

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
LETÍCIA LARCHER DE CARVALHO

**ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E TOLERÂNCIA À SOMBRA EM PLÂNTULAS
DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA**

CURITIBA
2009

LETÍCIA LARCHER DE CARVALHO

**ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E TOLERÂNCIA À SOMBRA EM PLÂNTULAS
DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Prof^a Dr.^a Maria Regina Torres Boeger.

CURITIBA

2009

Dedico à minha família.

Pela confiança, por todo amor

E tudo que alcançarei.

AGRADECIMENTOS

Agradeço infinitamente aos meus pais, pela compreensão nos momentos em que estive ausente, e por todo o suporte financeiro e emocional desde o início da minha vida acadêmica. Espero que eu consiga transmitir aos meus filhos todo amor e segurança que vocês me transmitem, e que possa como vocês, ser exemplo de dedicação e união familiar. Amo vocês!

Agradeço à Prof^a Dr. Maria Regina Boeger, minha orientadora em tantos sentidos, pela oportunidade de crescimento, aprendizado, realização profissional e pessoal e pela confiança em mim depositada. À Prof^a Márcia Marques, por me ajudar a enxergar muito além da morfologia das espécies. Ao Prof^o Walter Boeger pelo suporte técnico que possibilitou algumas análises realizadas neste trabalho e ao Prof^o Marcio Pie pelo auxílio com a análise da relação filogenética entre as espécies. Aos Prof^o Eduardo Arcoverde de Mattos e Edmilson Bianchini pelas valiosas contribuições na banca de avaliação.

Aos meus queridos amigos Marco Antonio Gomes Souto, Maria Wilhelmina Pil (Lhuuuu) e Talita Iatski da Silveira por tornarem muito mais agradável o convívio no LMEF, pela imensa ajuda na análise e discussão dos resultados, e pelos momentos de descontração, na hora do almoço ou no carro, ouvindo e cantando uma musica beeem alta. Aos meus colegas de mestrado, que dividiram tantas angústias, aulas de bioestatística praguejadas, mosquitos no campo, pelas viagens a congressos e tantas outras coisas memoráveis. Em especial à Flá, Fer e Jords, as meninas super poderosas.

No dicionário, triângulo se define por ser uma figura geométrica plana de três lados fechada por três linhas que se encontram. Para mim, é um pouco mais complexo, onde não cabem apenas linhas que se encontram, e sim linhas que se completam. Rafa e Má, que interam o meu triângulo, muito obrigada pela amizade, carinho, compreensão, alegrias, jantares, festas e por estarem ao meu lado nos muitos momentos em que duvidei e me senti fragilizada. E “bora pra vida”!

Gostaria de agradecer a outros tantos amigos que estiveram comigo nesta caminhada, aos professores do Curso de Mestrado do PPG Ecologia e Conservação, e a todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho. Deixo aqui o meu agradecimento.

RESUMO

As diferentes funcionalidades que as plântulas apresentam, em decorrência da morfologia, contribuem para um aumento efetivo das suas chances de sobrevivência nos primeiros estágios de desenvolvimento. São encontrados dois grandes grupos de espécies não-pioneiras que diferem quanto à tolerância à sombra: as espécies adaptadas a ambientes com pouca luz (tolerantes à sombra) que apresentam características para aproveitar de forma satisfatória a pouca quantidade de luz que chega até as folhas, e aquelas capazes de ter um crescimento relativamente rápido, porém tem a taxa de sobrevivência depende da maior entrada de luz no subosque (dependentes de clareiras), e por isso apresentam maior investimento em crescimento. Com o objetivo de testar a diferenças entre espécies com diferentes tolerâncias à sombra, foram investigadas plântulas e sementes de 14 espécies arbóreas do morfotipo PEF, ocorrentes na Floresta Atlântica da Ilha do Mel, Paranaguá, PR (25°29'/25°34'32''S - 48°17'15''/48°23'16''W), caracterizada como ambiente sombreado de solo arenoso. Observaram-se diferenças significativas no padrão de alocação de biomassa aérea nas plântulas entre as espécies tolerantes e dependentes de clareiras. Apesar da grande influência das variáveis abióticas, como o solo arenoso, é possível identificar entre as características morfológicas um padrão referente a cada tipo de estratégia de estabelecimento. Espécies tolerantes à sombra têm plântulas com maior biomassa e investem mais em características morfológicas que maximizam a fotossíntese, enquanto que as espécies dependentes de clareiras investem em crescimento. Estas características peculiares de cada grupo não estão relacionadas com a história de vida das espécies estudadas e, sim, nas estratégias adaptativas ao ambiente em que estão inseridas.

Palavras chave: padrão de alocação de biomassa, crescimento em resposta à luz, morfologia funcional, Floresta de Restinga.

ABSTRACT

The different functions that seedlings show due to their morphology, contribute to an effective increase in their chances of survival in early stages of development. There are two large groups of non-pioneer species that differ in shade tolerance: species adapted to environments with low light (shade tolerant), which have features that enable them to use the low amount of light that reaches the leaves; and those that are able to have a relatively rapid growth, but have their survival rate dependent on the entry of more light in the understory (gap dependents), and therefore invest more in growth. Aiming to test the differences between species tolerance to shade, seedlings and seeds were investigated for 14 tree species of the PEF morphotype, occurring in the Atlantic Forest of Ilha do Mel, Paranaguá / PR (25 ° 29 ' / 25'S 34'32' -48 ° 17'15"/ 48 ° 23'16"W), characterized as a shaded environment with sandy soil. There were significant differences in the pattern of biomass allocation in the seedlings of tolerant species and those dependent on gaps. Despite the great influence of abiotic variables, such as sandy soil, it is possible to identify a pattern between the morphological characteristics for each type of strategy for establishment. Shade tolerant species have seedlings with higher biomass and invest more in morphological traits that maximize photosynthesis, while the ones gap dependent invest in growth. These peculiar characteristics of each group are not related to their life history, but rather to the adaptive strategies to the environment in which they are inserted.

Key-words: biomass allocation patterns, growth response to light, functional morphology, Restinga Forest.

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

- FIGURA 1 Localização da Ilha do Mel (Paranaguá) no Brasil e no Estado do Paraná (A) e na Baía de Paranaguá (B), destacado em círculo).....17

CAPITULO ÚNICO: Alocação de biomassa e tolerância à sombra em plântulas de espécies arbóreas da Floresta Atlântica

- FIGURA 1 Dendrograma de similaridade morfológica entre as espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil. Barra: 10.0 distância euclidiana. dc: dependente de clareiras, t: tolerante à sombra.....59
- FIGURA 2 Dendrograma de similaridade filogenética entre as espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil. Barra: 20 milhões de anos. dc: dependente de clareiras, t: tolerante à sombra.....60
- FIGURA 3 Relação entre a similaridade filogenética e morfológica das espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil.....61

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO GERAL

TABELA 1	Classificação dos morfotipos de plântulas segundo Míquel (1987), com abreviações de Garwood (1996).....	12
TABELA 2	Características associadas à tolerância à sombra (modificada de Valladares e Niinemets, 2008).....	16

CAPITULO ÚNICO: Alocação de biomassa e tolerância à sombra em plântulas de espécies arbóreas da Floresta Atlântica

TABELA 1	Relação das espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil, e suas respectivas características. Np: número de plântulas, ns: número de sementes.....	54
TABELA 2	Relação dos parâmetros morfológicos utilizados na comparação da morfologia dos grupos de espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil, respectivos significados e fórmulas.....	55
TABELA 3	Morfologia das plântulas (média \pm erro padrão) de 14 espécies arbóreas de floresta de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil. Variáveis seguidas de letras diferentes representam diferenças estatisticamente significativas entre as espécies (Tuckey, $p < 0.05$). MS _{plant} : massa seca total da plântula, MS _{sem} : massa seca da semente, MS _{caule} : massa seca do caule, MS _{eofilos} : massa seca dos eofilos, MS _{cot} : massa seca dos cotilédones, AFT: Área fotossintetizante total (cotilédones + eofilos), dc: dependente de clareiras, t: tolerante à sombra.....	56
TABELA 4	Comparação dos valores médios (\pm erro padrão) das razões morfológicas das espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil.....	57

TABELA 5	Valores de correlação (SMA) entre massa seca da semente (MS_{sem}) e os parâmetros morfológicos de todas as espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil.....	58
----------	---	----

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
1.1 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	11
1.1.1 Morfologia funcional de plântulas.....	11
1.1.2 Trocas ecológicas em plantas.....	13
1.2 A ILHA DO MEL.....	17
1.2.1 Descrição	17
1.2.2 Ecologia das espécies de Floresta.....	19
1.3 OBJETIVOS GERAIS.....	21
REFERÊNCIAS.....	22
2 CAPÍTULO ÚNICO: Alocação de biomassa e tolerância à sombra em plântulas de espécies arbóreas da Floresta Atlântica.....	26
Resumo	28
Introdução.....	29
Material e métodos.....	33
Resultados.....	37
Discussão.....	40
Agradecimentos	45
Referências.....	45

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.1.1. Morfologia Funcional de Plântulas

As plântulas representam a parte mais frágil do ciclo de vida de uma planta (MÍQUEL 1987). O sucesso na transposição desta fase depende de estratégias como as adaptações morfológicas e funcionais, que poderiam favorecer o estabelecimento da espécie em determinadas situações ambientais (GARWOOD 1996). As diferentes funcionalidades que as plântulas apresentam, em decorrência da morfologia, contribuem para um aumento efetivo das suas chances de sobrevivência nos primeiros estágios de desenvolvimento (DUKE 1965, GARWOOD 1996). A morfologia da plântula tem sido classicamente considerada em função dos cotilédones, pois estes têm um papel crucial no estabelecimento das plântulas, por num primeiro momento absorver os recursos do endosperma da semente e após a germinação, transferir os materiais de reserva para as raízes e caule em desenvolvimento (KITAJIMA 1992). As variações dos cotilédones definem diferenças na absorção de luz, proteção dos tecidos nutritivos e funcionalidade, influenciando no estabelecimento e crescimento das plântulas (MARQUES e OLIVEIRA 2005).

Apesar da importância desta fase para o sucesso do estabelecimento das espécies, não há consenso sobre o conceito de plântula. Vários trabalhos identificam esta fase de acordo com a idade dos indivíduos: vinte e oito dias (HANLEY e LAMONT 2001), seis meses (KENNEDY et al. 2004), ou dois anos (CANHAM et al. 1999). Outros autores consideram que corresponde à fase que se inicia com a germinação e se estende até o aparecimento do primeiro par de eófilos (CAVICHIOLO 2006). Ainda de acordo com este conceito, a fase seguinte à de plântula corresponde ao tirodendro, cujo término é determinado pelo aparecimento dos primeiros metáfilos (SOUZA 2003).

Estudos morfológicos sobre os tipos morfofuncionais de plântulas são escassos. Sabe-se que diferentes morfologias de plântulas implicam em diferentes funcionamentos ecológicos das mesmas, como cotilédones de reserva ou foliáceos com função fotossintetizante, influenciando o estabelecimento das espécies (DUKE 1965, KITAJIMA 1992, MARQUES e OLIVEIRA 2005), o que acarretam em mudanças na abundância dos tipos morfofuncionais nas florestas tropicais (MÍQUEL 1987, IBARRA-MANRÍQUEZ *et al.* 2001, RESSEL *et al.* 2004).

Para melhor entender-se a morfologia funcional de plântulas, desenvolveu-se uma classificação que permite agrupar a sua grande diversidade morfológica em grupos com morfologias contrastantes. Dentre das inúmeras classificações de morfotipos de plântulas propostas, um das mais utilizadas atualmente é a de MÍQUEL (1987), com abreviações de GARWOOD (1996), que separa as plântulas em cinco tipos morfofuncionais com base na exposição dos cotilédones (fanerocotiledonar e criptocotiledonar), suas posições na plântula (epigeal ou hipogeal), e funções (fotossintetizante e de reserva) (tabela 1).

Tabela 1: Classificação dos morfotipos de plântulas segundo Míquel (1987), com abreviações de Garwood (1996)

Morfotipo	Cotilédones	Localização do cotilédone	Função
PEF - Fanerocotiledonar Epigeal Foliáceo	Exposto	Acima do nível do solo	Fotossíntese
PER - Fanerocotiledonar Epigeal de Reserva	Exposto	Acima do nível do solo	Reserva
PHR - Fanerocotiledonar Hipogeal de Reserva	Exposto	Abaixo do nível do solo	Reserva
CHR - Criptocotiledonar Hipogeal de Reserva	Encerrado pela semente	Abaixo do nível do solo	Reserva
CER - Criptocotiledonar Epigeal de Reserva	Encerrado pela semente	Acima do nível do solo	Reserva

A abundância de cada um destes cinco morfotipos de plântulas é muito similar entre diversas florestas tropicais (MIQUEL 1987, IBARRA-MANRÍQUEZ *et al.* 2001, RESSEL *et al.* 2004), sugerindo que pressões seletivas similares devem ter agido na morfologia das plântulas das diferentes florestas (RESSEL *et al.* 2004). Desta forma, o

mesmo morfotipo de plântulas pode ser observado em táxons não intimamente relacionados, sugerindo relação de convergência evolutiva entre estes (IBARRA-MANRÍQUEZ *et al* 2001).

1.1.2. Trocas ecológicas (*trade-off*) em plantas

As florestas tropicais, em geral, suportam um enorme número de espécies arbóreas (PRIMACK 1990, AMEZQUITA 1998, BURSLEN *et al.* 2001) e a fitodiversidade encontrada não é suficientemente explicada por apenas um único fator (BURSLEN *et al.* 2001). Dentro deste conceito, WILSON *et al.* (1999) estabeleceram três eixos principais que buscam entender as pressões e oportunidades que modularam a evolução das plantas:

- 1) Capacidade de dominância competitiva, relacionado com o tamanho da planta;
- 2) Resposta a distúrbios, relacionado com a história de vida e número, tamanho e capacidade de dispersão das sementes;
- 3) Capacidade de explorar ambientes de baixa ou alta concentração de recursos (estabelecimento de plântulas)

Quando há uma correlação negativa entre investimentos antagônicos relacionados com a alocação de uma quantidade finita de recursos, chama-se esta relação de troca ecológica ou “*trade off*” (STEARNS 1989). Esse conceito foi descrito primeiramente com o objetivo de explicitar as conseqüências das espécies apresentarem diferentes taxas de desenvolvimento e fecundidade e diferentes capacidades de sobrevivência em condições ecológicas distintas. Estas trocas representam os custos investidos na forma de aptidão quando uma mudança benéfica em um atributo for ligada à uma mudança prejudicial em outro (STEARNS 1989). A seleção natural deve favorecer características morfológicas de folhas que maximizem o ganho de carbono e a habilidade competitiva e habilidade de sobreviver a condições estressantes, mas com o mínimo gasto de recurso para a construção e manutenção desta característica (GIVNISH 1988, STEARNS 1989, GILBERT *et al.* 2006). Por ser praticamente impossível aperfeiçoar todos esses componentes, simultaneamente, diversas combinações de

características funcionais estão envolvidas com os nichos ecológicos e a história de vida das espécies (ALVAREZ-CLARE e KITAJIMA 2007).

Características morfofuncionais de plântulas e sementes representam uma relação direta de trocas ecológicas (CRAWLEY 1997). Plântulas enfrentam particularmente uma forte troca ecológica entre crescer rapidamente a fim de compensar o tamanho pequeno e o investimento em defensas físicas ou químicas contra doenças e ação de herbívoros, e distúrbios físicos como atividade de vertebrados (ALVAREZ-CLAIRE e KITAJIMA 2007). Igualmente, trocas ecológicas que envolvam o número de sementes/sobrevivência de plântulas podem explicar a coexistência das espécies, em particular sobre colonização/competição em que espécies com pequenas sementes são colonizadores superiores e espécies com sementes maiores são competidores superiores (COOMES e GRUBB 2003).

Buscando entender qual o papel destas diferenças da morfologia no estabelecimento e crescimento inicial das espécies, diversos autores têm tentado comparar espécies com diferentes exigências para o estabelecimento (GARWOOD 1996). Para facilitar estas comparações entre espécies tropicais, duas estratégias de regeneração são comumente reconhecidas (WHITMORE 1996): espécies pioneiras, que são aquelas que germinam, estabelecem e crescem apenas nas clareiras das florestas; espécies clímax ou não-pioneiras, que podem germinar em ambientes sombreados e, geralmente, se estabelecem na sombra, apesar de diversas espécies dependerem de clareiras para continuar o seu crescimento na maturidade. Espécies pioneiras, comumente, apresentam plântulas do tipo PEF, proveniente de sementes de pequeno porte, porém este morfotipo também é encontrado freqüentemente no outro grupo de espécies (WHITMORE 1996, GARWOOD 1996).

Para compreender a importância da morfologia das plântulas no grande grupo das espécies não-pioneiras, buscam-se outras classificações e divisões em subgrupos baseados no conhecimento das exigências para o estabelecimento, atributos correlacionados com as estratégias de regeneração ou mesmo nas diferenças na morfologia das plântulas e a forma como as espécies alocam o recurso disponível (GARWOOD 1996).

O termo tolerante à sombra refere-se a um grupo de espécies dentro das não-pioneiras que apresentam características na morfologia e na taxa de crescimento que permitem o estabelecimento destas espécies em ambientes com baixo aporte de luz, como no subosque das florestas tropicais. A classificação das espécies arbóreas geralmente é baseada em observações e avaliação de caracteres através de relações de crescimento em condições de pouco aporte de luz (WALTERS e REICH 1996). WHITMORE (1996) através de um estudo mais detalhado da manifestação e mecanismos que conduzem à tolerância à sombra, conclui que o termo tem três significados dependentes e não totalmente mensuráveis:

- 1) Pode significar um nível mínimo de PAR (Photosynthetically active radiation – radiação fotossinteticamente ativa disponível) necessário para a sobrevivência das plântulas. Se este tipo de tolerância ocorrer, é esperado encontrar diferentes espécies ocupando diferentes nichos no chão das florestas.
- 2) Refere-se ao tempo que a plântula pode sobreviver a níveis baixos de PAR. Neste caso, populações de plântulas de espécies tolerantes à sombra sobreviveriam por mais tempo do que outras espécies menos tolerantes à sombra.
- 3) Refere-se à quantidade de PAR requerida para o crescimento rápido em altura das plântulas.

Espécies com diferentes tolerâncias à sombra possuem diversas diferenças estruturais (WALTERS e REICH 1996, BALTZER e THOMAS 2007, JANSE-TEN KLOOSTER et al. 2007) e duas hipóteses baseadas em características responsáveis pela tolerância à sombra nas espécies têm sido propostas: a Hipótese da Maximização do Ganho Líquido de Carbono em baixa luminosidade (GIVINISH 1988) e a Hipótese da Tolerância ao Estresse, ou seja, a maximização da resistência à estresses bióticos e abióticos no sub-bosque (KITAJIMA 1994).

O crescimento e a sobrevivência em condição de sombra implicam em aproveitar de forma satisfatória a pouca quantidade de luz que chega até as folhas, envolvendo adaptações morfológicas e fisiológicas (CLARK *et al.* 1996, LEE *et al.* 1997, POORTER 1999) . Alta eficiência fotossintética em condições sombreadas e alocação de biomassa em uma grande área foliar são características relacionadas com

espécies tolerantes à sombra (WALTERS e REICH 1996, VALLADARES e NIINEMETS 2008), porém poucos estudos com múltiplas espécies têm testado estas afirmações (SÁNCHEZ-GÓMES *et al.* 2006). De acordo com a Hipótese do Ganho de Carbono (GIVNISH 1988), todas as características que aumentem a eficiência do uso da luz, e portanto, gere um acréscimo no ganho de carbono, tende a estar presente nas espécies tolerantes à sombra, sendo que, quando todo o potencial de crescimento e a área fotossintetizante estão sendo utilizados, as plântulas de espécies tolerantes à sombra tem um grande ganho de carbono em baixa intensidade luminosa, o que corresponde à alta taxa de sobrevivência destas espécies em ambientes sombreado (VALLADARES e NIINEMETS 2008).

Sendo assim, plântulas de espécies tolerantes à sombra devem apresentar folhas pouco espessas, com grandes áreas foliar e baixa fração de biomassa investida em tecidos de suporte, de forma a gerar uma alta interceptação de raios solares. Ainda, plântulas tolerantes à sombra tendem a apresentar baixa razão de biomassa investida em raiz/caule, alta taxa de crescimento relativo, alta razão de área foliar por unidade de massa (tabela 2) (VALLADARES e NIINEMETS 2008).

Tabela 2: Características associadas à tolerância à sombra (modificada de Valladares e Niinemets 2008).

Característica	Valor esperado ^a	Já foi testada? ^b
Anatomia e morfologia foliar		
Massa de folha por área	Baixa	Sim
Espessura da lâmina	Baixa	Sim
Fração de biomassa investida em tecidos de sustentação	Baixa	Sim
Tamanho da folha	Grande	Sim
Planta como todo		
Taxa de crescimento relativo	Alta	Sim
Fração de biomassa investida em folhas	Alta	Sim
LAR (razão de área da folha)	Alta	Sim
Longevidade	Alta	Sim

^aValores esperados para espécies tipicamente tolerantes à sombra, em ambiente sombreado. A maioria destas características é afetada também por outros fatores bióticos, além da condição de luminosidade e de fatores bióticos;

^bAo menos um estudo já testou as expectativas;

1.2. A Ilha do Mel

1.2.1. Descrição

A Ilha do Mel localiza-se na entrada da baía de Paranaguá, centro do litoral do Estado do Paraná, entre as coordenadas $25^{\circ}29'25''34'32''S$ e $48^{\circ}17'15''48^{\circ}23'16''W$ (Figura 1) estando separada do continente por cerca de 2.800 m (BRITZ e MARQUES, 2005). Possui uma área aproximada de 2760 ha (FIGUEIREDO, 1954), sendo que a maior parte da Ilha encontra-se ao nível do mar, com poucas regiões elevadas (BRITZ e MARQUES 2005).



Figura 1: Localização da Ilha do Mel (Paranaguá) no Brasil e no Estado do Paraná (A), na Baía de Paranaguá(B) (em destaque no círculo) Fonte: www.googlemaps.com

Grande parte da ilha foi formada por transgressões e regressões marinhas ocorridas durante o Holoceno, o que resultou em uma extensa planície de sedimentos continentais e costeiros (ARAÚJO 2001). Sobre essa planície desenvolveu-se uma vegetação denominada genericamente por restinga, em que as formações vegetais são

diferenciadas pela forma biológica dominante, grau de cobertura, altura da sinússia e características do substrato (BRITZ e MARQUES 2005). Segundo MARQUES e OLIVEIRA (2005), a vegetação é bastante heterogênea, podendo ser reconhecidos três tipos vegetais distintos: floresta de restinga, restinga arbustiva e vegetação de praia. As florestas ocorrentes na planície litorânea da Ilha do Mel ocupam uma área expressiva, variando de um local para outro tanto nos aspectos florísticos como estruturais e variações supostamente atribuídas a diferentes condições de drenagem do solo (BRITZ *et al.* 1997), podendo ser reconhecidos tipo florestais, que diferem basicamente pela posição relativa nos cordões litorâneos, denominadas Floresta Não Inundável e Floresta Inundável.

Na porção norte da ilha, foi criada em 1982 a Estação Ecológica da Ilha do Mel (EEIM), (com 2240.69 ha) e na porção sul está localizado o Parque Estadual da Ilha do Mel. São duas unidades de conservação, que têm por objetivo a preservação do ambiente natural, e estão sob responsabilidade do Instituto Ambiental do Paraná (SEMA/IAP, 1996). O parque, além da preservação permite a visitação pública, a educação ambiental, o lazer ordenado e a pesquisa científica. A Estação Ecológica, mais restritiva, prioriza a preservação e a pesquisa científica, sendo que a visitação pública para educação ambiental só é permitida mediante a autorização expressa do Instituto Ambiental do Paraná (BRITZ e MARQUES 2005), e é onde este estudo foi conduzido. Notadamente na área da EEIM, onde em alguns pontos é claramente visível o alinhamento dos cordões litorâneos, é típica a ocorrência de florestas fechadas baixas nas partes altas dos cordões, e as florestas altas nas depressões entre estes (BRITZ e MARQUES 2005).

Com relação às características fisionômicas das florestas, as árvores mais altas atingem entre 20-25m de altura, constituindo um dossel mais ou menos contínuo, onde se destacam a caxeta (*Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC.), a cupiúva (*Tapirira guianensis* Aubl.), o guanandi (*Calophyllum brasiliense* Camb), a baga-de-macaco (*Pouteria beaurepairei* (Glaz. & Raunk.) Baehni), o tapiá (*Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg.), além de várias espécies de mirtáceas (*Myrcia glabra* (Berg) Legrand, *Calyptanthes lúcida* (Berg) Legrand, *Gomidesia schaueriana* Berg, entre outras) (BRITZ e MARQUES 2005).

No estrato arbustivo são comuns espécies de rubiáceas, principalmente *Psychotria leiocarpa* (Cham.& Schltdl.) Wawra. No extrato herbáceo o elemento mais característico é *Nidularium innocentii* (Mez.) Sm., uma bromeliácea terrestre que forma extensos agrupamentos, chegando a ocupar grandes áreas. As epífitas também são bastante comuns neste tipo vegetal, pertencentes principalmente às famílias Bromeliaceae, Orchidaceae, Polypodiaceae, Dilleniaceae, Smilacaceae e Asteraceae (*Mikania*), respectivamente (BRITTEZ e MARQUES 2005).

1.2.2. Ecologia das espécies da floresta

Diversos trabalhos já foram realizados na área de estudo. Marques e Oliveira (2005) estudaram a dinâmica da dispersão de sementes e regeneração de plantas, possibilitando estabelecer diferenças entre os ambientes e situar as espécies em grupos distintos. Como resultado tem-se que as diferenças ambientais e a frequência de formas de crescimento existentes no gradiente da planície litorânea se refletem na distribuição e nos atributos reprodutivos das espécies.

Na Floresta de Restinga da Ilha do Mel, a porcentagem de espécies que apresentam plântulas fotossintetizantes (PEF) é maior (57%), enquanto que a porcentagem de plântulas com cotilédones de reserva (PER, PHR, CER e CHR) é menor (41%), fato que também ocorre nas outras formações vegetais, porém não nas mesmas proporções (MARQUES e OLIVEIRA 2005). O predomínio de espécies PEF pode estar relacionado com a eficiência dos cotilédones em assimilar rapidamente a luz, antecipando o estabelecimento da plântula (MARSHALL e KOZLOWSKI 1976), condição necessária em florestas tropicais, como a Ilha do Mel (NEGRELLE 2002), onde a condição de sombreamento do subosque é de grande importância (CLARK *et al.* 1996, LEE *et al.* 1997, POORTER 1999, CAVICHILO 2006).

Cavichiolo (2006) ao analisar comparativamente a morfologia e anatomia em quatro tipos morfofuncionais de plântulas ocorrentes na Floresta Atlântica da Ilha do Mel, observou que o tipo PEF se destaca dos demais tipos morfofuncionais por possuir

maiores valores médios para características que em conjunto favorecem uma maior eficiência fotossintética:

- A. Quanto à anatomia: as plântulas PEF utilizam os cotilédones, além dos eofilos, para aumentar a obtenção de energia por meio da fotossíntese, devido às sementes destas possuírem poucas reservas.
- B. Quanto à morfologia: as plântulas PEF são as que mais diferem entre os tipos morfofuncionais. Apesar de apresentar eofilos com menor área do que os outros morfotipos possuem eofilos e cotilédones com mesofilo delgado, presença de estômatos e altas concentrações de clorofila, o que permite maior captação de luz e trocas gasosas eficientes. Eofilos com os menores valores médios para a área foliar, massa seca foliar, razão área foliar/altura da plântula e área fotossintetizante total da plântula são características associadas com este morfotipo.

Como conclusão, tem-se que a exposição e posição dos cotilédones no eixo caulinar representam diferenças morfológicas com menor significado ecológico do que a função dos cotilédones representa para a fase de plântula. Pode-se considerar a existência de dois tipos morfofuncionais (de reserva e fotossintetizante), que representam duas estratégias distintas para obtenção de energia (luz ou reservas cotiledonares) em um mesmo ambiente, com finalidade semelhante de aumentar efetivamente as chances de sobrevivência nos primeiros estágios de desenvolvimento em cada tipo morfofuncional de plântula (CAVICHIOLO 2006).

1.3. OBJETIVOS GERAIS

A adequação morfológica de plântulas e sementes tem grande influência no sucesso no estabelecimento das plantas (MARQUES e OLIVEIRA 2005). O estabelecimento das espécies além de estar relacionado com as condições ambientais, também depende da disponibilidade de recursos oriundos de sementes (KIDSON e WESTOBY 2000) e ainda dependem de processos como a produção de folhas e crescimento das raízes, fatores estes relacionados as condições ambientais de cada local

(MEDINA 1998). Sendo assim, identificar quais e como as características estão relacionadas com os diferentes ambientes podem auxiliar a compreender os processos ecológicos e a dinâmica de regeneração das florestas.

O presente estudo encontra-se organizado em capítulo único, apresentado segundo as normas para publicação da revista BOTANY – (antigo Canadian Journal of Botany). Esse estudo pretendeu responder as seguintes questões:

1. Quais as características morfológicas de plântulas relacionadas com os processos de estabelecimento das espécies pertencentes a grupos ecológicos distintos (tolerantes ou não à sombra)? Espera-se que os diferentes padrões de investimento de biomassa dos diferentes grupos ecológicos sejam evidentes na morfologia das plântulas como sementes maiores e plântulas com maior área específica foliar (SLA), maior investimento em área fotossintetizante (maiores razão de massa do eofilo - LMR e razão de área do eofilo - LAR), e menor investimento em altura (comprimento específico do caule - SSL) presentes nas espécies tolerantes à sombra;
2. De que forma as características morfológicas diferem entre as espécies com diferentes tolerâncias à sombra? Plântulas de espécies tolerantes à sombra devem investir mais biomassa maximizando a captação da luz disponível.
3. As diferenças morfológicas das plântulas estão relacionadas com os recursos vindos das sementes, e são as mesmas entre as espécies tolerantes e dependentes de clareiras? Espera-se que sementes maiores estejam relacionadas com espécies tolerantes à sombra, originando maiores plântulas, com características morfológicas envolvidas com a maior captação de luz.

REFERÊNCIAS

ALVAREZ-CLARE, S.; KITAJIMA, K. Physical defense traits enhance seedling survival of neotropical tree species. **Functional Ecology**, v.21, p.1044–1054. 2007

AMEZQUITA, P. Light Environment Affects Seedling Performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a Tropical Understory Shrub. **Biotropica**, v.30, p.126-129. 1998

ARAÚJO, A.D. Dinâmica sedimentar e evolução paleogeográfica do saco do limoeiro na Ilha do Mel, e sua relação com o canal de acesso ao porto de Paranaguá. **Dissertação de Mestrado** (Geologia Ambiental). UFPR. 2001. 73p.

BALTZER J.L., THOMAS S.C. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. **Journal of Ecology**, v.95, p.1208–21. 2007

BRITEZ, R.M., MARQUES M.C.M. Caracterização geral. *In*: MARQUES M.C.M., Britez R.M. (Orgs), **História Natural e Conservação da Ilha do Mel**. Editora da UFPR, 2005. p. 13–17

BRITEZ, R.M., SANTOS-FILHO A.R., SILVA S.M., ATHAYDE S.F., LIMA R.X., QUADROS R.M.B. Nutrientes do solo de duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, v.21, p. 625–634. 1997

BURSLEN, D.F.R.P., GARWOOD, N. C., THOMAS, S.C. Tropical Forest Diversity: the plot thickens. **Science**, v. 291, n.5504, p. 606-607. 2001

CAVICHIOLO, L.E. Aspectos morfológicos e ecológicos dos principais tipos morfofuncionais de plântulas ocorrentes na Ilha do Mel, Pr. **Dissertação de Mestrado** (Botânica). UFPR – Departamento de Botânica. 2006. 71p.

CANHAM, C.D.; KOBE, R.K.; LATTY, E.F.; CHAZDON, R.L. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. **Oecologia**, v.121, p. 1-11.1999

CLARK, D.B., CLARK, D.A., RICH, P.M., WEISS, S., OBERBAUER, S.F., Landscape evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v.26, p. 747-757. 1996

CRAWLEY, M. Life History and Environment *In*: CRAWLEY, M. (Org.) **Plant Ecology**. 2^aed. Blackwell Science Ltd., Oxford. 1997. p. 73-131

COOMES, D.A., GRUBB, P.J. Colonization, tolerance, competition, and seed size variations within functional groups. **Trends in Ecology and Evolution**, v.18, n.6, p. 283-291. 2003

DUKE, J. A. Keys for identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. **Annals Missouri Botanical Garden**, v.52, p.314-350. 1965

FIGUEIREDO, J. C. Contribuição à geografia da Ilha do Mel (Litoral do Paraná). **Tese de Doutorado** (Geografia). UFPR. 181p. 1954

GARWOOD, N.C. Functional morphology of tropical tree seedlings. *In*: SWAINE, M.D. (Org.) **The ecology of tropical tree seedlings**. UNESCO –Parthenon Publishing, Paris. p.59-129. 1996

GIVNISH, T.J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** v.15, p.63–92. 1988

HANLEY, M.E.; LAMONT, B.B. Herbivory, serotiny and seedling defense in Western Australian Proteaceae. **Oecologia** v.126, p. 409-417. 2001

IBARRA-MANRIQUEZ, G.; RAMOS, M.M.; OYAMA, K. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. **American Journal of Botany**, v.88, n.10, p. 1801 - 1812. 2001

JANSE-TEN KLOOSTER,S.H. ;THOMAS,E.J.P. ;STERCK,F.J. Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. **Journal of Ecology**, v.95, p.1250–60. 2007

KENNEDY, P.G.; HAUSMANN, N.J.; WENK, E.H.; DAWSON, T.E. The importance of seed reserves for seedling performance:an integrated approach using morphological, physiological, and stable isotope techniques. **Oecologia**, v.141, p. 547–554. 2004.

KIDSON, R.; WESTOBY, M. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. **Oecologia**, v.125, p. 11 – 17. 2000

KITAJIMA, K. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. **Functional Ecology**, v.6, p. 582-589. 1992

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v.98, p. 419–28. 1994

LEE, D.W., OBERBAUER, S.F., BASKARAN, K., MANSOR, M., MOHAMAD, H. & YAP, S.K. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. **Oecologia**, v.110, p.1-9. 1997

LOACH, K. Shade tolerance in tree seedlings, II. Growth analysis of plant raised under artificial shade. **New Phytologist**, v.69, p. 273-286. 1970

MARQUES, M. C. M.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Características reprodutivas das espécies vegetais da planície costeira. In: MARQUES M.C.M., Brites R.M. (Orgs), **História Natural e Conservação da Ilha do Mel**. Editora da UFPR, Curitiba. 2005. p. 169-188

MARSHALL, P. E.; KOZLOWSKI, T.T. Importance of photosynthetic cotyledons for early growth of woody angiosperms. **Physiologia Plantarum** v. 37, p. 336 – 340. 1976

MEDINA, E. Seedling establishment and endurance in tropical forest: ecophysiology of stress during early stages of growth. In: SCARANO, F. R.; FRANCO, A. C (eds.). Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in neotropics. Series **Oecologia Brasiliensis**, v.4, p. 23 – 43. 1998

MIQUEL, S. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Garçon. **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle**, v.1, p. 101 – 121. 1987

POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology** v.13, p. 396-410. 1999

PRIMACK, R. B. Seed physiology, seed germination and seedling ecology – commentary. In: BAWA, K. S.; HADLEY, M. (eds.) **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Man and the biosphere series, v. 7,. UNESCO, Paris. 1990. p. 233 – 236

RESSEL, K.; GUILHERME, F.A.G.; SCHIAVINI, I.; OLIVEIRA, P. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica**, v.27, n.2, p. 311-323. 2004

SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; VALLADARES, F.; ZAVALA, M.A. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance

and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. **New Phytologist** v.170, p.795-806. 2006

SEMA/IAP. **Plano de manejo : Estação Ecológica da Ilha do Mel - PR.** Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Recursos Hídricos. Instituto Ambiental do Paraná. 1996. 207p.

SOUZA, L. A. **Morfologia e anatomia vegetal (célula, tecidos, órgãos e plântula).** Ponta Grossa: Editora da Universidade Estadual de Ponta Grossa. 2003.

STEARNS, S.C. Tradeoffs in Life History Evolution. **Functional Ecology**, v.3, n.3, p. 259-268. 1989.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology and Evolution**, v.39, p. 237-257. 2008

WALTERS, M.B.; REICH, P.B. Are Shade Tolerance, Survival, and Growth Linked? Low Light and Nitrogen Effects on Hardwood Seedlings. **Ecology**, v. 77, n. 3, p. 841-853. 1996

WHITMORE, T.C. A review of some aspects of tropical rain forest seedlings ecology with suggestions for further enquiry. *In.* SWAINE, M.D. (ed.) **The Ecology of Tropical Forest Tree Seedling.** Man and the Biosphere Series. Parthenon Publishing, Paris. 1996. p.3-39.

WILSON P.J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G. Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies. **New Phytologist**, v.143, p. 155-162. 1999

CAPITULO ÚNICO

Alocação de biomassa e tolerância à sombra em plântulas de espécies arbóreas da Floresta Atlântica

**Alocação de biomassa e tolerância à sombra em plântulas de espécies arbóreas da
Floresta Atlântica**

Letícia Larcher¹

Maria Regina Torres Boeger^{2,*}

Márcia Cristina Mendes Marques³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - UFPR.

leticialarcher@gmail.com

²Laboratório de Morfologia e Ecologia Funcional, Depto de Botânica, SCB- UFPR.

rboeger@ufpr.br

³ Laboratório de Ecologia Vegetal, Depto de Botânica, SBC-UFPR.

mmarques@ufpr.br

* Autor para correspondência: Caixa Postal 19031, CEP 81.531.990 Curitiba, Paraná -
Brasil.

Resumo

Diferenças na morfologia de plântulas e sementes implicam em diferentes funcionalidades, pois os padrões de alocação de biomassa afetam o crescimento e a forma que as diferentes espécies respondem aos fatores limitantes ao seu estabelecimento ao longo de gradientes ambientais. Foram investigadas plântulas e sementes de 14 espécies arbóreas ocorrentes na Floresta Atlântica da Ilha do Mel, Paranaguá – PR ($25^{\circ}29'25''/25^{\circ}34'32''$ S e $48^{\circ}17'15''/48^{\circ}23'16''$ W), todas do tipo morfofuncional PEF (fanerocotiledonar, epigeal, fotossintetizante). A floresta é chamada de Floresta de Restinga, caracterizada por ser um ambiente sombreado e ocorrer sobre um solo arenoso. Observaram-se diferenças significativas no padrão na biomassa aérea das plântulas entre as espécies tolerantes e dependentes de clareiras. Apesar da grande influência das variáveis abióticas, como o solo arenoso, é possível identificar entre as características morfológicas um padrão referente a cada tipo de estratégia de estabelecimento. Espécies tolerantes à sombra têm plântulas com maior biomassa e possuem características morfológicas que maximizam a fotossíntese, enquanto que as espécies dependentes de clareiras investem em crescimento. Estas características peculiares de cada grupo não estão relacionadas com a história de vida das espécies estudadas, e sim as estratégias adaptativas ao ambiente em que estão inseridas.

Palavras chave: padrão de alocação de biomassa, crescimento em resposta à luz, morfologia funcional.

Introdução

As plantas apresentam uma notável capacidade de ajustar a sua morfologia e fisiologia a um determinado conjunto de condições abióticas, como por exemplo, a luz. A intensidade desses ajustes determina o grau de plasticidade fenotípica da espécie (Sultan 2000). Estas respostas procuram reforçar as taxas de sobrevivência, aumentando o sucesso no estabelecimento e crescimento dos indivíduos. Em ambientes de baixa luminosidade, as plantas tendem a desenvolver características morfológicas que aumentam a eficiência na captação de luz, aumentando o desempenho fotossintético das plantas na sombra (Coomes e Grubb 2003, Valladares e Niinemets 2008).

A luz é um dos fatores físicos mais importantes no controle do desenvolvimento de plântulas de espécies arbóreas em florestas tropicais úmidas (Kitajima 1992, Lee *et al.*, 1997, Scariot 2000). Geralmente, apenas 1-2% da radiação solar ultrapassa a barreira do dossel e incide sobre o solo da floresta (Clark *et al.* 1996, Poorter 1999). Sob baixa intensidade luminosa, as espécies tendem a apresentar modificações morfológicas e fisiológicas de forma a aumentar a absorção, alocando mais biomassa para os eófilos. Eófilos maiores em área e de menor espessura (maior área específica foliar - SLA) podem representar maior quantidade e capacidade do aparato fotossintético por unidade de área (Wright e Westoby 1999). Ainda, investir em crescimento, alocando biomassa em altura (maior comprimento específico do caule - SSL), significa maior habilidade para se desenvolver em ambiente de baixa luminosidade próximo ao solo das florestas tropicais (Poorter 1999, Wilson *et al.* 1999, Wright e Westoby 1999).

Em geral, é possível identificar dois grupos gerais de espécies com comportamentos diferentes perante a limitação de luz: as tolerantes à sombra, adaptadas a ambientes com pouca luminosidade; e as dependentes de clareiras, que necessitam de

um grande aporte de luz para se estabelecerem no ambiente (Kitajima 1994, Whitmore 1996, Joesting *et al.* 2009). O primeiro grupo é composto por espécies que apresentam um crescimento lento, porém podem viver sob baixa luminosidade por um longo tempo. O outro grupo é capaz de ter um crescimento relativamente rápido, porém a taxa de sobrevivência depende da maior entrada de luz no sub-bosque (Crawley 1997), como no caso de abertura de clareiras. Estas diferenças nas limitações para o estabelecimento das espécies estão intimamente relacionadas com o padrão de alocação de biomassa nos diferentes órgãos das plântulas. Ainda, o grau de tolerância à sombra pode ser importante em determinar a seqüência de ocorrência de espécies nos diferentes estádios sucessionais, pois esta seqüência está condicionada à habilidade de algumas espécies de se estabelecer e sobreviver sob as condições ambientais prevalecentes (Souza e Válio 2003).

O crescimento e a sobrevivência em condições de sombra implicam em aproveitar de forma satisfatória a pouca quantidade de luz que chega até as folhas, envolvendo adaptações morfológicas e fisiológicas (Clark *et al.* 1996, Lee *et al.* 1997, Poorter 1999, Hättenschwiler 2001). De acordo com a Hipótese do Ganho de Carbono (Givnish 1988), toda a característica que melhore a eficiência do uso da luz, e, portanto, gere um acréscimo no ganho de carbono, tende a estar presente nas espécies tolerantes à sombra (Valladares e Niinemets 2008). Apresentam uma alta plasticidade morfológica induzida pela condição de luz, baixa taxa de crescimento relativo, maior investimento em crescimento horizontal do que vertical, e baixa razão de massa foliar por unidade de área (Poorter 1999, Joesting *et al.* 2009).

Os cotilédones têm papel crucial no estabelecimento das plântulas (Kitajima 1992) e podem apresentar função fotossintética em algumas das espécies em que os cotilédones emergem do tegumento da semente (Kitajima 1992), representando uma função fisiológica diferenciada. Cotilédones fotossintetizantes estão associados com a maior eficiência em assimilar a luz, antecipando o estabelecimento das plântulas (Marques e Oliveira 2005). Plântulas com cotilédones fotossintetizantes são comumente encontrados nas florestas tropicais (Míquel 1987, Primack 1990, Kitajima 2002, Marques e Oliveira 2005).

Espécies de diferentes famílias podem possuir morfologias similares, enquanto que espécies do mesmo gênero podem apresentar características morfológicas distintas (Boeger *et al.* 2004). Este tipo de relação, em que a morfologia de um organismo ou uma população ajusta-se ao ambiente é chamado plasticidade morfológica (Sultan 1995, Niklas 1996) e estes ajustes permitem um melhor uso dos recursos disponíveis no ambiente (Sultan 2000, Cardoso e Lomônaco 2003). Entretanto, a morfologia das espécies não reflete apenas as condições de recurso de seus ambientes, mas também restrições impostas por características de seus ancestrais, associadas à relação filogenética das espécies (Scheiner e Callahan 1999, Saiki *et al.* 2008).

Apesar de diversos estudos (Cornelissen *et al.* 1997, Poorter 1999, Wrigth e Westoby 1999, Shipley 2000, Souza e Válio 2003) abordarem as variações nos padrões de alocação de biomassa, a maioria destes foi conduzida utilizando plântulas crescidas em ambientes artificiais, tendo como limitação o fato de nem sempre conseguir adequar simultaneamente as dinâmicas temporais e espaciais de luz às quais as espécies estão sujeitas nos ambientes naturais. É cada vez mais evidente que o desempenho de plântulas sob circunstâncias artificiais nem sempre se correlaciona adequadamente com as condições de ambientes naturais (Kaelke e Reich 2001). Desta forma, estudos que

utilizem plântulas germinadas sobre o solo das florestas tornam-se necessários para poder afirmar que os padrões encontrados em plântulas germinadas em ambientes artificiais também ocorrem nos ambientes naturais.

O presente estudo teve como objetivo verificar se plantas arbóreas com diferentes graus de tolerâncias à sombra podem apresentar diferenças no padrão de alocação de biomassa na plântula e semente. Especificamente buscou-se testar: 1) se existem diferenças morfológicas entre as espécies e se as mesmas podem estar relacionadas com a filogenia; espera-se que as características morfológicas sejam respostas adaptativas as condições locais do ambiente, e não resíduos da relação filogenética; 2) se espécies tolerantes à sombra possuem sementes maiores, e plântulas com maior área específica foliar (SLA), maior investimento em área fotossintetizante (maiores razão de massa do eofilo - LMR e razão de área do eofilo - LAR), e menor investimento em altura (comprimento específico do caule - SSL) em relação às espécies dependentes de clareiras ; 3) se a relação entre tamanho de semente e dimensões da plântula (biomassa e área do cotilédone, biomassa e área do eofilo, comprimento e biomassa do caule) são as mesmas entre espécies tolerantes e dependentes de clareiras. Visto que o tamanho da semente está intimamente relacionado com a quantidade de recurso disponível para o estabelecimento das plântulas, espera-se que sementes maiores estejam relacionadas com espécies tolerantes a sombra, e dêem origem á plântulas maiores. Espécies tolerantes á sombra devem investir no sistema fotossintético com a formação de eofilos fotossintetizantes (maior LMR, razão de massa do cotilédone- CMR e LAR), além do recurso oriundo das sementes.

Material e métodos

Área de estudo: o presente estudo foi realizado na Ilha do Mel (25°29'/25°34'32''S e 48°17'15''/48°23'16''W, 5m s.n.m.), localizada na Baía de Paranaguá, litoral do Estado do Paraná (Brasil). A região é subtropical, porém, por apresentar características ecológicas das florestas semelhantes àsquelas de zonas tropicais (Negrelle 2002), pode-se considerar a região como tropical ou ecotonal tropical-subtropical (Marques e Oliveira 2008). O clima da região se enquadra no tipo Af na classificação de Köppen (tropical, superúmido, sem estação seca e isento de geadas) (Britez e Marques 2005). A temperatura média para a região é de 21° C e a precipitação anual 2218mm (Britez e Marques 2005).

A ilha é coberta por Floresta Atlântica, localmente chamada de Floresta de Restinga, caracterizada por ser um ambiente sombreado e ocorrer sobre solo arenoso, pobre, com espessa camada de serapilheira (Britez *et al.* 1997). Nesta formação florestal há o predomínio de espécies arbóreas, que apresentam em sua maioria plântulas do morfotipo PEF (fanerocotiledonar – epigeal - fotossintetizante) (Ressel *et al.* 2004, Marques e Oliveira 2005), segundo a classificação de Míquel (1987), com abreviações de Garwood (1996).

Coleta de plântulas e sementes: Entre novembro de 1998 e janeiro de 2000 foram realizadas coletas mensais de plântulas (60 quadrados de 2 x 2m) e sementes (120 coletores de 0,5m² – construídos com estrutura de PVC e tela de nylon com malha de 1 mm, localizados a 10cm do solo) em duas parcelas (0,3ha cada) representativas das florestas de restinga. O material foi levado ao laboratório, processado, seco em estufa e herborizado. No primeiro mês foram retirados todos os jovens com menos de 30 cm das

parcelas. As plântulas foram coletadas a cada mês, de forma que a coleção compreendia apenas espécimes que germinaram num período igual ou inferior a um mês. A descrição completa do procedimento de coleta e preparação do material é feita em Marques e Oliveira (2005, 2008). Parte da coleção de plântulas e sementes coletadas neste período foi utilizada para os procedimentos das medidas morfológicas.

Espécies estudadas: foram avaliadas 14 espécies lenhosas abundantes na Ilha do Mel (Marques, comunicação pessoal) e com distribuição na Floresta Atlântica do sul do Brasil (Tabela 1). Foram escolhidas apenas as espécies previamente identificadas (Marques e Oliveira 2005) como apresentando a morfologia fanerocotiledonar epigeal fotossintizante (PEF), segundo a classificação proposta por Míquel (1987) e Garwood (1996). Este procedimento foi necessário uma vez que as variações na exposição, posição e função dos cotilédones implicam em morfologias muito distintas (Cavichiolo 2006), provavelmente interferindo nas alocações energéticas das plântulas e sementes (Garwood 1996). Este conjunto de espécies representa 7% do total de espécies deste tipo florestal, e 13% das espécies com a morfologia PEF.

Do total de espécies escolhidas, cinco são classificadas em tolerantes à sombra, ou seja apresentam crescimento e reprodução no subosque da floresta, e nove dependentes de clareiras, com crescimento e reprodução limitada às clareiras e demais áreas abertas da floresta. Estas classificações foram baseadas em uma ampla coleção de dados das espécies de plantas da Ilha do Mel (Britez e Marques 2005, Marques e Oliveira 2008, Marques, comunicação pessoal) e por observações adicionais dos autores em campo.

Morfometria de plântulas e sementes: em laboratório, o material herborizado foi utilizado para as medidas de comprimento total da plântula (mm - comprimento da parte aérea, correspondente á altura do caule), espessura do cotilédone (mm utilizando um paquímetro digital), massa seca do eofilo, cotilédone, caule e semente (mg - em balança semi-analítica) e área do eofilo e do cotilédone(cm^2). Neste último caso, a imagem foi digitalizada em scanner digital acoplado a computador e posteriormente medida, com o auxílio do *software* SIGMA SCAN PRO 5. As plântulas foram coletadas com a parte aérea intacta e quando possível, com o sistema radicial. Para todas as espécies foram utilizadas plântulas e sementes, exceto *Guapira opposita*, que não apresentava sementes disponíveis e *Psychotria barbiflora*, cujos eofilos estavam danificados impedindo a mensuração da área dos eofilos.

Vinte plântulas e sementes foram analisadas individualmente, coletadas preferencialmente no mesmo período do ano para todas as espécies, exceto casos em que o crescimento da espécie fora limitado a meses específicos. Em algumas espécies este número foi inferior, devido à baixa produção de sementes e/ou plântulas durante o período de coleta.

A partir das medidas acima, foram calculados, para cada plântula os parâmetros morfológicos MS_{plant} , $Dens_{\text{cot}}$, e razões entre estes: SLA, LAR, LMR, SMR, SSL (Poorter 1999, Wrigth e Westoby 1999, Souza e Válio 2003), e a massa seca semente (MS_{sem}), conforme descritos na Tabela 2.

Análise dos dados: para comparar os valores médios dos parâmetros morfológicos entre as 14 espécies, foi realizada análise de variância (ANOVA), seguida de comparações *post-hoc* utilizando teste Tukey.

A similaridade morfológica das espécies foi construída através da análise de *cluster*, com o programa Past®, para qual foram utilizadas as médias das medidas de massa seca total da plântula, do cotilédone, do caule e dos eofilos; comprimento do caule, espessura e área do cotilédone, e área dos eofilos, para cada espécie.

Foi realizada uma correlação entre as distâncias euclidianas, resultantes da análise de *cluster*, e as distâncias filogenéticas, retiradas do dendrograma da relação filogenética, entre os pares de espécies, a fim de testar quanto da relação morfológica é resultado da história evolutiva das espécies.

Para a comparação dos parâmetros morfológicos e as razões dos mesmos entre espécies tolerantes e dependentes de clareiras à sombra, foi realizado um teste t (Zar 1999), utilizando a média das espécies. Para verificar se o tamanho da semente (biomassa) está relacionado com as dimensões das partes da plântula (biomassa e área do cotilédone, biomassa e área dos eofilos, comprimento e biomassa do caule), foram realizadas regressões do tipo SMA (Standardised Major Axis) através do programa SMATR (Falster *et al.* 2006).

Em todos os casos, os dados foram testados quanto à homogeneidade das variâncias, através do teste de Levene (Zar 1999), utilizando o programa STATISTICA (Statsoft 2007). Quando necessário, transformações (log) foram utilizadas para que fosse possível assumir as premissas de normalidade. Nestas análises foi utilizado um $\alpha=0,05$.

Relações filogenéticas: uma avaliação das relações evolutivas entre as espécies foi realizada utilizando como consenso a relação filogenética descrita na árvore de Davies *et al.* (2004). Nesta árvore, caracteres evolutivos semelhantes e diferentes entre as famílias de plantas são utilizados para determinar as relações evolutivas entre elas. Em

uma árvore filogenética, cada nó com descendentes representa o mais recente antepassado comum, e os comprimentos dos ramos representam estimativas do tempo evolutivo. A avaliação das relações entre grupos foi feita utilizando o programa PHYLOMATIC (Webb e Donoghue 2005).

Resultados

Variações morfológicas das espécies: os valores médios das características morfológicas das plântulas variaram entre as espécies (Tabela 3).

A maior biomassa aérea das plântulas (MS_{plant}) foi positivamente relacionada com cotilédones mais espessos, com maior área fotossintetizante total (eofilos + cotilédones) e caules de maior comprimento. Em geral, os maiores valores ocorreram em *M. racemosa* e *A. triplinervia*, que pertencem a grupos ecológicos distintos (tolerantes e intolerantes a sombra).

As plântulas das espécies tolerantes à sombra foram maiores em biomassa e massa seca de sementes (tabela 4), porém apresentaram uma grande variação dentro do grupo, sendo que *M. racemosa* apresentou um valor médio 20 vezes maior de biomassa e oito vezes maior de massa seca da semente do que *P. barbiflora*. (Tabela 3), representando os extremos deste grupo. O grupo de espécies dependentes de clareiras apresentou menor variação da biomassa das plântulas (sete vezes), com os extremos entre *I. pseudobuxus* e *A. triplinervia*. Para a massa seca das sementes, as espécies dependentes de clareiras também apresentaram grande variação para *A. triplinervia* (12 vezes maior) em relação a *I. pseudobuxus*.

Com relação à altura do caule, tanto entre as espécies tolerantes como as dependentes de clareiras, ocorreram grupamentos distintos. *A. triplinervia* (dependente

de clareira) e *M. racemosa* (tolerante à sombra) apresentaram os maiores valores médios (Tabela 3), não diferindo estatisticamente. Do mesmo modo, os menores valores em *I. pseudobuxus* (não tolerante) e em *P. barbiflora* (tolerante), também não diferiram estatisticamente. As demais espécies apresentaram alturas médias similares.

A massa seca dos eofilos variou pouco entre os grupos. O maior valor médio ocorreu em *M. racemosa* (tolerante a sombra), cuja massa dos eofilos é cerca de 10 vezes maior que os valores médios de massa de *I. pseudobuxus* (não tolerante a sombra). Já a massa seca dos cotilédones varia consideravelmente entre os grupos, em que *M. racemosa* apresentou cotilédones com biomassa 50 vezes maior do que em *I. pseudobuxus*.

Além de apresentar cotilédones maiores, as espécies tolerantes a sombra possuem também cotilédones mais espessos, porém houve pouca variação dentro dos grupos. Com relação à área fotossintetizante, a diferença entre os grupos e a variação dentro do grupo é a mesma. Entre as espécies, a área fotossintetizante de *M. racemosa* é nove vezes maior do que em *P. barbiflora*, assim como para *A. triplinervia* e *C. criuva*.

Razões morfológicas entre espécies tolerantes e dependentes de clareiras: utilizando as razões entre os atributos morfológicos estudados, observou-se que houve diferenças significativas para todos com base na resposta à luz (tabela 4).

As espécies tolerantes à sombra apresentaram massa seca da semente, massa seca da plântula, CMR e LMR maiores do que as espécies dependentes de clareiras. O valor médio da massa seca da semente foi duas vezes maior nas espécies tolerantes à sombra. Da mesma forma, as plântulas destas espécies apresentaram maiores valores médios de biomassa total (quatro vezes), maior investimento de biomassa em cotilédone

(CMR) e investimento em eofilos (LMR - três vezes) do que as espécies dependentes de clareiras.

As espécies dependentes de clareiras apresentaram as razões de investimento em caule (SMR) e comprimento de caule por unidade de biomassa investida (SSL) duas vezes maior do que as espécies tolerantes à sombra. Ainda, apresentaram cotilédones e eofilos com SLA cerca de três vezes maior, ou seja, três vezes mais área por unidade de biomassa investida do que as espécies tolerantes à sombra. Com relação à densidade do cotilédone, este grupo de espécies apresentou cotilédones mais densos do que as espécies tolerantes à sombra.

Relação entre tamanho de semente e plântula: quando analisada a relação entre o tamanho da semente e as dimensões das plântulas, o investimento apresentado pelos grupos não difere. Porém, quando as espécies são analisadas como um conjunto, é possível identificar que as variáveis morfológicas apresentam alta correlação com a massa seca da semente (tabela 5).

Relações morfológicas e filogenéticas entre as espécies: o dendrograma gerado pela análise de *cluster* separa espécies próximas filogeneticamente, como por exemplo, *C. rubella* e *G. schaueriana* ou *P. barbiflora* e *R. villiflora* (figura 1), pois considera apenas a similaridade morfológica entre as espécies. Já o dendrograma da proximidade filogenética agrupa as espécies conforme suas histórias evolutivas (figura 2).

A distância filogenética e a similaridade morfológica entre as espécies são correlacionadas positivamente ($p < 0.0029$), porém a relação filogenética entre as

espécies explica pouco da similaridade morfológica ($r^2=0.13$) (figura 3). A incongruência entre os dendrogramas (figuras 1 e 2), confirmam esta observação.

Discussão

As características analisadas mostraram um padrão diferenciado para cada grupo em resposta à luz. Espécies tolerantes à sombra possuem plântulas com maior biomassa total e investimento em cotilédones e folhas enquanto que as espécies dependentes de clareiras investem em caule e crescimento em altura. Porém, estas características não estão necessariamente correlacionadas com a história evolutiva das espécies.

As espécies tolerantes à sombra apresentaram sementes maiores do que as espécies dependentes de clareiras. A ocorrência de sementes maiores é uma das estratégias associadas às espécies tolerantes à sombra (Leishman e Westoby 1994, Saverimuttu e Westoby 1996, Coomes e Grubb 2003, Valladares e Niinemets 2008), pois possibilita as plântulas terem um melhor desempenho na fase de estabelecimento. Sementes maiores proporcionam melhores condições para enfrentar um possível déficit de recurso pós-germinação do que aquelas espécies com sementes menores (Castro 1999, Aparício *et al.* 2002, Dalling e Hubbell 2002, Green e Juniper 2004, Kenedy *et al.* 2004). As reservas disponíveis para as plântulas são mobilizadas mais rapidamente por sementes maiores, durante os períodos de déficit de carbono (por exemplo, em condições de sombreamento extremo) ou em caso de perda de tecido fotossintético por herbivoria (Coomes e Grubb 2003, Green e Juniper 2004, Moles *et al.* 2007, Silvestrini *et al.* 2007).

As espécies tolerantes à sombra apresentaram plântulas maiores (maior biomassa), o que sugere que estas alocam mais recursos num mesmo período de tempo

do que as espécies dependentes de clareiras. Estas espécies também apresentaram maior biomassa, alocada nos cotilédones e eofilos (CMR e LMR), indicando um maior investimento no aparato fotossintético. Para as espécies tolerantes à sombra, o balanço é positivo quando se considera as trocas gasosas e a habilidade de manter as defesas contra herbívoros e microorganismos, na condição de sombreamento (Coomes e Grubb 2003). O maior investimento em biomassa de cotilédones e eofilos pode incrementar as taxas fotossintéticas para toda a planta, mantendo positivamente o balanço de carbono e maximizando as taxas de crescimento em ambiente sombreado (Kitajima 1994).

As plântulas dependentes de clareiras apresentaram maior biomassa alocada no caule (SMR) e, também, maior comprimento de caule por unidade de biomassa alocada (SSL). Estas relações mostram a potencialidade destas espécies crescerem mais rapidamente, diminuindo o tempo em que permanecem no subosque, aumentando, assim, o potencial competitivo das espécies (Poorter 1999, Wright e Westoby 1999). Quando as plantas não adaptadas às condições de sombreamento sofrem limitação de luz, as possíveis estratégias podem envolver ajustes na razão entre tecidos fotossintetizantes e não fotossintetizantes, alocando relativamente mais biomassa em caule e raiz, e alterando, assim, as propriedades de trocas de carbono dos eofilos (Bloor e Grubb 2004).

As espécies dependentes de clareiras apresentaram maiores valores médios de SLA. Eofilos e cotilédones menos espessos e com maior área por unidade de massa seca explicam a maior biomassa alocada na área fotossintetizante (LAR), diferente do padrão esperado para este grupo funcional (Popma e Bongers 1988, Walters *et al.* 1993a, Delucia *et al.* 1998, Valladares e Niinemets 2008, Joesting *et al.* 2009). Para as espécies tolerantes à sombra, uma maior área do eofilo permite a planta capturar mais luz e obter uma vantagem competitiva, emergindo do estrato sombreado, mesmo que para isso

tenha um custo, em curto prazo, como maiores taxas de transpiração e ação de herbívoros (Loach 1970, Coley *et al.* 1985). As espécies tolerantes à sombra, por outro lado, não investem num crescimento inicial acelerado, pois a manutenção das reservas iniciais e a sobrevivência à longo prazo são importantes para transpor esta fase (Kitajima 1994, Valladares e Niinemets 2008, Joesting *et al.* 2009). Apesar de não avaliada, a longevidade foliar pode ser também uma vantagem adicional, apesar do custo das perdas de biomassa, pela ação dos herbívoros.

Assim como encontrado neste estudo, diversos autores têm verificado diferentes respostas para os valores de SLA (Walters *et al.* 1993a, Kitajima 1994, Delucia *et al.* 1998, Reich *et al.* 1998). Este atributo pode ser inversamente correlacionado (Kitajima 1994), ou ainda não apresentar relação com a tolerância à sombra (Bassow e Bazzaz 1997). As limitações de construir eofilos que maximizem a interceptação de luz, por unidade de carbono investida (alta SLA), *versus* construir eofilos mais espessos, com mais investimento em defesas químicas e físicas, que resistem mais à herbivoria, podem explicar este resultado diferente do padrão esperado (Kitajima 1994, Delucia *et al.* 1998, Bloor e Grubb 2004).

Ainda, no caso da Floresta Atlântica da Ilha do Mel, as condições abióticas locais (solo bastante arenoso e com baixa fertilidade) a que as espécies estão sujeitas podem estar influenciando no padrão morfológico expresso por estas espécies (Boeger e Wisniewski 2003).

A partir do momento em que as reservas da semente acabam, o crescimento das plântulas depende quase que exclusivamente da disponibilidade de nutrientes do solo (Kitajima 1996). As espécies tolerantes à sombra apresentam sementes maiores com maior quantidade de reserva disponível para as plântulas na primeira fase após a

germinação (Leishman e Westoby 1994, Saverimuttu e Westoby 1996, Valladares e Niinemets 2008), garantindo assim o sucesso no estabelecimento das plântulas. Já as espécies dependentes de clareiras podem apresentar estratégias para compensar a baixa concentração de nutrientes do solo e o pequeno aporte de reservas da semente. Para este conjunto de espécies, a alta SLA parece ser a estratégia adotada pelas dependentes de clareiras para compensar as condições abióticas limitantes, por estar associada com maior assimilação de carbono por unidade de massa investida em eófilos, taxa de interceptação de luz e, conseqüentemente, taxa de crescimento relativo (Lamber e Poorter 1992, Reich *et al.* 1992, Walters *et al.* 1993b, Valladares e Niinemets 2008, Joesting *et al.* 2009).

Ao analisar o conjunto das espécies, é possível inferir que sementes maiores possuem cotilédones maiores, uma vez que a massa seca da semente está fortemente correlacionada com a área do cotilédone ($r^2=0.73$). No entanto, a relação entre a massa seca, área e espessura dos cotilédones mostraram que a variação na biomassa dos cotilédones, está preferencialmente associada ao aumento da superfície para captação de luz (maior área) do que à atividade fotossintética (maior espessura do tecido fotossintético, representado pelo número de camadas de parênquima clorofiliano do cotilédone) (Cavichiolo 2006).

Ao contrário do esperado, a relação entre o tamanho da semente e as dimensões das plântulas, expressas pelos parâmetros analisados (tabela 5), são as mesmas entre as espécies tolerantes à sombra e dependentes de clareiras. Apesar de diversos estudos relatarem que espécies tolerantes à sombra investem mais em características relacionadas com a otimização da fotossíntese (Poorter 1999, Duz 2004), a condição imposta pelos fatores ambientais (solo arenoso e com baixa fertilidade) para todas as espécies, pode estar influenciando na forma como as mesmas alocam seus recursos.

Boeger *et al.* (1997, 2004) ao analisar as características morfo-anatômicas de folhas de Floresta Atlântica próximas à Ilha do Mel (dentre elas sete espécies também abordadas neste estudo) observaram que as folhas de algumas espécies apresentaram características que sugerem uma adaptação a solos oligotróficos. Da mesma forma, as espécies estudadas, tolerantes e dependentes de clareiras, podem estar apresentando um padrão à condição edáfica a que estão sujeitas.

A não congruência entre os dendrogramas da relação filogenética e similaridade morfológica, mostrou que os fatores filogenéticos não são suficientes para esclarecer a distribuição dos atributos da morfologia das espécies. Assim a hipótese dos ajustes morfológicos as condições locais pode ser aplicada (Fox *et al.* 2001). A plasticidade morfológica sugere que a heterogeneidade ambiental seleciona as características morfológicas expressas (DeWitt e Scheiner 2004), de forma que o padrão apresentado é pouco influenciado pela relação filogenética entre as espécies. A maioria dos parâmetros analisados é similar àqueles apresentados também em espécies de outras florestas atlânticas (Souza e Válio 2003, Válio 2003). Essa similaridade pode ser resultado da composição de espécies das florestas, interagindo de forma semelhante ou ainda de um desenvolvimento convergente como uma resposta às condições ambientais similares (Popma e Bongers 1998, Boeger *et al.* 2004).

As espécies apresentaram atributos morfológicos que estão correlacionados com as condições ambientais em que são comumente encontradas ou com o grupo ecológico ao qual pertencem. Apesar do grande peso das variáveis abióticas, como a condição do solo, é possível identificar entres as características morfológicas um padrão referente a cada tipo de estratégia de estabelecimento. Espécies tolerantes à sombra têm plântulas com maior massa e investem mais em fotossíntese, enquanto que as espécies dependentes de clareiras investem em crescimento. Estas características peculiares de

cada grupo não estão relacionadas com a história de vida das espécies estudadas e, sim, com as estratégias adaptativas ao ambiente em que estão inseridas.

Agradecimentos

As autoras agradecem ao Prof^o Marcio Pie pelo auxílio com as análises estatísticas, e ao projeto REUNI pela bolsa concedida à primeira autora.

Referências

Aparício, N. Villegas, N.D., Araus, J.L., Blanco, R., Royo, C. 2002 Seedling development and biomass as affected by seed size and morphology in durum wheat. *Journal of Agricultural Science* **139**: 143–150.

Bassow, S.L., Bazzaz, F.A. 1997 Intra- and inter-specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia* **109**: 507-515.

Beebee, T., Rowe, G. 2004 *An Introduction to Molecular Ecology*. University Press, Oxford.

Bloor, J.M.G., Grubb, P.J. 2004 Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* **18**: 337-348.

Boeger, M.R.T, Wisniewski, C. 2003 Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Florestas Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **26**(1): 61-72.

Boeger, M.R.T., Brito, C.J.F.A., Negrelle, R.R.B. 1997 Relação entre características morfoanatômicas foliares e esclerofilia em oito espécies arbóreas de um trecho de floresta pluvial atlântica. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **40**: 493-503.

Boeger, M.R.T., Alves, L.C., Negrelle, R.R.B. 2004 Leaf morphology of 89 tree species from a lowland tropical rain forest (Atlantic forest) in South Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **47** (6): 933-943.

Britez R.M., Marques M.C.M. 2005 Caracterização geral. *In*: Marques M.C.M., Britez R.M. (Orgs), *História Natural e Conservação da Ilha do Mel*. Editora da UFPR, Curitiba. pp. 13–17.

Britez R.M., Santos-Filho A.R., Silva S.M., Athayde S.F., Lima R.X., Quadros R.M.B. 1997 Nutrientes do solo de duas florestas da Planície Litorânea da Ilha do Mel, Paranaguá, PR. *Revista Brasileira de Ciências do Solo* **21**: 625–634.

Cardoso, G.L., Lomônaco, C. 2003 Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Revista Brasileira de Botânica* **26** (1): 131-140.

Castro, J. 1999 Seed Mass versus Seedling Performance in Scots Pine: A Maternally Dependent Trait. *New Phytologist* **144**: 153-161.

Cavichiolo, L.E. 2006 Aspectos morfológicos e ecológicos dos principais tipos morfofuncionais de plântulas ocorrentes na Ilha do Mel, Pr. Dissertação de Mestrado (Botânica). UFPR – Departamento de Botânica.

Clark, D.B., Clark, D.A., Rich, P.M., Weiss, S., Oberbauer, S.F. 1996 Landscape evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 747-757.

Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin III, F.S., 1985 Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* **230**: 895-899.

Cornelissen, J.H.C, Werger, M.J.A., Castro-Diez, P., van Rheenen, J.W.A., Rowland, A.P. 1997 Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* **111**: 460-469.

Coomes, D.A., Grubb, P.J. 2003 Colonization, tolerance, competition and seed size variations within functional groups. *Trends in Ecology and Conservation* **18**(6): 283-291.

Crawley, M. 1997. Life History and Environment *In*: Crawley, M. (ed.) *Plant Ecology*. 2nded. Blackwell Science. Oxford. pp. 73-131.

Dalling, J.W., Hubbell, S.P. 2002 Seed Size, Growth Rate and Gap Microsite Conditions as Determinants of Recruitment Success for Pioneer Species. *The Journal of Ecology* **90**: 557-568.

Davies, T.J., Barraclough, T.G., Chase, M.W., Soltis, P.S., Soltis, D.E. Savolainen, V. 2004 Darwin's abominable mystery: Insights from a super tree of the angiosperms. *PNAS* **101** (7): 1904-1909.

Delucia, E.H. Sipe, T.W., Herrick, J., Maherali, H. 1998 Sapling Biomass Allocation and Growth in the Understory of a Deciduous Hardwood Forest. *American Journal of Botany* **85**: 955-963.

DeWitt, T.J., Scheiner, S.M. 2004 Phenotypic Plasticity. Oxford University Press, Oxford.

Duz, S.R., Siminski, A., Santos, M., Paulilo, M.T.S. 2004 Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 587-596.

Falster, D.S., Warton, D.I., Wright I.J. 2006 SMATR: Standardised major axis tests and routines. Version 2.0. Disponível em [<http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>], acessado em 07 de junho de 2008.

Fox, C., Roff, D., Fairbain, D.J. 2001 Evolutionary Ecology Oxford University Press, Oxford.

Garwood, N.C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. *In*: Swaine, M.D. (ed.) The ecology of tropical tree seedlings. UNESCO –Parthenon Publishing, Paris. pp. 59-129.

Green, P.T., Juniper, P.A. 2004 Seed–seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patterns of resource allocation and the ‘reserve effect’. *Journal of Ecology* **92**: 397–408

Hättenschwiler, S. 2001 Tree seedling growth in natural deep shade: functional traits related to interspecific variation in response to elevated CO₂. *Oecologia* **129**: 31-42.

Joesting, H.M., McCarthy, B.C., Brown, K.J. 2009 Determining the shade tolerance of American chestnut using morphological and physiological leaf parameters. *Forest Ecology and Management* **257**: 280–286

Kaelke, E.L.K., Reich, P. 2001 Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light availability gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1602-1616.

Kenedy, P.G., Hausmann, N.J., Wenk, E.H. 2004 The importance of seed reserves for seedling performance: an integrated approach using morphological, physiological, and stable isotope techniques. *Oecologia* **141**: 547-554

Kitajima, K. 1992 Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. *Functional Ecology* **6**: 582-589.

Kitajima, K. 1994 Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* **98**: 419–428.

Kitajima, K. 1996 Cotyledon functional morphology, patterns of seed reserve utilization and regeneration niches of tropical tree seedlings. *In*: Swaine, M.D. (ed.) *The ecology of tropical tree seedlings*. UNESCO –Parthenon Publishing, Paris. pp. 193-210.

Kitajima, K. 2002 Do shade-tolerant tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology* **16**: 433-444.

Lambers, H., Poorter, H. 1992 Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* **23**: 187–261.

Lee, D.W., Oberbauer, S.F., Baskaran, K., Mansor, M., Mohamad, H., Yap, S.K. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* **110**: 1-9.

- Leishman, M.R., Westoby, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* **8**: 205–214.
- Loach, K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings, II. Growth analysis of plant raised under artificial shade. *New Phytologist* **69**: 273-286.
- Marques, M.C.M., Oliveira, P.E.A.M. 2005 Características reprodutivas das espécies vegetais da planície costeira. In: Marques, M.C.M, Britez, R.M. (Org.). *História Natural e Conservação da Ilha do Mel*. Curitiba. pp. 169-188.
- Marques, M.C.M., Oliveira, P.E.A.M. 2008 Seasonal rhythms of seed rain and seedling emergence in two tropical rain forests in southern Brazil. *Plant Biology* **10** : 596- 603
- Míquel, S. 1987 Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestères du Garbon. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle* **1**: 101 – 121.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Smith, R., Leishman, M.R., Mayfield, M.M., Pitman, A., Wood, J.T., Westoby, M. 2007 Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography* **16** 109-116.
- Negrelle, R.B. 2002 The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. *Biodiversity and Conservation* **11**: 887–919.
- Niklas, K.J. 1996. Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. *Annals of Botany* **78**: 61-66.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* **13**: 396-410.

Popma, J., Bongers, F. 1988 The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* **75**: 625-632.

Primack, R.B. 1990 Seed physiology, seed germination and seedling ecology – commentary. *In*: Bawa, K. S., Hadley, M. (eds.) Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the biosphere series, UNESCO and Parthenon, Paris, pp. 233 – 236.

Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D., Buschena, C. 1998 Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* **12**: 327–338.

Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1992 Leaf lifespan in relation to leaf plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**: 365–392.

Ressel, K., Guilherme, F.A.G, Schiavini, I. Oliveira, P.E. 2004 Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica* **27** : 311-323.

Saiki, P. T. O., Silva, B., Lomônaco, C. 2008 Expressão de caracteres reprodutivos e vegetativos de *Senna velutina* (Vogel) H. S. Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae) em dois ambientes distintos de cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* **31** (2) :363-369

Saverimuttu, T., Westoby, M. 1996 Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* **84**: 681–689.

Scariot, A. 2000 Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* **32**: 662-669.

Scheiner, S.M., Callahan, H.S. 1999 Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution* **53**:1704-1713.

Schlichting, C.D. 1986 The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 667-693.

Shipley, B. 2000 Plasticity in relative growth rate and its components following a change in irradiance. *Plant, Cell and Environment* **23**: 1207-1216.

Silvestrini, M., Valio, I.F.M., de Mattos, E.A. 2007 Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian Semideciduous Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* **30**(3): 463-474

Souza, R., Válio, I.F.M. 2003 Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira de Botânica* **26**: 35-47.

StatSoft, Inc. 2007 STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com

Sultan, S.E. 1995 Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* **44** (Special Plants and Evolution Jubilee issue): 363-383.

Sultan, S.E. 2000 Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science (Reviews)* **5**(12): 537-542.

Válio, I.F.M. 2003 Seedling growth of understory species of a southeast Brazilian tropical forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **46**(4) : 697-703.

Valladares, F., Niinemets, Ü. 2008 Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology and Evolution* **39**: 237-257.

Walters, M.B., Kruger, E.L. Reich, P.B. 1993*a* Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high light and low light: relationship with successional status and shade tolerance. *Oecologia* **94**: 7-16.

Walters, M.B., Kruger, E.L., Reich, P.B. 1993*b* Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. *Oecologia* **96**: 219–231.

Webb, C.O., Donoghue, M. 2005 Phylomatic, a database for applied phylogenetics. [Disponível em <http://www.phylodiversity.net/phylomatic.Treeversion:R20040402>]. Acessado em 10 de outubro de 2008.

Whitmore, T.C. 1996 A review of some aspects of tropical rain forest seedlings ecology with suggestions for further enquiry. *In*. Swaine, M.D. (ed.) *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedling*. Man and the Biosphere Series. Parthenon Publishing, Paris. pp 3-40.

Wilson P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G. 1999 Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content as Alternative Predictors of Plant Strategies. *New Phytologist* **143**: 155-162.

Wright, I.J, Westoboy, M. 1999 Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrients compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* **87**: 85-97.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall

Tabela 1: Relação das espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil, e suas respectivas características. Np: número de plântulas, ns: número de sementes.

Família	Espécie	np	ns	Resposta à luz
Aquifoliaceae	<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek	40	20	Dependente de clareiras
Araliaceae	<i>Schefflera angustissima</i> March	20	20	Dependente de clareiras
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i> Camb	28	20	Dependente de clareiras
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Sprengel) Müller	20	20	Dependente de clareiras
Myrsinaceae	<i>Myrsine intermedia</i> Mez	40	20	Dependente de clareiras
Myrsinaceae	<i>Myrsine venosa</i> DC.(Mez)	20	20	Dependente de clareiras
Myrtaceae	<i>Myrcia multiflora</i> var. <i>glaucescens</i> (Berg) Legrand	20	20	Dependente de clareiras
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	20	-	Dependente de clareiras
Theaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Camb	20	20	Dependente de clareiras
Myrtaceae	<i>Calyptantes rubella</i> (Berg) Legrand	16	20	Tolerante à sombra
Myrtaceae	<i>Gomidesia schaueriana</i> Berg	20	20	Tolerante à sombra
Myrtaceae	<i>Myrcia racemosa</i> var. <i>gaudichaudiana</i> Berg	39	20	Tolerante à sombra
Rubiaceae	<i>Psychotria barbiflora</i> DC.	19	20	Tolerante à sombra
Rubiaceae	<i>Rudgea viliflora</i> K.Schum. ex Stand.	31	20	Tolerante à sombra

Tabela 2: Relação dos parâmetros morfológicos utilizados na comparação da morfologia dos grupos de espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil, respectivos significados e fórmulas.

Abreviação	Parâmetro	Significado biológico	Fórmula
MS_{plant}	Massa Seca da Plântula	Biomassa da plântula (mg)	$(\text{Massa seca do cotilédone} + \text{massa seca dos eofilos} + \text{massa seca do caule})$
MS_{sem}	Massa Seca da Semente	Biomassa da semente (mg)	$\text{Massa seca da semente}$
$Dens_{cot}$	Densidade do cotilédone	Razão entre área, massa seca e espessura do cotilédone ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$)	$\frac{(\text{massa seca do cotilédone} / \text{área do cotilédone})}{\text{espessura do cotilédone}}$
SLA	Área específica foliar	Área de tecido fotossintetizante por unidade de massa seca ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	$\text{área cotilédone} + \text{área eofilo} / \text{massa seca cotilédone} + \text{eofilo}$
SSL	Comprimento específico do caule	Comprimento do caule por unidade de massa de caule ($\text{mm} \cdot \text{mg}^{-1}$)	$\text{comprimento do caule} / \text{massa seca do caule}$
CMR	Razão de massa do cotilédone	Unidade de massa seca de cotilédone por massa seca da plântula ($\text{mg} \cdot \text{mg}^{-1}$)	$\text{Massa seca do cotilédone} / \text{massa seca total}$
SMR	Razão de massa do caule	Unidade de massa seca de caule por massa seca da plântula ($\text{mg} \cdot \text{mg}^{-1}$)	$\text{Massa seca do caule} / \text{massa seca total}$
LMR	Razão de massa do eofilo + cotilédone	Unidade de massa seca de cotilédone + eofilo por massa seca da plântula ($\text{mg} \cdot \text{mg}^{-1}$)	$\text{Massa seca do cotilédone} + \text{eofilo} / \text{massa seca total}$
LAR	Razão de massa por área do eofilo+ cotilédone	Unidade massa seca do cotilédone+ eofilo por área total ($\text{g}^1 \cdot \text{cm}^{-2}$)	$\text{massa seca do cotilédone} + \text{eofilo} / \text{Área cotilédone} + \text{área eofilo}$

Tabela 3: Morfologia das plântulas (média \pm erro padrão) de 14 espécies arbóreas em área de restinga, Ilha do Mel, PR., Brasil. Letras diferentes, nas colunas, representam diferenças estatisticamente significativas entre as espécies (Tuckey, $p > 0.05$). MS_{plant}: massa seca total da plântula, MS_{sem}: massa seca da semente, MS_{caule}: massa seca do caule, MS_{eofilos}: massa seca dos eofilos, MS_{cot}: massa seca dos cotilédones, AFT: Área fotossintetizante total (cotilédones + eofilos), dc: dependente de clareiras, t: tolerante à sombra. Nc: não calculado.

Espécies	Tolerância á sombra	MS _{plant} (mg)	MS _{sem} (mg)	MS _{caule} (mg)	Altura do caule (mm)	MS _{eofilos} (mg)	MS _{Cot} (mg)	Espessura do cotilédone (mm)	AFT (cm ²)
<i>A. triplinervia</i>	dc	23,16 \pm 2,22 c,d	28,81 \pm 2,97 b,c,d	11,58 \pm 1,02 b	8,74 \pm 0,27 a	5,04 \pm 1,3 a,b,c	8,06 \pm 0,49 c,d,e	0,09 \pm 0,008 c	3,06 \pm 0,18 b
<i>C. criuva</i>	dc	4,68 \pm 1,91 g,h	4,19 \pm 2,97 f	3,06 \pm 0,87 c,d,e	3,12 \pm 0,23 b,c,d	1,43 \pm 1,3 b,c	1,26 \pm 0,18 g	0,05 \pm 0,007 d	0,35 \pm 0,21 h
<i>G. opposita</i>	dc	18,90 \pm 2,22 c,d,e	nc	2,90 \pm 1,02 c,d,e	4,38 \pm 0,27 b,c,d	3,61 \pm 1,3 b,c	3,45 \pm 0,54 c,d	0,12 \pm 0,008 d	1,91 \pm 0,18 c,d,e
<i>I. pseudobuxus</i>	dc	3,13 \pm 1,59 h	2,45 \pm 2,97 f	7,46 \pm 0,73 e	2,92 \pm 0,19 f	0,89 \pm 1,2 c	0,95 \pm 0,31 d,e,f,g	0,04 \pm 0,006 d	0,44 \pm 0,11 g,h
<i>M. multiflora</i>	dc	14,21 \pm 2,22 d,e,f,g	11,56 \pm 2,97 e,f	1,34 \pm 1,02 b,c,d	5,04 \pm 0,27 b,c	2,41 \pm 1,4 b,c	5,12 \pm 0,17 f,g	0,12 \pm 0,008 b	0,68 \pm 0,16 f,g,h
<i>M. intermedia</i>	dc	6,80 \pm 2,28 g,h	27,82 \pm 2,97 c,d	6,92 \pm 0,72 c,d,e	4,60 \pm 0,19 b,c,d	2,08 \pm 1,7 b,c	2,27 \pm 0,18 f,g	0,04 \pm 0,006 d	0,94 \pm 0,18 f,g,h
<i>M. venosa</i>	dc	7,36 \pm 1,57 f,g,h	21,02 \pm 2,97 c,d,e	3,86 \pm 1,02 c,d,e	3,69 \pm 0,27 d,e,f	2,24 \pm 1,3 b,c	2,14 \pm 0,27 e,f,g	0,04 \pm 0,008 d	0,77 \pm 0,24 f,g,h
<i>S. angustissima</i>	dc	9,06 \pm 2,22 e,f,g,h	15,03 \pm 2,97 d,e,f	4,21 \pm 1,02 c,d,e	4,16 \pm 0,27 c,d,e	3,06 \pm 0,82 a,b,c	9,31 \pm 0,06 g	0,03 \pm 0,008 d	1,24 \pm 0,16 d,e,f
<i>T. brasiliensis</i>	dc	16,61 \pm 2,22 d,e,f	18,57 \pm 2,97 d,e	7,47 \pm 1,02 b,c	4,07 \pm 0,27 c,d,e,f	2,73 \pm 1,2 b,c	6,68 \pm 0,45 c,d,e,f	0,05 \pm 0,008 d	0,94 \pm 0,16 e,f,g,h
<i>C. rubella</i>	t	19,41 \pm 2,49 c,d,e	9,73 \pm 2,97 e,f	7,70 \pm 1,13 b,c	4,43 \pm 0,30 e,f	3,36 \pm 1,2 b,c	8,56 \pm 0,91 c,d,e	0,15 \pm 0,009 b	1,01 \pm 0,17 e,f,g
<i>G. schaueriana</i>	t	34,13 \pm 2,22 b	42,66 \pm 2,97 b	11,75 \pm 1,02 b	5,58 \pm 0,27 b	3,99 \pm 1,1 b,c	18,40 \pm 1,69 b	0,20 \pm 0,008 a	1,81 \pm 0,15 c,d
<i>M. racemosa</i>	t	90,44 \pm 1,59 a	71,95 \pm 2,97 a	35,41 \pm 0,73 a	8,40 \pm 0,19 a	8,77 \pm 0,85 a	47,16 \pm 2,2 a	0,13 \pm 0,006 b	4,73 \pm 0,11 a
<i>P. barbiflora</i>	t	4,35 \pm 2,22 g,h	9,14 \pm 3,05 e,f	2,05 \pm 1,04 d,e	2,82 \pm 0,27 f	nc	1,36 \pm 0,17 f,g	0,04 \pm 0,008 d	0,56 \pm 0,17 g,h
<i>R. villiflora</i>	t	26,96 \pm 1,85 b,c	33,46 \pm 2,97 b,c	10,81 \pm 0,84 b	4,34 \pm 0,22 c,d	5,25 \pm 0,98 a,b	11,44 \pm 0,66 c	0,08 \pm 0,007 c	2,20 \pm 0,13 b,c

Tabela 4: Comparação dos valores médios (\pm erro padrão) das razões morfológicas das espécies não tolerantes e tolerantes à sombra estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil. (Abreviações referentes aos parâmetros explícitos na tabela 2).

Parâmetro	Resposta à Luz		<i>t</i>
	Dependentes de clareiras	Tolerantes à sombra	
	N=5	N=9	
MS_{sem}	16,96 \pm 1,64	33,38 \pm 2,08	6,57 - P<0,0001
MS_{plant}	10,22 \pm 1,51	43,77 \pm 1,99	13,21 - P<0,0001
CMR	0,368 \pm 0,009	0,4704 \pm 0,0118	6,97 - P<0,0001
SMR	0,499 \pm 0,009	0,4042 \pm 0,012	6,51 - P<0,0001
LMR	0,202 \pm 0,010	0,6015 \pm 0,01	4,66 - P<0,0001
LAR	216,74 \pm 7,64	70,14 \pm 4,58	7,73 - P<0,0001
SSL	1409,80 \pm 87,54	0,611 \pm 0,116	5,41 - P<0,0001
SLA	388,34 \pm 13,56	121,37 \pm 8,41	8,67 - P<0,0001
$Dens_{cot}$	0,772 \pm 0,036	0,1086 \pm 0,01	3,82 - P<0,0001

Tabela 5: Correlação (SMA) entre massa seca da semente (MS_{sem}) e os parâmetros morfológicos de todas as espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil.

		p	R ²
MS_{sem} x	Massa seca do cotilédone	0,002	0,555
	Espessura do cotilédone,	>0,05	0,162
	Área do cotilédone	0,000	0,731
	Massa seca do caule	0,000	0,660
	Altura do caule	0,002	0,580
	Massa seca da folha	0,000	0,710
	Área da folha	>0,05	0,225

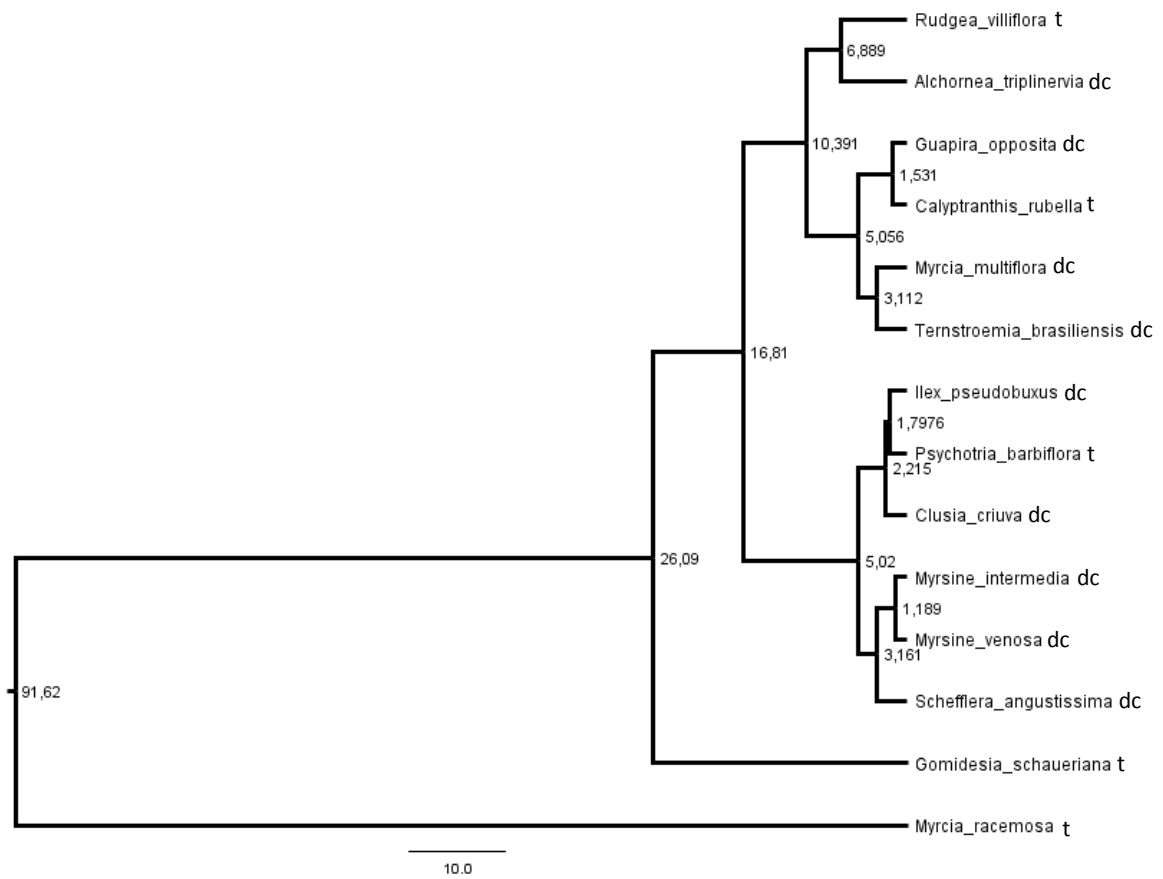


Figura 1: Dendrograma de similaridade morfológica entre as espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil, Barra: 10,0 distância euclidiana, dc: dependente de clareiras, t: tolerante à sombra

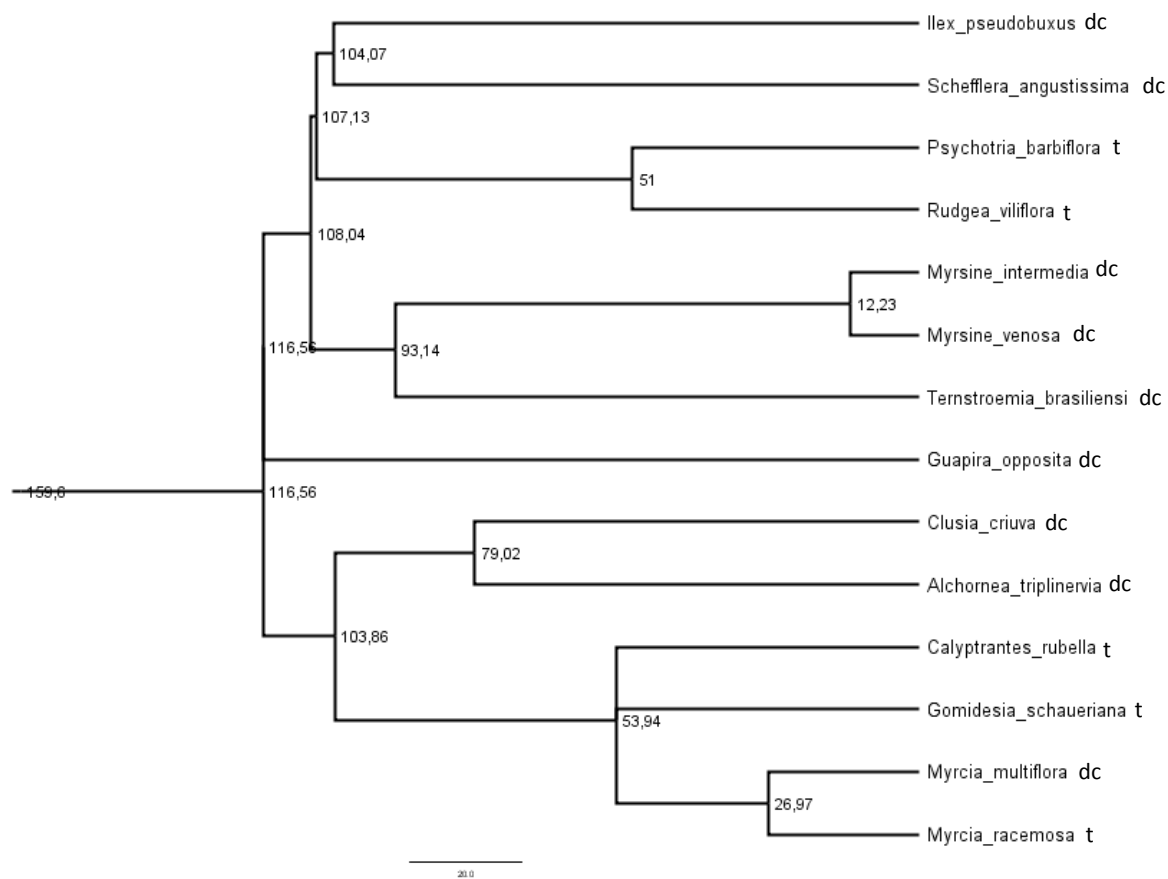


Figura 2: Dendrograma de similaridade filogenética entre as espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil, Barra: 10,0 distância euclidiana, dc: dependente de clareiras, t: tolerante à sombra

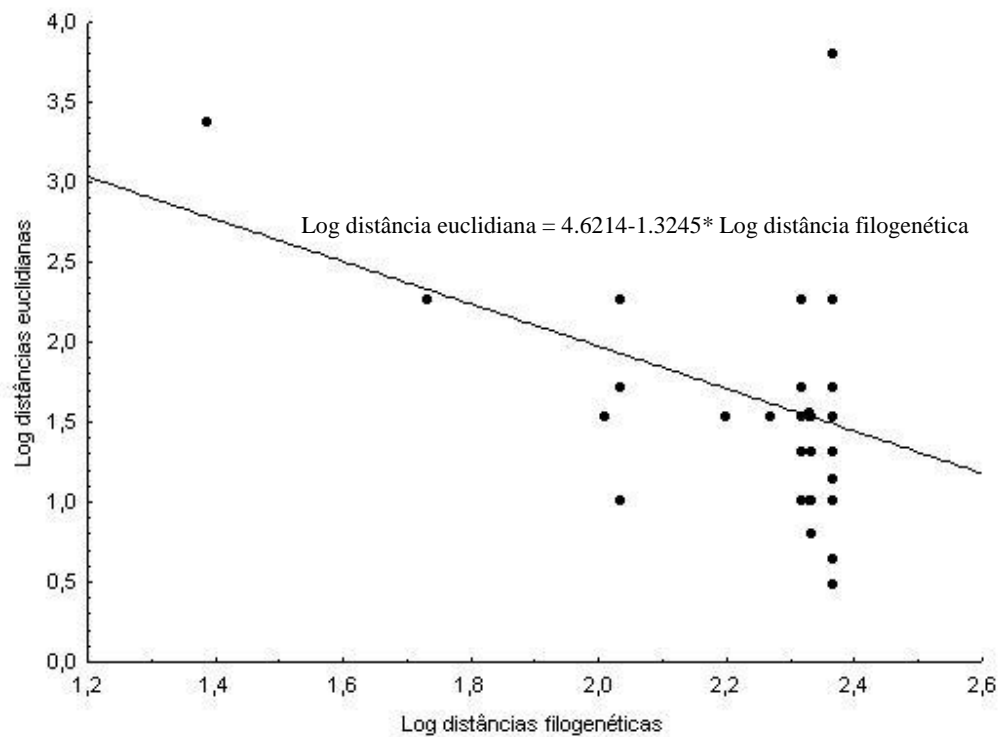


Figura 3: Relação entre a similaridade filogenética e morfológica das espécies estudadas em área de restinga (Floresta Atlântica), Ilha do Mel, PR, Brasil,