



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

Gustavo Lemes Pinto

**Efeito do distúrbio de fogo na população de *Araucaria angustifolia* no Parque Nacional
de São Joaquim**

Florianópolis

2024

Pinto, Gustavo Lemes

Efeito do distúrbio de fogo na população de *Araucaria angustifolia* no Parque Nacional de São Joaquim / Gustavo Lemes Pinto ; orientador, Nivaldo Peroni, coorientador, Rafael Barbizan Sühs, 2024.

44 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Florianópolis, 2024.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Floresta com Araucária. 3. Regeneração. 4. Nicho de persistência. 5. Distúrbio. I. Peroni, Nivaldo. II. Sühs, Rafael Barbizan. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

Gustavo Lemes Pinto

Efeito do distúrbio de fogo na população de *Araucaria angustifolia* no Parque Nacional de São Joaquim

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Nivaldo Peroni
Coorientador: Dr. Rafael Barbizan Sühs

Florianópolis

2024

Gustavo Lemes Pinto

Efeito do distúrbio de fogo na população de *Araucaria angustifolia* no Parque Nacional de São Joaquim

O presente trabalho em nível de Mestrado foi avaliado e aprovado, em 14 de março de 2024, pela banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof. Marcos Bergmann Carlucci, Dr.
Instituição Universidade Federal do Paraná

Prof. Fernando Joner, Dr.
Instituição Universidade Federal de Santa Catarina

Certificamos que esta é a versão original e final do trabalho de conclusão que foi julgado adequado para obtenção do título de Mestre em Ecologia.



Coordenação do Programa de Pós-Graduação



Prof. Nivaldo Peroni, Dr. Orientador

Florianópolis, 2024

AGRADECIMENTOS

Tenho que começar aqui agradecendo meus pais, Luiz e Luciana, que sem eles eu não estaria aqui. Essa dissertação foi feita a várias mãos, não seria possível ter feito esse trabalho sem a ajuda do meu coorientador Rafael e meu orientador Nivaldo, que contribuíram profundamente durante todo o mestrado. Um agradecimento especial para Sofia, Sophia, Joohny, Julia e Jota que me ajudaram nos campos, subindo e descendo morros. Agradeço também a todos os colegas da pós por todos os momentos e ajudas ao longo do mestrado. Agradeço também a Beatriz, principalmente por ter me aguentado nessa reta final que eu estava estressado e chato. Agradeço profundamente a todos meus amigos em especial do Natal que estiveram comigo em tantas mesas de bares e bailes que me mantiveram são durante o desenvolvimento dessa dissertação.

Por fim agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da UFSC e ao Laboratório de Ecologia Humana e Etnobotânica pela oportunidade de desenvolver esse trabalho, ao CNPq pelo financiamento ao longo do mestrado, ao Pesquisas Ecológicas de Longa Duração da Biodiversidade de Santa Catarina (PELD-BISC, número de projeto 2021TR386), financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e pela Fundação de Amparo e Pesquisa de Santa Catarina (FAPESC) e a equipe do Parque Nacional de São Joaquim por ter possibilitado as atividades de campo e auxiliado na logística.

RESUMO

Em ambientes florestais, distúrbios como a queda de árvores, ciclones e fogo influenciam a dinâmica de populações e comunidades. Distúrbios com níveis intermediários de intensidade, frequência e severidade podem aumentar a diversidade e mudar a composição de espécies. Já em níveis mais elevados, distúrbios em escalas maiores podem dismantelar comunidades e afetar negativamente os ecossistemas. Neste contexto, a recolonização e regeneração por espécies-chave são cruciais para promover a resiliência e a biodiversidade do ecossistema. No sul do Brasil, o fogo faz parte da dinâmica natural dos campos de altitude e molda os mosaicos de campos e florestas nas regiões montanas. Entretanto, desconhecemos os efeitos das diferentes severidades de fogo na vegetação florestal e o papel das diferentes estratégias de espécies-chave diante deste distúrbio. Nosso objetivo foi avaliar quais fatores contribuem para a regeneração da *Araucaria angustifolia*, uma conífera-chave que domina as florestas montanas no sul do Brasil, e qual a resposta dos indivíduos sob diferentes níveis de severidade do fogo. Nossa hipótese é de que o fogo pode contribuir para a manutenção das populações de Araucária. Se este for o caso, esperamos que sob baixas severidades os indivíduos já estabelecidos consigam persistir na população através do rebrote. Nessas condições, esperamos que o recrutamento da espécie aumentará, devido à abertura de espaço e redução da competição, favorecendo a regeneração. Realizamos o estudo no Parque Nacional de São Joaquim, em locais recentemente impactados pelo fogo. Instalamos 30 parcelas de 100 m² em cinco regiões (150 parcelas) ao longo de um gradiente de severidade de fogo. Cada parcela foi amostrada em dois momentos pós fogo (1 e 3 anos), onde todos os indivíduos de Araucária localizados foram mapeados e classificados como: vivo, morto, rebrote ou recrutamento. Também coletamos as seguintes variáveis ambientais em cada parcela: cobertura de rocha, abertura do dossel, distância da fonte de dispersão e área basal total de arbustos. Modelamos a regeneração e a probabilidade de morte ou rebrote dos indivíduos utilizando GLMs. Nossos resultados apontaram que a distância da fonte de dispersão e o fogo tiveram importante papel na regeneração da espécie. A regeneração da Araucária foi negativamente afetada com o aumento da distância da fonte de dispersão. Em relação ao fogo, nossa hipótese foi corroborada, pois sob severidades baixas e intermediárias os indivíduos de Araucária tiveram maior probabilidade de persistir do que de morrer, e a regeneração da espécie foi favorecida quando comparada a locais sob alta severidade de fogo e áreas não queimadas. Nosso estudo evidencia que plântulas de

Araucária possuem mecanismos capazes de garantir sua persistência, de forma que mesmo após fogo de severidade baixa a intermediária, os indivíduos conseguem se manter na população.

Palavras-chave: Floresta com Araucária; dNBR; nicho de persistência; regeneração; distúrbio.

ABSTRACT

In forest environments, disturbances such as tree falls, cyclones, and fire influence the dynamics of populations and communities. Disturbances with intermediate levels of intensity, frequency, and severity can increase diversity and change species composition. At higher levels, disturbances on larger scales can disrupt communities and negatively affect ecosystems. In this context, recolonization and regeneration by key species are crucial for promoting ecosystem resilience and biodiversity. In the south of Brazil, fire is a natural part of the dynamics of high-altitude grasslands and shapes the mosaic of grasslands and forests in mountainous regions. However, we do not know the effects of different fire severities on forest vegetation and the role of different key species strategies in the face of this disturbance. Our goal was to evaluate factors contributing to the regeneration of *Araucaria angustifolia*, a keystone species conifer dominating mountain forests in southern Brazil, and the response of individuals to different levels of fire severity. Our hypothesis is that fire can contribute to the maintenance of Araucária populations. If this is the case, we expect that under low severities, established individuals will persist in the population through resprout. In these conditions, we expect species recruitment to increase due to space opening and reduced competition, favoring regeneration. We conducted the study in the São Joaquim National Park, in areas recently impacted by fire. We installed 30 plots of 100m² in five regions (150 plots) along a fire severity gradient. Each plot was sampled at two post-fire moments (1 and 3 years), where all Araucária individuals were mapped and classified as: alive, dead, regrowth, or recruitment. We also collected the following environmental variables in each plot: rock coverage, canopy openness, distance from the dispersal source, and total basal area of shrubs. We modeled the regeneration and probability of death or resprout of individuals using GLMs. Our results showed that the distance from the dispersal source and fire played an important role in species regeneration. Araucária regeneration was negatively affected by increasing the distance from the dispersal source. In relation to fire, our hypothesis was corroborated, as under low and intermediate severities, Araucária individuals had a higher probability of persisting than dying, and the species' regeneration was favored when compared to areas under high fire severity and unburned areas. Our study shows that Araucária seedlings have mechanisms capable of ensuring their persistence, so that even after low to intermediate severity fires, individuals can remain in the population.

Palavras-chave: *Araucaria moist forest*; dNBR; persistence niche; regeneration; disturbance.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Características do distúrbio do fogo.....	14
Figura 2. Hipótese do distúrbio intermediário.....	15
Figura 3. Representação esquemática das diferentes histórias de vida de (a) plantas que possuem a regeneração por sementes e (b) plantas que rebrotam..	16
Figura 1-1. Mapa da localização das parcelas. (A) Localização do Parque Nacional de São Joaquim.....	23
Figura 2-1. Abundância de regeneração de Araucária nas parcelas em função da distância para fonte de dispersão (A), dNBR (B).	27
Figura 3-1. Probabilidade de mortalidade ou rebrote de plântulas de Araucária em função da severidade do fogo.	28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Variáveis coletadas nas parcelas.....	25
Tabela 2. Valores mínimos, máximos, medianas e médias das variáveis	26

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	13
1.1	Distúrbios.....	13
1.2	Nicho de persistência	15
1.3	Araucária e a dinâmica Campo x Floresta	17
2	OBJETIVOS.....	18
2.1	Objetivo geral	18
2.2	Objetivos específicos	18
3	INTRODUÇÃO.....	19
4	MATERIAL E MÉTODOS.....	22
4.1	Área de estudo	22
4.2	Coleta de dados	23
4.2.1	Caracterização da severidade do fogo	23
4.2.2	Amostragem	24
4.2.3	Ambiente	25
4.3	Análise de Dados	26
4.3.1	Regeneração.....	26
4.3.2	Modelo de sobrevivência.....	26
5	RESULTADOS	26
5.1	Modelo de Regeneração.....	27
5.2	Modelo de sobrevivência	27
6	DISCUSSÃO.....	28
6.1	Ambiente.....	29
6.2	Rebrotos e mortes.....	30
6.3	O fogo e o gênero <i>Araucaria</i> na América do Sul	30
6.4	Limitações e perspectivas futuras	31
7	CONCLUSÃO.....	32
8	REFERÊNCIAS	32

9	ANEXO 1	37
---	---------------	----

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Distúrbios

Distúrbios são eventos discretos no tempo que removem a biomassa do sistema (GRIME, 1979), e que dependendo de suas características, podem afetar comunidades e populações em diversos níveis (STRAND et al., 2019). Em ambientes florestais, distúrbios como a queda de árvores, ciclones e fogo podem influenciar a dinâmica de populações e comunidades (SOUZA, 2007). Características intrínsecas ao distúrbio como intensidade e extensão modulam a resposta das espécies. O fogo é um dos distúrbios mais importantes no mundo, tendo implicações em vários aspectos, incluindo o evolutivo. O registro sobre a influência do fogo no planeta data do final do período Siluriano, há pelo menos 420 milhões de anos AP (SCOTT; GLASSPOOL, 2006) e está relacionado, por exemplo, com a diversificação das angiospermas no período Cretáceo (BOND; SCOTT, 2010). O efeito do fogo é de extrema importância para se compreender o funcionamento de diversos ambientes que têm sua história evolutiva intrinsecamente relacionada ao distúrbio, como as savanas e campos, que surgiram com o aumento da frequência de fogo no final do mioceno (EDWARDS et al., 2010). Nesses ambientes, o distúrbio pelo fogo favorece a dinâmica vegetacional, dificultando espécies florestais de se estabelecerem na paisagem (*e.g.* BLANCO et al., 2014; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020), além de induzir o rebrote e, muitas vezes, o florescimento de espécies nativas (FIDELIS; ZIRONDI, 2021). Em savanas na Etiópia, o manejo com o fogo é uma das principais formas de impedir que espécies arbustivas avancem sobre as áreas abertas (ANGASSA; OBA, 2009). No Neotrópico, a utilização e manejo do fogo está intrinsecamente ligada a história de diversos ambientes, tanto em áreas abertas, quanto em áreas florestais. Por exemplo, o Cerrado brasileiro foi moldado por milhões de anos com incêndios naturais (WELCH et al., 2013), e atualmente o manejo com fogo na região é um dos principais fatores que previnem a ocorrência de incêndios catastróficos (ELOY et al., 2019). Em florestas boreais, como as que ocorrem no Alasca, o fogo é o principal distúrbio e está diretamente ligado a dinâmica da paisagem (JOHNSON, 1993). Fatores intrínsecos ao distúrbio como severidade, intensidade e frequência, determinam o caminho da regeneração da floresta e, conseqüentemente, a estrutura da comunidade que irá se estabelecer (KURKOWSKI et al., 2008). Os efeitos do fogo variam ao longo de escalas espaciais e temporais, e são conseqüências também de características ambientais pré-distúrbio (Figura 1), o regime de

fogo, por exemplo, trata das características do distúrbio como intensidade, severidade, frequência, tamanho e causa, que afetam a resposta das comunidades ao distúrbio. Uma dessas características, a severidade, é a proporção de biomassa que é queimada e pode ocasionar em diferentes respostas dos ambientes afetados (GONZÁLEZ; LARA, 2015). A severidade pode atuar na criação de heterogeneidade espacial, o fogo afeta áreas de maneiras diferentes dependendo das características do local pré-incêndio e da direção do vento, uma mesma região pode ter locais afetados por severidades baixas, médias e altas, que podem apresentar diferença nas espécies que se estabelecem pós distúrbio (KOBZIAR et al., 2024).



Figura 1. Características do distúrbio do fogo. (Adaptado de Keeley; Pausas (2022))

Alterações nessas características dos distúrbios, como o aumento da severidade ou frequência podem resultar em diminuição de fertilidade de solo, perda e conversão de habitat nos ambientes afetados (CERTINI, 2005). Em regiões do Chaco Serrano, o aumento da frequência do fogo causou alterações na qualidade do solo, que levou a

modificações profundas em traços funcionais das folhas de espécies herbáceas (CARBONE; AGUILAR, 2016). O aumento da frequência, intensidade e severidade deste distúrbio nos últimos anos tem tido impactos sociais, ambientais e econômicos. Em sistemas sensíveis ao fogo, como a Floresta Amazônica, incêndios em grande escala geográfica podem acarretar perdas ecológicas, econômicas e culturais. Assim, a frequência dos eventos de fogo é um fator que regula a resposta das espécies, principalmente aquelas que resistem ao fogo (CLARKE; BELL; LAWES, 2015).

Uma das alterações da resposta das comunidades frente a diferentes características dos distúrbios é tratada pela Hipótese do Distúrbio Intermediário, que postula que, sob intensidades intermediárias, distúrbios podem criar heterogeneidade no ambiente e aumentar a riqueza de espécies (BAZELY; MYERS, 2003) (Figura 2). Em florestas boreais e temperadas foi encontrado maiores valores de diversidade alfa em locais afetados por severidades intermediárias de distúrbio (aproximadamente 55% das árvores com copas destruídas pelo fogo) em comparação com locais não afetados (VILJUR et al., 2022).

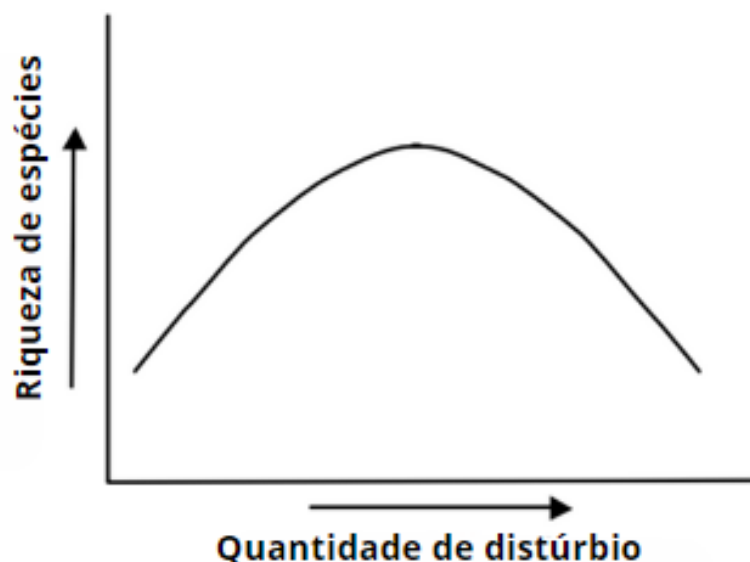


Figura 2. Hipótese do distúrbio intermediário. (Adaptado de Bazely; Myers (2003))

1.2 Nicho de persistência

Dentro do contexto de como as comunidades vegetais respondem a distúrbios, um aspecto importante é a capacidade de espécies características parecidas conseguirem coexistir. O nicho de persistência trata da coexistência de espécies com características similares (ex. forma de vida e habitat), mas que os indivíduos possuem a capacidade de rebrotar após distúrbios, se mantendo na população (BOND; MIDGLEY, 2001). As diferentes estratégias de regeneração, modulam, em parte, a comunidade que se estabelece após o distúrbio (CLARKE et al., 2013). A estratégia de rebrote possibilita maior resiliência da população, diminuindo o turnover de espécies pós distúrbio, mas esta capacidade de se manter na população diminui com o aumento de características do distúrbio, como frequência, intensidade e severidade, modificando a resposta das comunidades (CLARKE et al., 2013; CLARKE; BELL; LAWES, 2015; GONZÁLEZ; LARA, 2015; FAIRMAN et al., 2017). As diferentes respostas se dão em decorrência da resistência ou tolerância das espécies ao distúrbio (KEITH et al., 2007), além do regime do distúrbio (ex. frequência e severidade) (FIDELIS, 2020). A ação combinada dos indivíduos que rebrotaram junto aos novos propágulos leva uma composição de espécies próxima ao momento antes do distúrbio (DIETZE; CLARK, 2008). Neste aspecto, a capacidade de rebrotar confere maior resiliência a populações e comunidades, tendo em vista que indivíduos conseguiriam se manter mesmo após um distúrbio (Figura 3) (BOND; MIDGLEY, 2001). Dessa forma, a regeneração vegetativa através do rebrote pode exercer um papel fundamental para a dinâmica populacional de uma espécie em resposta a distúrbios, como o fogo (KEITH et al., 2007).

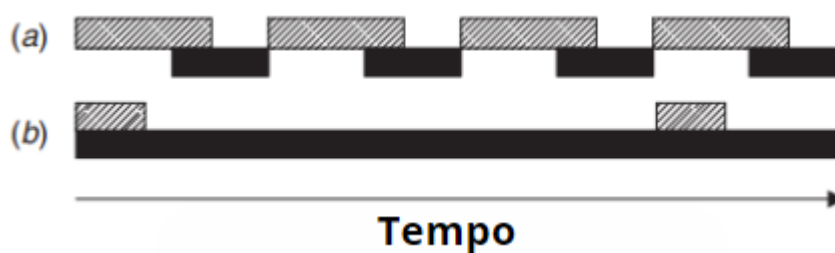


Figura 3. Representação esquemática das diferentes histórias de vida de (a) plantas que possuem a regeneração por sementes e (b) plantas que rebrotam. (a) Os estágios maduros (barras preenchidas) ocupam um local de forma intermitente, já que as plantas estabelecidas são mortas por sucessivos incêndios e não são substituídas até a maturação dos recrutas pós-fogo. Os estágios juvenis (barras tracejadas) podem ocupar um local de forma intermitente ou contínua. Nas plantas com capacidade de rebrotar (b), os estágios maduros ocupam um local de forma contínua, enquanto os juvenis estabelecem em menor abundância do que nas plantas que possuem a regeneração por sementes (Adaptado de Keith et al. (2007)).

1.3 Araucária e a dinâmica Campo x Floresta

Araucaria angustifolia (Bert.) Kuntze é uma espécie nativa das áreas de alta elevação do Sul e parte do Sudeste do Brasil. É uma espécie pioneira de vida longa, dependente de luz, e que geralmente domina o estrato arbóreo da Floresta com Araucária. A Araucária é dioica e polinizada pelo vento, possui dispersão zoocórica, dependendo principalmente de psitacídeos e corvídeos. A Araucária é uma arbórea que possui casca grossa, característica que confere proteção contra herbívora, patógenos e possivelmente contra o fogo (COSTA et al., 2021). O crescimento em diâmetro da Araucária é entre 30 mm e 150 mm ao ano (FILHO et al., 2010).

A Araucária é componente estruturante e geralmente domina o estrato arbóreo da Floresta com Araucária, tipo vegetacional ocorre principalmente nos planaltos do Sul do Brasil entre 500 e 1800 m de altitude. A interação histórica entre populações humanas e a Araucária moldaram as paisagens, e continuam influenciando as formações atuais (BEHLING, 1995; REIS; LADIO; PERONI, 2014). As florestas desta região são caracterizadas pela dominância da Araucária, uma espécie-chave de importância econômica, cultural e ecológica, que se encontra criticamente ameaçada de extinção (BOGONI et al., 2020; IUCN, 2013). A Araucária é considerada uma espécie-chave no processo de expansão da floresta sobre o campo pois ela modifica condições ambientais sob sua copa, e favorece outras espécies florestais, influenciando assim a dinâmica de sucessão (CARLUCCI; DUARTE; PILLAR, 2011; DUARTE et al., 2006; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2018). Além da influência da própria Araucária, a dinâmica de sucessão destas florestas é mediada por distúrbios como ciclones, grandes tempestades, aberturas de clareiras (SOUZA et al., 2008) e possivelmente o fogo que ocorre nos campos adjacentes. Na década de 1990, foram levantados questionamentos sobre o papel do fogo na expansão da Floresta com Araucária, e a relação da Araucária com esse distúrbio, devido a características intrínsecas a espécie, como inflamabilidade das folhas e casca grossa que promove resistência dos adultos ao fogo (BEHLING, 1997; SOARES, 1990). A dinâmica de sucessão da Floresta com Araucária pode ser comparada a de outras florestas dominadas por coníferas, que seguem o *Temporal Stand Replacement Model*, ou *Lozenge Model*, que se trata de um modelo de não-equilíbrio da dinâmica da vegetação (OGDEN, 1985; SOUZA, 2021). Estes distúrbios em diferentes escalas, criam a possibilidade de ondas de regeneração das coníferas antes do estágio de senescência, gerando um mosaico de regeneração (SOUZA, 2021).

Em altitudes elevadas, acima de 900 m, a Floresta com Araucária se encontra associada a Campos de Altitude. Por milhares de anos, os Campos de Altitude dominaram a paisagem nos planaltos do sul do Brasil (BEHLING, 1995; MÜLLER et al., 2023). Atualmente os campos se encontram em relictos, devido a expansão da floresta (OVERBECK et al., 2022) e apresentam grande importância ecológica, social e econômica.). Os ambientes de campo apresentam grande taxa de endemismo (RIBEIRO; FREITAS, 2010) indicando que não são apenas estágios de sucessão da floresta. Atualmente essa paisagem estruturada em mosaico campo-floresta é mantida com o manejo do fogo, que impede que espécies florestais avancem sobre os campos (OVERBECK et al., 2007; PILLAR, 2003; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Diversos desses ambientes de campos se encontram ameaçados atualmente, em decorrência de medidas restritivas que impedem o manejo com fogo na paisagem (SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020).

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Compreender a regeneração de uma espécie-chave ao longo de um gradiente de severidade de fogo.

2.2 Objetivos específicos

- Avaliar a regeneração inicial de indivíduos de araucária ao longo de um gradiente de severidade de fogo

- Avaliar a resposta dos indivíduos já estabelecidos a diferentes severidades de fogo

Efeito do fogo na regeneração de uma espécie-chave ameaçada de extinção

Gustavo Lemes Pinto; Rafael Barbizan Sühs; Nivaldo Peroni

3 INTRODUÇÃO

Distúrbios em frequências, intensidades e severidades intermediárias podem aumentar a diversidade e mudar a composição de espécies (BAZELY; MYERS, 2003). Isso ocorre porque estes eventos são capazes de reiniciar o processo de sucessão, gerando mosaicos de paisagens e influenciando a diversidade em vários níveis (STRAND et al., 2019). Em ambientes florestais, distúrbios como a queda de árvores, ciclones e fogo podem influenciar a dinâmica de populações e comunidades (SOUZA, 2007). Em florestas boreais dominadas por coníferas, a sucessão pós fogo é determinante na dinâmica da vegetação (KURKOWSKI et al., 2008). Neste caso, o gradiente de severidade do fogo é um importante fator na estruturação da comunidade subsequente, pois favorece espécies com múltiplas estratégias de regeneração (CLARKE; BELL; LAWES, 2015; FAIRMAN et al., 2017). Desta forma, compreender a resposta dos ambientes e das espécies aos distúrbios é de extrema importância para compreender a dinâmica das comunidades e populações.

Historicamente o fogo é uma das principais ferramentas utilizadas por populações humanas para manejar ambientes e modificar paisagens (LEVIS et al., 2018). Em ecossistemas não-florestais, como as savanas e campos, ele faz parte da dinâmica natural, removendo a biomassa morta e induzindo o rebrote da vegetação que possui adaptações para essa condição (FIDELIS; ZIRONDI, 2021; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Nestas paisagens, o fogo também atua como um filtro que mantém os campos e evita que espécies florestais avancem sobre os ambientes campestres (BLANCO et al., 2014). A utilização e o manejo do fogo estão intrinsecamente ligados à história de diversos ambientes no Neotrópico, tanto em ecossistemas não-florestais como florestais. Por exemplo, o Cerrado brasileiro foi moldado por milhares de anos com incêndios naturais (WELCH et al., 2013), e atualmente o manejo com fogo na região é um dos principais fatores que previnem a ocorrência de incêndios catastróficos (ELOY et al., 2019). Entretanto, o fogo também está relacionado com a diminuição de fertilidade de solo, perda e conversão de habitat (CERTINI, 2005). Em sistemas sensíveis ao fogo, como a Floresta Amazônica, incêndios em grande escala geográfica podem acarretar perdas ecológicas,

econômicas e culturais. Assim, a frequência dos eventos de fogo é um fator que regula a resposta das espécies, principalmente aquelas que resistem ao fogo (CLARKE; BELL; LAWES, 2015).

As diferentes estratégias de regeneração das espécies, modulam, em parte, a comunidade que se estabelece após o distúrbio (CLARKE et al., 2013). A capacidade de rebrotar é uma das formas que as espécies possuem para resistir a distúrbios. Esta capacidade diminui com o aumento da frequência do fogo, afetando a resposta das comunidades (CLARKE et al., 2013; CLARKE; BELL; LAWES, 2015; GONZÁLEZ; LARA, 2015; FAIRMAN et al., 2017). As diferentes respostas se dão em decorrência da resistência ou tolerância das espécies ao fogo (KEITH et al., 2007), além do regime do distúrbio (ex. frequência e severidade) (FIDELIS, 2020). Espécies dependentes de propágulos para regeneração, podem ser mais prejudicadas por distúrbios em grande escala espacial. A ação combinada dos indivíduos que rebrotaram junto aos novos propágulos leva uma composição de espécies próxima ao momento antes do distúrbio (DIETZE; CLARK, 2008). Neste aspecto, a capacidade de rebrotar confere maior resiliência a populações e comunidades, tendo em vista que indivíduos conseguiriam se manter mesmo após um distúrbio (BOND; MIDGLEY, 2001). Dessa forma, a regeneração vegetativa através do rebrote pode exercer um papel fundamental para a dinâmica populacional de uma espécie em resposta à distúrbios, como o fogo (KEITH et al., 2007).

Nas paisagens montanas subtropicais do Brasil, o fogo esteve presente nos últimos 50000 anos e se tornou mais frequente com a chegada de povos pré-Colombianos nos últimos 5000 anos (BEHLING, 1997; JESKE-PIERUSCHKA et al., 2010). Tanto o fogo como a herbívora por grandes pastadores foram distúrbios importantes para moldar as paisagens e formar os mosaicos de floresta ombrófila mista (Floresta com Araucária) e Campos de Altitude (BEHLING et al., 2004). Nestas regiões, a floresta permaneceu milhares de anos restrita a fundos de vales até o fim da última glaciação (cerca de 10000 anos AP), enquanto os Campos de Altitude dominavam as paisagens do sul do Brasil (BEHLING, 1995; MÜLLER et al., 2023). O aumento da distribuição da floresta ocorreu a aproximadamente 5000 anos AP, estando relacionada ao fim do período glacial e mais recentemente, a cerca de 2500 anos, ao uso e manejo da paisagem por povos pré-Colombianos (BEHLING, 1995, 1997; BITENCOURT; KRAUSPENHAR, 2006; JESKE-PIERUSCHKA et al., 2010; REIS; LADIO; PERONI, 2014). Esses povos

realizaram a dispersão de espécies florestais, especialmente da conífera *Araucaria angustifolia* (daqui em diante ‘Araucária’) (BITENCOURT & KRASPENHAUR, 2006; REIS; LADIO; PERONI, 2014). Neste período, os eventos de fogo tornaram-se bem mais frequentes, possivelmente atrelado às populações humanas, podendo ter relação com a expansão da floresta (BEHLING, 1997).

A interação histórica entre populações humanas e a Araucária moldaram as paisagens, e continuam influenciando os mosaicos atuais (BEHLING, 1995; REIS; LADIO; PERONI, 2014). Atualmente, o mosaico campo-floresta é mantido com a utilização do fogo, que evita o avanço da floresta sobre os campos (OVERBECK et al., 2007; PILLAR, 2003; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Entretanto, em diferentes frequências e severidades, o fogo pode favorecer espécies florestais (MÜLLER et al. 2023). As florestas desta região são caracterizadas pela dominância da Araucária, uma espécie-chave de importância econômica, cultural e ecológica, que se encontra criticamente ameaçada de extinção (IUCN, 2013). A Araucária é considerada uma espécie-chave no processo de expansão da floresta sobre o campo pois ela modifica condições ambientais sob sua copa, e favorece outras espécies florestais, influenciando assim a dinâmica de sucessão (BOGONI et al., 2020; CARLUCCI; DUARTE; PILLAR, 2011; DUARTE et al., 2006; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2018). Além da influência da própria Araucária, a dinâmica de sucessão destas florestas é mediada por distúrbios como ciclones, grandes tempestades, aberturas de clareiras (SOUZA et al., 2008) e possivelmente o fogo que ocorre nos campos adjacentes. Estes distúrbios em diferentes escalas, criam a possibilidade de ondas de regeneração das coníferas antes do estágio de senescência, gerando um mosaico de regeneração (SOARES, 1990; SOUZA, 2021). Essa dinâmica de regeneração através de distúrbios é comparável à de outras florestas dominadas por coníferas, como as florestas neozelandesas com *Agathis australis* (OGDEN, 1985; SOUZA, 2021).

Considerando o histórico da floresta com Araucária e sua possível relação com o fogo, buscamos entender quais fatores contribuem para a regeneração da Araucária e o efeito do gradiente de severidade do fogo nos indivíduos. Nossa hipótese é de que o fogo possa, em parte, contribuir para a manutenção da população de Araucária. Se este for o caso, esperamos que em baixas severidades de fogo os indivíduos já estabelecidos consigam persistir na população através do rebrote, e o recrutamento aumentará, devido à abertura de espaço e redução da competição, favorecendo a regeneração. Essa

abordagem nos permitirá compreender aspectos relacionados à resistência e a resiliência das populações desta espécie-chave perante a distúrbios.

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional de São Joaquim (PNSJ), uma área protegida de 49.500 hectares recentemente impactada por vários eventos de incêndios, especialmente nas regiões com maiores altitudes. Os principais tipos vegetacionais que ocorrem nas regiões elevadas do PNSJ são os Campos de Altitude e a Floresta Ombrófila Mista (SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). O estudo foi desenvolvido em cinco regiões onde a floresta estava se estabelecendo após corte de vegetação. As cinco regiões estudadas foram afetadas por incêndios no ano de 2020, entre os meses de maio a outubro (figura 1). Cada região possui respectivamente 35, 56, 21, 47 e 67 hectares.

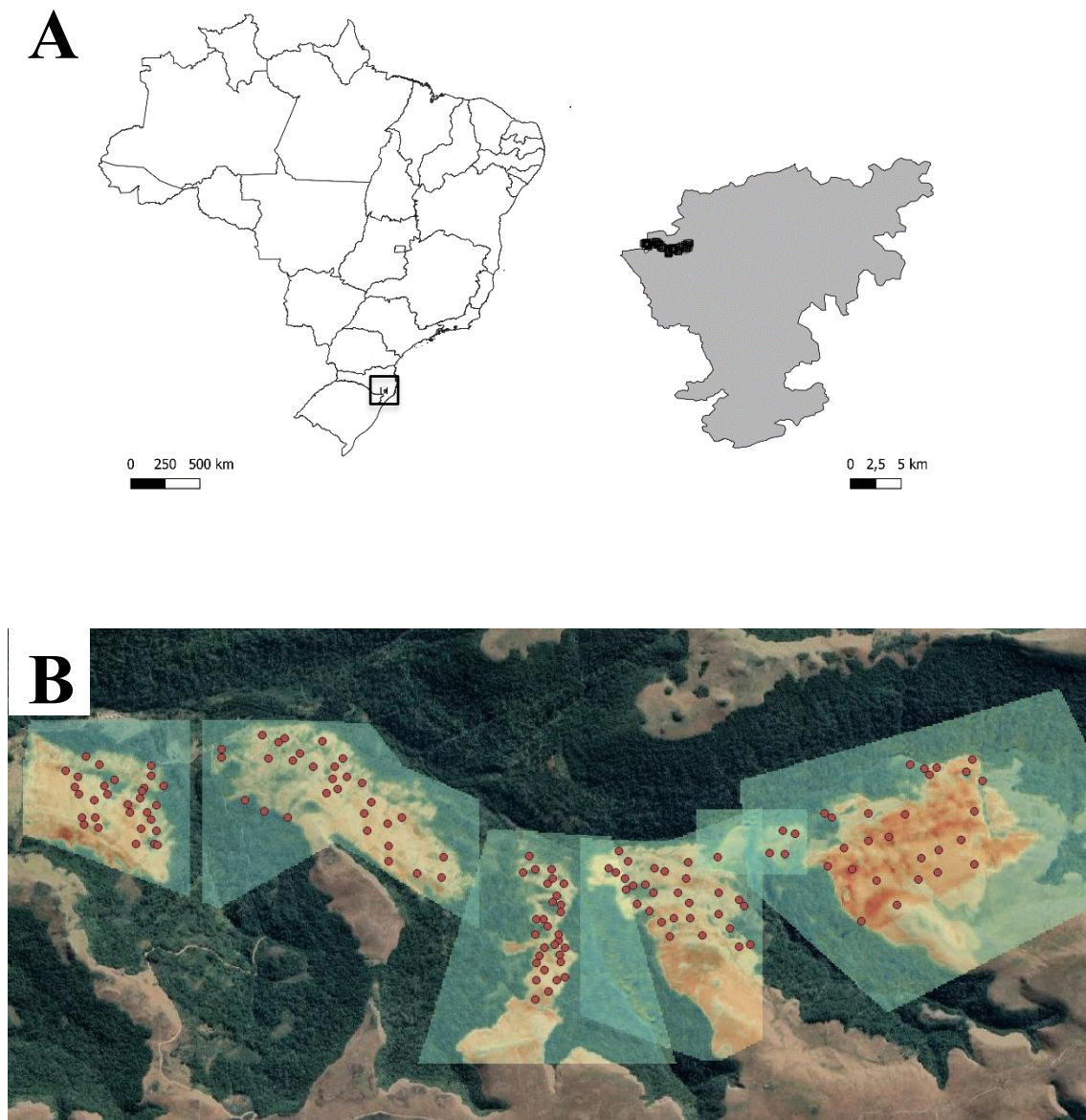


Figura 1-1. Mapa da localização das parcelas. (A) Localização do Parque Nacional de São Joaquim. (B) Localização das parcelas dentro do parque, sendo a coloração do fundo o Índice Diferenciado de Queimada por Razão Normalizada (indicador de severidade do fogo), o verde indica que são áreas sem o distúrbio e quanto mais vermelho indica maior severidade do fogo.

4.2 Coleta de dados

4.2.1 Caracterização da severidade do fogo

O PNSJ vem sendo afetado por eventos de incêndios criminosos, tendo o auge no ano de 2020, com grandes áreas sendo afetadas pelo fogo, incluindo áreas florestais. Consideramos a variação na severidade do distúrbio, que no caso do fogo trata da proporção de biomassa que é queimada, e ao longo do gradiente de severidade ocasiona

em diferentes respostas das comunidades (GONZÁLEZ; LARA, 2015). Para isso, utilizamos imagens do satélite Sentinel (sentinels.copernicus.eu) com resolução de 10 m para mapear as áreas afetadas pelo fogo. Para mapear essas áreas, obtivemos informações sobre a data em que os incêndios ocorreram com gestores da área protegida, brigadistas e pesquisadores. Além disso, realizamos expedições à campo para averiguar os locais. Posteriormente, adquirimos imagens do satélite SENTINEL-2 do menor período anterior e posterior aos eventos de incêndio. Para cada imagem calculamos o Índice de Queimada por Razão Normalizada (*Normalized Burn Ratio* - NBR) utilizando as bandas Infravermelho (NIR) e Infravermelho de Ondas Curtas (SWIR-2). Posteriormente, calculamos o Índice Diferenciado de Queimada por Razão Normalizada (*differenced Normalized Burn Ratio* - dNBR) subtraindo o valor do NBR da imagem ‘pré-fogo’ da imagem ‘pós-fogo’. Os valores de dNBR geralmente variam de -1 a +1, mas pode haver oscilações (KEESLEY, 2009; KEY; BENSON, 2006), onde valores próximos a zero indicam áreas que não foram queimadas e próximos a um indicam alta severidade (CROTTEAU; MORGAN VARNER; RITCHIE, 2013).

$$NBR = \frac{(NIR - SWIR2)}{(NIR + SWIR2)}$$

$$dNBR = NBR_{pré-fogo} - NBR_{pós-fogo}$$

Reduzimos a resolução de pixels de 10 m para 20 m para garantir que nossas unidades de amostragem (parcelas) ficassem dentro de um único pixel e não entre pixels diferentes, levando em conta imprecisões nas coordenadas geográficas tanto das imagens como das coordenadas geográficas obtidas através de GPS (Fig. 1). Os procedimentos de análise foram realizados na plataforma R e QGIS.

4.2.2 Amostragem

Em cada região, estabelecemos aleatoriamente 30 parcelas permanentes com uma distância mínima de 30 metros entre cada parcela. Foram utilizadas parcelas de formato circular, com raio de 5,64 m, totalizando 100 m² de área. No centro de cada parcela, instalamos uma barra de ferro com um número identificador e registramos as coordenadas geográficas de cada parcela. Realizamos a busca ativa de indivíduos de Araucária em cada parcela nos anos de 2021 e 2023. Em cada parcela, medimos a altura e o diâmetro na base de todos os indivíduos de Araucária. Para cada indivíduo de Araucária encontrado, vivo ou morto, uma placa de metal com um número de identificação foi fixada. A identificação de indivíduos mortos de Araucária após o fogo é facilitada pela

forma em que a espécie é encontrada: uma haste com resquícios foliares em seu tronco. Todos os indivíduos categorizados como ‘mortos’ em 2021 tiveram a morte validada na reamostragem do ano de 2023. Também coletamos a altura e Diâmetro na Altura da Base de todos os arbustos (*Baccharis uncinella*) presentes na parcela. Com isso calculamos a Área Basal total de arbustos presentes na parcela como uma medida de dominância.

4.2.3 Ambiente

Para a coleta das variáveis ambientais (tabela 1) que possivelmente influenciam a regeneração dos indivíduos de Araucária (tabela 1), foram estabelecidos quatro pontos em cada parcela. Nos extremos da parcela nas direções Oeste, Norte, Leste e Sul foram alocados quadrados de $0,5 \times 0,5$ m onde calculamos a cobertura de solo exposto, cobertura de rocha, inclinação do terreno e aspecto. Com os dados de latitude, inclinação do terreno e aspecto, calculamos o índice de carga térmica (*Heat load index - HLI*) McCune & Keon, (2002) e McCune (2007) para cada parcela. A abertura do dossel foi calculada em cada ponto da parcela através de uma fotografia com lente grande angular a 1 m do solo (SÜHS et al. 2021). Calculamos a distância para fonte de dispersão (floresta com mais de 1 hectare) por meio de imagens de satélite de alta resolução, no programa Google Earth.

Tabela 1. Variáveis coletadas nas parcelas

Variável	Descrição
Topographic	
Latitude	Latitude do ponto central da parcela
Longitude	Longitude do ponto central da parcela
Heat load index (HLI)	Calculado a partir da latitude, do aspecto e inclinação do terreno (McCune & Keon, (2002) e McCune (2007).
Inclinação	Inclinação da parcela (medido em campo)
Aspecto	Direção para qual a parcela está virada (medido em campo)
Fire	
Delta Normalized Burn Ratio (dNBR)	Severidade do fogo (medido utilizando imagens de satélite)
Stand characteristics	
Distância de fonte de dispersão	Distância da área florestal mais próxima (medido utilizando imagens de satélite)
Área Basal de arbustos	Área basal total de arbustos pós-incêndio (Calculada a partir do DAB e Altura)
Cobertura de rocha	Cobertura de rocha na parcela
Abertura do dossel	Entrada de luz na parcela (Calculado pelo pacote EImage no R)

4.3 Análise de Dados

4.3.1 Regeneração

Testamos o efeito das variáveis na regeneração de *A. angustifolia*. Consideramos regeneração a soma de recrutamento e rebrotes (ASSAL; GONZÁLEZ; SIBOLD, 2018). Utilizamos GLM com distribuição binomial negativa, com o número de regenerantes como variável resposta e distância da fonte, dNBR, HLI, cobertura de rocha, área basal de *Baccharis* e abertura do dossel como variáveis explicativas. Os modelos foram validados através de análises de normalidade e heteroscedasticidade dos resíduos. Simplificamos do modelo retirando as variáveis com maior valor de p e z, de forma que ficassem apenas variáveis significativas ($p < 0.05$) (JUNG et al., 2018).

4.3.2 Modelo de sobrevivência

Para avaliar o efeito do fogo na sobrevivência de *A. angustifolia*, avaliamos a probabilidade de morte ou rebrote das plântulas ao longo do gradiente de severidade do fogo. Realizamos dois GLMMs binomiais, um onde consideramos os indivíduos que morreram como a variável resposta, e o outro considerando os indivíduos que rebrotaram como a variável resposta, as variáveis explicativas foram: dNBR, HLI, cobertura de rocha, área basal de *Baccharis*. Também simplificamos do modelo retirando as variáveis com maior valor de p e z, de forma que ficassem apenas variáveis significativas. Todas as análises foram conduzidas em ambiente R com a utilização dos pacotes glmmTMB (BROOKS et al., 2017) para construção dos modelos, DHARMA (HARTIG, 2016) para validação dos modelos, MuMIn (BARTÓN, 2009).

5 RESULTADOS

Em um total de 150 parcelas, inventariamos 489 indivíduos de Araucária somando as duas amostragens, sendo: 20% mortos em decorrência do fogo, 35% regenerantes vegetativos que persistiram ao fogo, 4% que resistiram ao fogo e se mantiveram vivos sem rebrotar, 26% recrutas e 15% se encontravam em parcelas em que não houve o distúrbio de fogo.

Tabela 2. Valores mínimos, máximos, medianas e médias das variáveis

Variável	Min	Max	Mediana	Média (sd)
dNBR	-0.01	1.2	0.48	0.47 (0.24)
Distância	0	384.23	77.64	91.68 (71.47)
HLI	0.05	1.15	1.02	0.97 (0.16)
Dossel	25.29	100	95.42	86.19 (19.26)

Area Basal de arbustos	0	0.42	0.08	0.09 (0.07)
Rocha	0	0.09	0.006	0.01 (0.02)
Inclinação	0.87	37.75	20.37	20.37 (7.69)

5.1 Modelo de Regeneração

As variáveis que melhor explicaram a regeneração da Araucária nas parcelas foram: distância para fonte de dispersão ($Z = -3.185$; $P = 0.00145$) que teve efeito negativo na regeneração, e a severidade do fogo ($Z = -2.270$; $P = 0.02324$) que apresentou efeito quadrático na regeneração da população da Araucária. O modelo explicou 24% da variação ($\text{Pseudo } R^2 = 0.24$) e foi considerado válido (Figura 2).

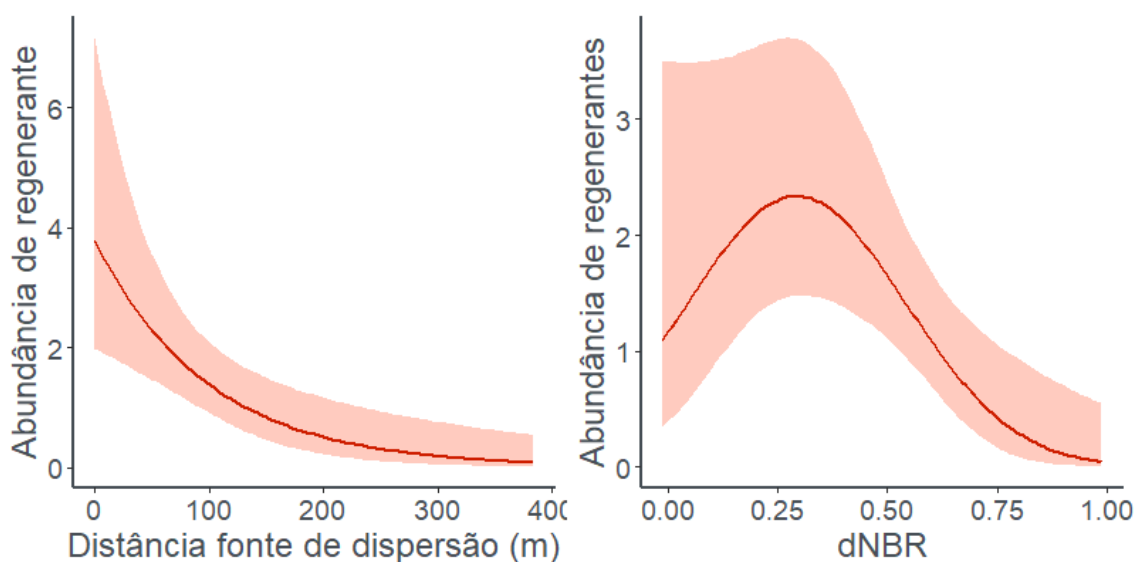


Figura 2-1. Abundância de regeneração de Araucária nas parcelas em função da distância para fonte de dispersão (A), dNBR (B).

5.2 Modelo de sobrevivência

Tanto a probabilidade de morte e de rebrote foram explicados pelo gradiente de severidade do fogo. A probabilidade de morte aumentou de forma linear com o aumento da severidade do fogo ($Z = 4.291$, $P = 1.78e-05$; pseudo $R^2 = 0,29$), enquanto a probabilidade de rebrote teve um efeito quadrático ($Z = -3.597$, $P = 0.000322$, pseudo $R^2 = 0,51$), alcançando o pico da probabilidade de rebrote na severidade 0.55 (unidade de medida) (Figura 3). A combinação desses dois modelos indica que até a severidade 0.7 a

Araucária é favorecida pelo fogo. Valores de severidade acima de 0.7 indicam que a Araucária tende a morrer.

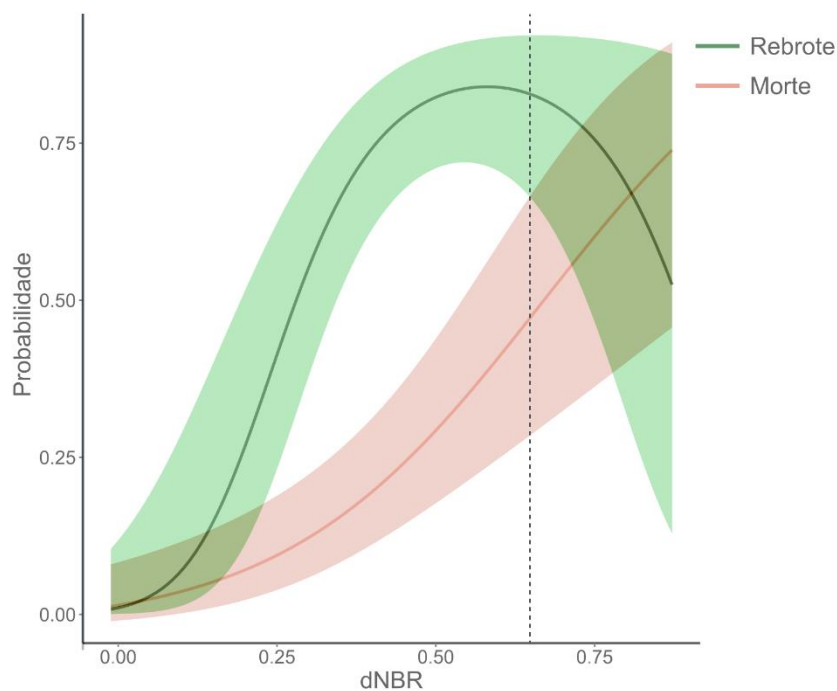


Figura 3-1. Probabilidade de mortalidade ou rebrote de plântulas de Araucária em função da severidade do fogo. A linha tracejada na severidade 0.7 indica o ponto de equilíbrio, onde os intervalos de confiança dos dois modelos se encontram.

6 DISCUSSÃO

Nosso estudo demonstrou como o fogo e a distância da fonte de dispersão afetam a regeneração da Araucária, uma espécie-chave e ameaçada de extinção que estrutura as florestas de altitude do sul do Brasil. Corroboramos nossa hipótese ao demonstrar, pela primeira vez, que o fogo pode ter um papel importante na dinâmica populacional da Araucária, uma vez que em severidades baixas a regeneração de indivíduos foi favorecida. Além disso, os indivíduos de Araucária tiveram uma chance maior de rebrotar do que de morrer em severidades baixas e intermediárias de fogo. Esta é uma evidência de que a Araucária tem mecanismos capazes de garantir sua persistência após distúrbios.

Esta é mais uma evidência de que o gênero de coníferas *Araucaria* possa ter uma relação evolutiva com distúrbios, especialmente o fogo, nas paisagens da América do Sul.

6.1 Ambiente

As coníferas são elementos centrais na estruturação de comunidades em locais com altitude elevada ao longo do mundo (BEKKER, 2005; PYATT et al., 2016), e compreender os fatores envolvidos no processo de regeneração incluindo seus mecanismos de persistência torna-se fundamental. No sul do Brasil, a Araucária é uma espécie-chave de conífera que domina as florestas em altitudes elevadas (KLEIN, 1984). Nossos resultados apontaram que os fatores que mais influenciaram a regeneração da Araucária foram o gradiente de severidade do fogo e a distância da fonte de dispersão. A distância da fonte tem relação direta com a disponibilidade de sementes, uma vez que aproximadamente 60% dos propágulos de Araucária, se estabelecem em um raio de 60 m da planta mãe (BITTENCOURT; SEBBENN, 2007), o estabelecimento da espécie é fortemente influenciado por psitacídeos e corvídeos (gralha-azul), que realizam a dispersão (VIEIRA; IOB 2007), e por predadores, especialmente roedores que predam suas sementes (IOB; VIEIRA, 2008). Dessa forma, a regeneração da Araucária em locais afetados pelo fogo provavelmente também é determinada pelo comportamento dos seus dispersores e predadores perante diferentes severidades do distúrbio. Além disso, o enterro das sementes, como realizado pela cutia e outros roedores, protege a semente da predação (MIDGLEY et al., 2023), que é um fator limitante no estabelecimento da Araucária (IOB; VIEIRA, 2008).

Demonstramos que o fogo teve uma relação importante com a regeneração da Araucária. Por ser uma espécie pioneira longeva, dependente de luz (ORELLANA; VANCLAY, 2018), a Araucária pode se beneficiar dos espaços abertos (SOUZA, 2007) pelo fogo e à diminuição dos competidores, especialmente gramíneas e outras espécies arbóreas, que dificultam o estabelecimento dos indivíduos em áreas abertas (SÜHS; GIEHL; PERONI, 2018). O fogo também pode diminuir a taxa de predação de sementes (CAZETTA; VIEIRA, 2021), principalmente em locais distantes de florestas não queimadas (TASKER et al., 2011). Em áreas afetadas por fogo em baixas severidades, a abundância de coníferas pode aumentar em relação a severidades moderadas e altas (ARROYO-VARGAS et al., 2019). Além disso, o fogo em baixas severidades pode aumentar a riqueza de espécies de plantas em florestas dominadas por coníferas (STRAND et al., 2019). Já em altas severidades de fogo, demonstramos que a regeneração

da Araucária é afetada negativamente. Nestas condições, o fogo pode inviabilizar as sementes e plântulas através do calor excessivo, acarretar diminuição na fertilidade do solo (GUNDALE et al., 2005; JOHNSTONE et al., 2016), além de afetar a microbiota do solo (IBÁÑEZ et al., 2022), dificultando o estabelecimento de novos indivíduos. Dessa forma, altas severidades de fogo podem diminuir a riqueza e diversidade de espécies de plantas em áreas florestais (STRAND et al., 2019).

6.2 Rebrotos e mortes

O gênero *Araucaria* é um dos únicos dentre as coníferas do mundo capaz de rebrotar (ALABARCE; DILLENBURG, 2012; BOND; MIDGLEY, 2001). Para *A. angustifolia*, a capacidade de rebrote frente à herbivoria foi demonstrado experimentalmente, onde plântulas da espécie conseguiram rebrotar após danos severos (ALABARCE; DILLENBURG, 2012). Nosso estudo demonstrou que o rebrote da Araucária pós fogo ocorreu especialmente sob severidades baixas e moderadas do distúrbio, ao passo que em altas severidades os indivíduos tiveram maior probabilidade de morrer do que persistir. A capacidade de rebrote da Araucária está diretamente relacionada às reservas da semente e de partes subterrâneas (ALABARCE; DILLENBURG, 2012). A baixa capacidade de rebrote das plântulas sob severidades altas de fogo provavelmente ocorreu devido ao fato de o fogo ter queimado as reservas subterrâneas dos indivíduos. A capacidade de rebrote das plântulas, demonstra que a Araucária possui diferentes estratégias para reagir ao distúrbio, possivelmente indicando uma história evolutiva com o fogo. Similar às espécies de coníferas do hemisfério norte, como *Pinus ponderosa* e *Pinus jeffreyi* (STEVENS et al., 2020), os indivíduos adultos de Araucária possuem uma camada espessa de casca que cresce à medida que o indivíduo se desenvolve (COSTA et al., 2021), que protege a planta contra patógenos e herbívoros e possivelmente também contra o fogo, como ocorre com outras espécies de casca espessa (PAUSAS, 2015; SOARES, 1990).

6.3 O fogo e o gênero *Araucaria* na América do Sul

O fogo está presente na história do gênero *Araucaria* na América do Sul, tanto no passado durante sua expansão territorial, quanto atualmente, em sistemas de manejo que utilizam o fogo (MÜLLER et al 2023; SÜHS et al., 2021). A dinâmica dos mosaicos campestres-florestais é mantida pelo manejo dos campos utilizando fogo e pastejo, que impede a expansão da floresta sobre os campos (BLANCO et al., 2014; SÜHS; GIEHL; PERONI, 2020). Essa dinâmica possivelmente é mediada pela frequência do distúrbio

que diminui a taxa de persistência de indivíduos de Araucária em áreas campestres. Outra espécie do gênero que domina florestas montanas na América do Sul, a *Araucaria araucana*, tem uma relação próxima com o fogo. A dinâmica das florestas Andinas dominadas por *A. araucana* e *Nothofagus* sp. foi historicamente moldada pelo fogo (ARROYO-VARGAS et al., 2019). Nestes ambientes, o gradiente de severidade altera a abundância das espécies dominantes da floresta, modificando estruturalmente as paisagens (ASSAL; GONZÁLEZ; SIBOLD, 2018; ARROYO-VARGAS et al., 2019). Além disso, os indivíduos adultos de *A. araucana* têm características que promovem resistência ao fogo, como a casca espessa, que engrossa com o envelhecimento da planta (BURNS, 1993), enquanto que os de *Nothofagus* sp. são mais afetados pelo fogo (GONZÁLEZ; VEBLEN; SIBOLD, 2010). De forma similar, a *Araucaria angustifolia* também possui casca espessa, principalmente nos indivíduos adultos (COSTA et al., 2021). Além disso, as folhas e ramos (grimpas) da Araucária são altamente inflamáveis, e possivelmente contribuem para aumentar a severidade do fogo (SOARES, 1990). Finalmente, as sementes da Araucária são revestidas por diversas camadas, conferindo uma possível proteção contra o fogo. Assim, as espécies sul-americanas do gênero *Araucaria* compartilham características de resistência ou persistência ao fogo, indicando que o gênero possui uma antiga história evolutiva com esse distúrbio.

6.4 Limitações e perspectivas futuras

Uma limitação de nosso trabalho é não ter os dados exatos da população antes do fogo. Mas apesar da dificuldade, conseguimos inferir o número de indivíduos presentes antes do fogo pela contagem das Araucárias queimadas. Na reamostragem de 2023 confirmamos a morte de todos os indivíduos ‘aparentemente mortos’ na primeira amostragem. Além disso, nosso trabalho foi desenvolvido três anos após o distúrbio, enquanto muitos trabalhos são realizados com mais tempo depois do fogo, quando a regeneração arbórea está em estágio mais avançado de regeneração e com a população mais bem estruturada. Assim, recomendamos que sejam realizados levantamentos dos indivíduos ao longo do tempo para avaliar a viabilidade dos rebrotes, visto que, trabalhos realizados com *Araucaria araucana* demonstraram que 70% dos indivíduos que rebrotaram morreram nos primeiros anos após o distúrbio (BURNS, 1993). Por fim, recomendamos que futuros estudos explorem experimentalmente os efeitos do fogo na germinação e crescimento inicial da Araucária, para testar se o fogo (calor, fumaça e/ou

cinzas) afetam os primeiros estágios de desenvolvimento da espécie. Se o efeito dessas preditoras for positivo, teremos evidências mais robustas de que o fogo seja importante para a espécie.

7 CONCLUSÃO

Avaliar os efeitos do gradiente de severidade fogo na paisagem, nos ajuda a compreender processos que influenciam o estabelecimento de espécies e estruturação de populações e comunidades. Demonstramos como esse distúrbio influencia a mortalidade e regeneração de uma espécie-chave e ameaçada de extinção que estrutura as florestas de altitude do sul do Brasil. Podemos inferir, que possivelmente o fogo teve um papel importante na expansão da distribuição da Araucária ao longo de sua evolução. A partir da análise de mortalidade e regeneração, encontramos que o fogo em severidades baixas pode ter um papel na manutenção da população de Araucária. Nessas severidades, os indivíduos estabelecidos antes do distúrbio tiveram maior probabilidade de persistir do que de morrer, sugerindo que a espécie possui mecanismos para persistir após o fogo.

REFERÊNCIAS

- ALABARCE, F. DA S.; DILLENBURG, L. R. Resprouting ability and intensity after damage in seedlings of the large-seeded species *Araucaria angustifolia*. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 24, p. 131–140, jun. 2012.
- ANGASSA, A.; OBA, G. Bush encroachment control demonstrations in southern Ethiopia: 1. Woody species survival strategies with implications for herder land management. **African Journal of Ecology**, v. 47, n. 1, p. 63–76, mar. 2009.
- ARROYO-VARGAS, P. et al. Impacts of fire severity and cattle grazing on early plant dynamics in old-growth *Araucaria-Nothofagus* forests. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 44, dez. 2019.
- ASSAL, T. J.; GONZÁLEZ, M. E.; SIBOLD, J. S. Burn severity controls on postfire *Araucaria-Nothofagus* regeneration in the Andean Cordillera. **Journal of Biogeography**, v. 45, n. 11, p. 2483–2494, 2018.

BAZELY, D.; MYERS, J. H. (EDS.). Biological invasions in the context of plant communities. Em: **Ecology and Control of Introduced Plants**. Ecology, Biodiversity and Conservation. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. p. 51–88.

BEHLING, H. Investigations into the late Pleistocene and Holocene history of vegetation and climate in Santa Catarina (S Brazil). **Vegetation History and Archaeobotany**, v. 4, n. 3, p. 127–152, 1 set. 1995.

BEHLING, H. Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná State (South Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology**, 1997.

BEKKER, M. F. Positive Feedback Between Tree Establishment and Patterns of Subalpine Forest Advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. **Arctic, Antarctic, and Alpine Research**, v. 37, n. 1, p. 97–107, 1 fev. 2005.

BITENCOURT, A. L.; KRAUSPENHAR, P. Possible prehistoric anthropogenic effect on *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze expansion during the late Holocene. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, n. 1, p. 109–116, 30 abr. 2006.

BITTENCOURT, J. V. M.; SEBBENN, A. M. Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. **Heredity**, v. 99, n. 6, p. 580–591, dez. 2007.

BLANCO, C. C. et al. Feedbacks between vegetation and disturbance processes promote long-term persistence of forest–grassland mosaics in south Brazil. **Ecological Modelling**, v. 291, p. 224–232, 10 nov. 2014.

BOGONI, J. A. et al. Testing the keystone plant resource role of a flagship subtropical tree species (*Araucaria angustifolia*) in the Brazilian Atlantic Forest. **Ecological Indicators**, v. 118, p. 106778, 1 nov. 2020.

BOND, W. J.; MIDGLEY, J. J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 1, p. 45–51, jan. 2001.

BOND, W. J.; SCOTT, A. C. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. **New Phytologist**, v. 188, n. 4, p. 1137–1150, 2010.

BURNS, B. R. Fire-Induced Dynamics of *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* Forest in the Southern Andes. **Journal of Biogeography**, v. 20, n. 6, p. 669, nov. 1993.

CARBONE, L. M.; AGUILAR, R. Contrasting effects of fire frequency on plant traits of three dominant perennial herbs from Chaco Serrano. **Austral Ecology**, v. 41, n. 7, p. 778–790, 2016.

CARLUCCI, M. B.; DUARTE, L. DA S.; PILLAR, V. D. Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v. 22, n. 1, p. 111–119, 2011.

CAZETTA, T. C.; VIEIRA, E. M. Fire Occurrence Mediates Small-Mammal Seed Removal of Native Tree Species in a Neotropical Savanna. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, 2021.

CERTINI, G. Effects of fire on properties of forest soils: a review. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 1–10, mar. 2005.

CLARKE, P. J. et al. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. **New Phytologist**, v. 197, n. 1, p. 19–35, 2013.

CLARKE, P. J.; BELL, D. M.; LAWES, M. J. Testing the Shifting Persistence Niche Concept: Plant Resprouting along Gradients of Disturbance. **The American Naturalist**, v. 185, n. 6, p. 747–755, jun. 2015.

COSTA, E. A. et al. Understanding bark thickness variations for *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. **Journal of Forestry Research**, v. 32, n. 3, p. 1077–1087, 1 jun. 2021.

CROTTEAU, J. S.; MORGAN VARNER, J.; RITCHIE, M. W. Post-fire regeneration across a fire severity gradient in the southern Cascades. **Forest Ecology and Management**, v. 287, p. 103–112, jan. 2013.

DIETZE, M. C.; CLARK, J. S. Changing the Gap Dynamics Paradigm: Vegetative Regeneration Control on Forest Response to Disturbance. **Ecological Monographs**, v. 78, n. 3, p. 331–347, 2008.

DUARTE, L. DA S. et al. What Saplings Can Tell Us about Forest Expansion over Natural Grasslands. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 6, p. 799–808, 2006.

EDWARDS, E. J. et al. The Origins of C4 Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. **Science**, v. 328, n. 5978, p. 587–591, 30 abr. 2010.

ELOY, L. et al. Seasonal fire management by traditional cattle ranchers prevents the spread of wildfire in the Brazilian Cerrado. **Ambio**, v. 48, n. 8, p. 890–899, ago. 2019.

FAIRMAN, T. A. et al. Frequent wildfires erode tree persistence and alter stand structure and initial composition of a fire-tolerant sub-alpine forest. **Journal of Vegetation Science**, v. 28, n. 6, p. 1151–1165, 2017.

FIDELIS, A. Is fire always the “bad guy”? **Flora**, v. 268, p. 151611, jul. 2020.

FIDELIS, A.; ZIRONDI, H. L. And after fire, the Cerrado flowers: A review of post-fire flowering in a tropical savanna. **Flora**, v. 280, p. 151849, 1 jul. 2021.

FILHO, A. et al. CRESCIMENTO, MORTALIDADE, INGRESSO E DISTRIBUIÇÃO DIAMÉTRICA EM FLORESTA OMBRÓFILA MISTA. **FLORESTA**, v. 40, n. 4, 23 dez. 2010.

GONZÁLEZ, M. E.; LARA, A. Large fires in the Andean Araucaria forests: when a natural ecological process becomes a threat. **Oryx**, v. 49, n. 3, p. 394–394, jul. 2015.

GONZÁLEZ, M. E.; VEBLÉN, T. T.; SIBOLD, J. S. Influence of fire severity on stand development of Araucaria araucana-Nothofagus pumilio stands in the Andean cordillera of south-central Chile: INFLUENCE OF FIRE ON STAND DEVELOPMENT. **Austral Ecology**, v. 35, n. 6, p. 597–615, set. 2010.

GUNDALE, M. J. et al. Restoration treatments in a Montana ponderosa pine forest: Effects on soil physical, chemical and biological properties. **Forest Ecology and Management**, v. 213, n. 1, p. 25–38, 18 jul. 2005.

IBÁÑEZ, T. S. et al. Effects of Soil Abiotic and Biotic Factors on Tree Seedling Regeneration Following a Boreal Forest Wildfire. **Ecosystems**, v. 25, n. 2, p. 471–487, mar. 2022.

IOB, G.; VIEIRA, E. M. Seed predation of Araucaria angustifolia (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and ‘large’ mammals. **Plant Ecology**, v. 198, n. 2, p. 185–196, 1 out. 2008.

JESKE-PIERUSCHKA, V. et al. Araucaria forest dynamics in relation to fire frequency in southern Brazil based on fossil and modern pollen data. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 160, n. 1–2, p. 53–65, abr. 2010.

JOHNSON, E. W. Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest. **Biological Conservation**, 1 jan. 1993.

JOHNSTONE, J. F. et al. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 14, n. 7, p. 369–378, 2016.

JUNG, J. Y. et al. Comparison of fatigue, depression, and anxiety as factors affecting posttreatment health-related quality of life in lung cancer survivors. **Psycho-Oncology**, v. 27, n. 2, p. 465–470, fev. 2018.

KEITH, D. A. et al. The persistence niche: what makes it and what breaks it for two fire-prone plant species. **Australian Journal of Botany**, v. 55, n. 3, p. 273–279, 18 maio 2007.

KOBZIAR, L. N. et al. Principles of fire ecology. **Fire Ecology**, v. 20, n. 1, p. 39, 25 abr. 2024.

KURKOWSKI, T. A. et al. Relative importance of different secondary successional pathways in an Alaskan boreal forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 38, n. 7, p. 1911–1923, jul. 2008.

LEVIS, C. et al. How People Domesticated Amazonian Forests. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 5, 2018.

MIDGLEY, J. et al. Seed burial reduces seed predation in the endangered Clanwilliam cedar (*Widdringtonia wallichii*). **Koedoe : African Protected Area Conservation and Science**, v. 65, n. 1, p. 1740, [s.d.].

MÜLLER, S. C. et al. Mechanisms and Processes Shaping Patterns of Forest-Grassland Mosaics in Southern Brazil. Em: OVERBECK, G. E. et al. (Eds.). **South Brazilian Grasslands: Ecology and Conservation of the Campos Sulinos**. Cham: Springer International Publishing, 2024. p. 417–443.

OGDEN, J. An introduction to plant demography with special reference to New Zealand trees. **New Zealand Journal of Botany**, v. 23, n. 4, p. 751–772, 1 dez. 1985.

ORELLANA, E.; VANCLAY, J. K. Competition and dominance between angiosperms and *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze in the Atlantic Forest in southern Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 425, p. 119–125, 1 out. 2018.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected biome: The South Brazilian *Campos*. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101–116, 11 dez. 2007.

OVERBECK, G. E. et al. Placing Brazil's grasslands and savannas on the map of science and conservation. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 56, p. 125687, 1 set. 2022.

PAUSAS. Bark thickness and fire regime. v. 23, n. 5, p. 315–327, 2015.

PILLAR, V. Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e Campos no sul do Brasil. Em: **Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservação**. [s.l: s.n.]. p. 209–216.

PYATT, J. C. et al. The Importance of Conifers for Facilitation at Treeline: Comparing Biophysical Characteristics of Leeward Microsites in Whitebark Pine Communities. **Arctic, Antarctic, and Alpine Research**, v. 48, n. 2, p. 427–444, 1 maio 2016.

REIS, M. S. D.; LADIO, A.; PERONI, N. Landscapes with Araucaria in South America: evidence for a cultural dimension. **Ecology and Society**, v. 19, n. 2, p. art43, 2014.

RIBEIRO, K. T.; FREITAS, L. Impactos potenciais das alterações no Código Florestal sobre a vegetação de campos rupestres e campos de altitude. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 239–246, dez. 2010.

SCOTT, A. C.; GLASSPOOL, I. J. The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 29, p. 10861–10865, 18 jul. 2006.

SOARES, R. V. Fire in Some Tropical and Subtropical South American Vegetation Types: An Overview. Em: GOLDAMMER, J. G. (Ed.). **Fire in the Tropical Biota: Ecosystem Processes and Global Challenges**. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer, 1990. p. 63–81.

SOUZA, A. F. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. **Austral Ecology**, v. 32, n. 5, p. 524–533, 2007.

SOUZA, A. F. et al. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. **Acta Oecologica**, v. 34, n. 2, p. 221–232, 1 set. 2008.

SOUZA, A. F. A review of the structure and dynamics of araucaria mixed forests in southern Brazil and northern Argentina. **New Zealand Journal of Botany**, v. 59, n. 1, p. 2–54, 2 jan. 2021.

STEVENS, J. T. et al. Biogeography of fire regimes in western U.S. conifer forests: A trait-based approach. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 5, p. 944–955, 2020.

STRAND, E. K. et al. Does burn severity affect plant community diversity and composition in mixed conifer forests of the United States Intermountain West one decade post fire? **Fire Ecology**, v. 15, n. 1, p. 25, dez. 2019.

SÜHS, R. B. et al. The influence of fire and cattle grazing on Araucaria population structure in forest-grasslands mosaics. **Flora**, v. 281, p. 151853, ago. 2021.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Interaction of land management and araucaria trees in the maintenance of landscape diversity in the highlands of southern Brazil. **PLOS ONE**, v. 13, n. 11, p. e0206805, 21 nov. 2018.

SÜHS, R. B.; GIEHL, E. L. H.; PERONI, N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 783, 21 jan. 2020.

TASKER, E. M. et al. Post-fire seed predation: Does distance to unburnt vegetation matter?: POST-FIRE SEED PREDATION. **Austral Ecology**, v. 36, n. 7, p. 755–766, nov. 2011.

VILJUR, M.-L. et al. The effect of natural disturbances on forest biodiversity: an ecological synthesis. **Biological Reviews**, v. 97, n. 5, p. 1930–1947, 2022.

WELCH, J. R. et al. Indigenous Burning as Conservation Practice: Neotropical Savanna Recovery amid Agribusiness Deforestation in Central Brazil. **PLoS ONE**, v. 8, n. 12, p. e81226, 11 dez. 2013.

8 ANEXO 1

Área	Parcela	Fire	20	Abund	20	Mortas	21	Reb	21	Reg	21	Mortas	23	Reb	23	Reg	23	AB	Arb	Mean	Roc	Distance	Heat	Load	Canopy
a1	1	yes	1	0	0	1	1	0	1	0.17	2.97	74.54	0.90	67.38											
a1	2	yes	3	1	2	0	0	1	0	0.01	0.00	99.37	0.99	51.81											
a1	3	yes	2	0	1	0	1	0	0	0.07	2.35	117.76	0.95	94.87											
a1	4	yes	4	3	1	1	0	0	0	0.09	0.00	197.48	1.09	NA											
a1	5	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.10	0.63	152.00	0.96	97.99											
a1	6	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.09	7.82	187.74	0.75	93.35											
a1	7	yes	3	2	1	0	0	1	0	0.09	4.38	76.65	0.90	99.45											
a1	8	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.16	1.25	99.65	0.86	86.13											
a1	9	yes	5	3	2	0	0	1	2	0.07	0.78	90.25	0.75	72.91											
a1	10	yes	9	6	3	0	0	0	0	0.10	5.16	48.37	0.90	91.43											
a1	11	no	1	0	1	2	2	1	7	0.21	0.00	42.42	1.08	47.34											
a1	12	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.11	0.00	96.06	1.03	84.26											
a1	13	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.03	16.41	145.45	1.10	99.32											
a1	14	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.01	6.25	200.89	1.08	100.00											
a1	15	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.03	37.03	156.09	0.94	99.32											
a1	16	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	8.28	134.30	1.01	89.27											
a1	17	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.04	10.63	176.26	1.04	87.17											
a1	18	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.06	4.07	171.01	1.08	83.89											
a1	19	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	2.50	170.95	1.09	94.03											
a1	20	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.17	9.22	141.74	1.08	87.35											
a1	21	yes	2	1	1	0	0	0	0	0.12	0.00	139.06	1.05	91.93											
a1	22	no	2	0	0	2	2	0	1	0.04	0.00	40.73	1.00	58.13											
a1	23		0	0	0	0	0	0	1	0.11	0.00	NA	0.91	32.09											
a1	24	no	11	1	0	1	0	0	0	0.17	0.00	14.96	0.90	33.74											
a1	25	no	8	0	0	0	0	0	3	0.05	1.88	26.44	0.81	50.59											

a2	26	yes	3	1	0	0	0	0	3	0.07	5.16	78.06	1.12	95.38
a2	27	yes	6	2	1	0	0	0	1	0.19	4.69	112.37	0.80	95.24
a2	28	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0.00	92.52	1.12	97.01
a2	29	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.11	1.41	105.73	1.01	95.76
a2	30	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0.32	176.26	1.02	90.82
a2	31	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.00	141.26	0.85	93.29
a2	32	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.12	1.10	83.91	1.07	95.78
a2	33	yes	0	0	0	0	0	0	2	0.08	5.47	147.15	1.08	86.49
a2	34	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.10	14.53	117.51	1.04	87.95
a2	35	yes	3	2	1	0	0	0	1	0.11	2.03	69.53	1.09	82.36
a2	36	yes	12	3	8	0	0	6	1	0.10	0.00	83.31	1.09	99.20
a2	37	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	0.00	149.03	1.09	NA
a2	38	yes	6	1	5	0	0	0	1	0.06	20.00	82.48	0.99	98.57
a2	39	yes	1	1	0	0	0	0	0	0.11	8.13	68.36	1.06	97.68
a2	40	yes	7	7	0	0	0	0	0	0.08	5.00	152.96	1.02	NA
a2	41	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.09	2.03	118.63	0.90	99.79
a2	42	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.14	0.00	62.91	1.03	NA
a2	43	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.20	0.00	69.38	0.98	NA
a2	44	yes	4	1	3	0	0	0	0	0.06	8.44	68.33	0.87	95.62
a2	45	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	6.10	81.49	0.98	97.52
a2	46	no	9	0	0	2	0	0	2	0.10	0.00	60.11	1.09	71.90
a2	47	no	12	0	0	4	2	0	1	0.14	0.00	43.44	1.12	67.99
a2	48	no	7	0	0	0	0	0	0	0.07	5.63	4.48	0.90	47.71
a2	49	no	1	0	0	0	0	0	3	0.22	0.78	0.00	0.79	36.31
a2	50	no	0	0	0	3	0	0	0	0.22	0.00	19.52	0.87	NA
a3	51	yes	2	1	1	0	0	0	0	0.06	8.44	17.64	0.65	100.00
a3	52	yes	8	3	5	0	0	5	0	0.34	1.88	32.37	0.96	100.00
a3	53	yes	0	0	0	0	0	0	1	0.07	0.32	58.24	0.83	99.44

a3	54	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.22	10.78	11.62	0.76	76.83
a3	55	yes	5	2	3	0	0	0	0	0.18	0.00	56.70	0.91	97.92
a3	56	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.12	0.00	54.06	0.97	100.00
a3	57	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.23	0.00	73.47	0.97	92.72
a3	58	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.03	9.53	54.96	1.13	100.00
a3	59	yes	0	0	0	0	0	0	3	0.16	0.78	74.65	1.09	100.00
a3	60	yes	0	0	0	0	0	0	2	0.09	7.82	24.97	1.04	100.00
a3	61	no	5	0	0	1	0	0	0	0.19	0.00	0.00	0.93	25.29
a3	62	yes	0	0	0	0	0	0	1	0.11	2.50	26.58	1.10	100.00
a3	63	no	0	0	0	0	0	0	3	0.20	0.00	24.09	0.91	35.88
a3	64	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.06	2.66	23.63	1.03	100.00
a3	65	yes	2	0	2	0	0	1	1	0.10	16.72	14.17	0.82	100.00
a3	66	yes	0	0	0	0	0	1	0	0.07	0.00	5.50	0.81	100.00
a3	67	yes	1	0	0	0	0	0	0	0.11	9.38	2.44	1.08	100.00
a3	68	yes	0	0	0	0	0	0	1	0.09	1.25	30.70	1.04	100.00
a3	69	yes	3	1	2	0	0	2	4	0.13	18.91	32.79	1.11	100.00
a3	70	no	4	0	0	2	0	0	4	0.17	0.00	42.12	0.05	32.43
a3	71	yes	1	0	1	0	0	0	0	0.27	8.44	38.66	1.06	88.94
a3	72	yes	8	4	4	0	0	2	0	0.18	3.28	55.39	1.03	100.00
a3	73	no	2	0	0	0	0	0	0	0.39	0.00	77.23	1.05	78.08
a3	74	yes	4	1	3	0	0	1	0	0.43	0.00	32.47	1.11	100.00
a3	75	no	1	0	0	0	0	0	0	0.18	0.00	90.37	1.06	NA
a1	76	no	5	0	0	1	1	0	1	0.24	0.94	108.87	0.91	38.90
a4	77	yes	2	0	2	0	0	1	2	0.05	17.35	110.79	1.13	100.00
a4	78	yes	2	1	0	0	0	0	2	0.04	5.75	90.54	1.12	100.00
a4	79	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.14	0.63	111.60	1.09	74.58
a4	80	no	0	0	0	0	0	0	2	0.11	7.35	69.23	1.02	44.08
a4	81	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.06	14.22	87.85	0.53	100.00

a4	82	no	0	0	0	0	0	0	0	0.14	0.00	158.63	0.93	37.91
a4	83	yes	0	0	0	0	0	0	1	0.07	1.25	43.06	0.91	95.86
a4	84	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.00	68.39	1.11	100.00
a4	85	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	7.97	135.99	0.79	100.00
a4	86	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.03	2.07	87.01	1.12	100.00
a4	87	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.07	2.19	226.67	1.11	100.00
a4	88	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.05	13.13	241.63	1.06	100.00
a4	89	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.06	5.32	223.22	1.09	100.00
a4	90	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.12	0.00	147.55	1.09	100.00
a4	91	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.10	7.66	114.32	0.83	100.00
a4	92	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	20.32	176.91	1.14	100.00
a4	93	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	2.47	191.84	1.11	100.00
a4	94	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.02	3.13	81.51	0.81	100.00
a4	95	no	1	0	0	0	0	0	1	0.21	2.19	65.82	1.00	59.78
a4	96	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.04	2.03	33.29	0.84	100.00
a4	97	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.09	3.91	103.18	0.99	100.00
a4	98	no	0	0	0	0	0	0	0	0.13	5.22	74.25	0.96	69.66
a4	99	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.05	1.25	103.98	0.85	100.00
a4	100	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.02	4.19	180.97	1.10	100.00
a4	101	no	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.00	180.39	0.81	47.63
a5	102	yes	0	0	0	0	0	0	10	0.05	0.94	45.08	0.36	98.71
a5	103	yes	0	0	0	0	0	0	6	0.05	1.10	52.29	1.13	100.00
a5	104	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.00	8.51	0.84	100.00
a5	105	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.22	0.00	112.61	1.04	100.00
a5	106	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	10.63	229.65	1.14	100.00
a5	107	yes	1	1	0	0	0	0	0	0.00	2.03	2.17	0.82	100.00
a5	108	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	36.41	214.67	1.14	100.00
a5	109	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	8.63	408.78	1.06	100.00

a5	110	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.00	497.71	1.04	100.00
a5	111	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	14.69	384.23	1.07	100.00
a5	112	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.00	401.39	1.16	NA
a5	113	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.00	375.60	0.75	NA
a5	114	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.00	383.93	1.00	100.00
a5	115	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.01	15.47	272.48	1.09	100.00
a5	116	no	0	0	0	0	0	0	1	0.02	11.25	128.27	1.06	100.00
a5	117	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0.00	60.83	1.06	95.42
a5	118	yes	0	0	0	0	0	0	2	0.02	5.10	46.14	1.10	100.00
a5	119	no	1	0	0	0	1	0	0	0.02	1.25	34.09	0.71	51.24
a5	120	no	0	0	0	0	0	0	0	0.10	2.50	17.55	1.06	58.66
a5	121	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.00	130.48	1.09	100.00
a5	122	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.08	1.25	248.53	1.02	100.00
a5	123	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.09	0.00	157.91	1.07	99.57
a5	124	yes	4	0	4	0	0	3	0	0.03	1.10	42.29	1.11	100.00
a5	125	no	0	0	0	0	0	0	0	0.00	6.25	16.37	1.03	87.86
a5	126	no	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0.00	0.00	1.05	61.55
a1	127	yes	3	3	0	0	0	0	1	0.04	0.00	99.32	0.95	NA
a1	128	yes	4	2	2	0	0	0	1	0.05	0.00	82.17	0.75	NA
a1	129	yes	5	3	2	0	0	0	0	0.10	0.00	194.37	0.91	NA
a1	130	yes	8	5	3	0	0	0	1	0.09	0.00	42.39	1.09	NA
a1	131	yes	4	2	0	0	0	0	0	0.07	0.00	53.98	1.05	NA
a2	132	yes	5	0	0	0	0	0	0	0.10	0.00	80.66	1.15	NA
a2	133	yes	11	2	7	0	0	0	0	0.13	0.00	104.26	1.15	NA
a2	134	yes	4	3	0	0	0	0	0	0.04	0.00	141.63	1.06	NA
a2	135	yes	58	12	46	0	0	22	0	0.10	4.38	126.23	0.88	85.95
a2	136	yes	3	2	1	0	0	1	3	0.11	0.38	103.96	0.94	88.06
a5	137	yes	6	2	4	0	0	2	2	0.03	24.07	26.62	0.94	93.22

a5	138	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.11	26.88	6.86	0.96	84.78
a5	139	yes	0	0	0	0	0	0	3	0.11	2.50	122.39	1.14	89.37
a5	140	yes	0	0	0	0	0	0	7	0.06	1.41	61.19	0.65	93.35
a5	141	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.11	0.00	97.31	0.98	NA
a4	142	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.07	10.38	22.04	1.15	80.48
a4	143	yes	1	0	1	0	0	0	3	0.05	27.82	112.07	1.11	80.89
a4	144	yes	1	0	1	0	0	0	2	0.09	37.66	126.25	1.14	88.54
a4	145	yes	0	0	0	0	0	0	2	0.20	0.00	92.53	1.06	73.69
a4	146	yes	5	2	3	0	0	0	2	0.06	2.97	31.57	1.13	90.98
a3	147	yes	4	2	2	0	0	0	0	0.07	5.94	9.72	1.11	82.02
a3	148	yes	9	0	9	0	0	3	1	0.10	0.78	58.18	1.09	57.62
a3	149	yes	10	2	8	0	0	6	4	0.04	30.16	5.52	0.75	92.43
a3	150	yes	37	10	27	0	0	9	0	0.06	12.19	47.80	0.88	94.25
a3	151	yes	0	0	0	0	0	0	0	0.14	8.60	53.68	0.82	74.15