez, Ana Carolina da Silva, Tarik Cuchi, Guilherme Neto dos Santos, Amanda da Silva Nunes, Luiz Carlos Rodrigues Júnior, Carla Luciane Lima, Aline Gross, Ricardo de Vargas Kilca, e Pedro Higuchi. 2019. “What explains the variation on the regenerative component dynamics of Araucaria Forests in Southern Brazil?” *Scientia Agricola* 76(5):405–14. doi: 10.1590/1678-992x-2017-0304.
- Vellend, Mark. 2010. “Conceptual synthesis in community ecology”. *The Quarterly review of biology* 85(2):183–206. doi: 10.1086/652373.
- Vibrans, Alexander C., Lúcia Sevegnani, Alexandre Uhlmann, Lauri A. Schorn, G. Marcos, André L. de Gasper, Débora v Lingner, Eduardo Brogni, Guilherme Klemz, B. Godoy, e Marcio Verdi. 2011. “Structure of mixed ombrophylous forests with *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) under external stress in Southern Brazil”. *59(September):1371–87*.
- Wang, Yi, Ulrike Naumann, Stephen T. Wright, e David I. Warton. 2012. “Mvabund- an R package for model-based analysis of multivariate abundance data”. *Methods in Ecology and Evolution* 3(3):471–74. doi: 10.1111/J.2041-210X.2012.00190.X.
- Zandavalli, RB, e LR Dillenburg. 2015. “Response of *Araucaria angustifolia* seedlings to root competition in three different plant communities of southern Brazil”. *New Zealand Journal of Botany* 53(3):139–54. doi: 10.1080/0028825X.2015.1043922