

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CAMPUS DE FREDERICO WESTPHALEN
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL

Alana Bariviera

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO MORFOMÉTRICA DAS ÁREAS
FOLIARES DE DIFERENTES ESPÉCIES ARBÓREAS COMUNS NAS
MATAS DA REGIÃO DO ALTO URUGUAI**

Frederico Westphalen, RS

2021

Alana Bariviera

**PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO MORFOMÉTRICA DAS ÁREAS FOLIARES DE
DIFERENTES ESPÉCIES ARBÓREAS COMUNS NAS MATAS DA REGIÃO DO
ALTO URUGUAI**

Artigo de Conclusão de Curso apresentado no
Curso de Graduação em Engenharia Florestal,
Universidade Federal de Santa Maria, *Campus*
Frederico Westphalen (UFSM-FW, RS), como
requisito parcial para obtenção de grau de
Engenheira Florestal.

Aprovado em 10 de fevereiro de 2021

Guilherme Bordignon Ceolin, Dr, UFSM
(Orientador)

Edner Baumhardt, Dr. (UFSM)

Felipe Turchetto, Dr. (UFSM)

Frederico Westphalen, RS

2021

DEDICATÓRIA

A você mãe (in memorian), minha maior força de vida, que sempre me apoiou e nunca perdeu a fé nos meus sonhos, imensamente e eternamente, dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus pelas oportunidades proporcionadas em minha vida, por me conceber saúde, força, coragem para enfrentar todas as dificuldades, por sempre ser amparo e fé.

A minha mãe Beloni, *in memoriam*, que dedicou a sua vida a me ensinar o caminho do bem, por ser modelo de coragem, pelo apoio incondicional para realização dos meus estudos, pelos incentivos, pela amizade e paciência que demonstrou e total ajuda na superação de cada obstáculo que ao longo dessa caminhada foram surgindo. A você dedico este trabalho.

Em especial a minha família, que sempre me fez acreditar na realização dos meus sonhos, por nunca medirem esforços ao me apoiarem, trabalhando muito para que eu pudesse alcançá-los, por ser meu alicerce, por todo amor e companheirismo sem vocês nada disso seria possível.

Ao meu namorado Willian Trentin, por toda paciência, amor e cumplicidade ao longo de todos esses anos, por aguentar tantas crises de estresse e ansiedade, me dando não só força, mas apoio para vencer essa etapa da vida acadêmica, obrigado por se manter sempre ao meu lado, nunca me deixando desistir.

Aos meus amigos pelos gestos de carinho e amizade, pelas conversas, pelo apoio que me deram nessa jornada acadêmica do fundo do meu coração meu muito obrigada, o apoio de vocês foi fundamental.

Ao meu orientador Guilherme Bordignon Ceolin, gostaria de expressar minha sincera gratidão pelo apoio contínuo ao meu estudo, por sua paciência, pela confiança, motivação e imenso conhecimento, mas principalmente pela amizade durante todo o processo.

A Universidade Federal de Santa Maria, campus Frederico Westphalen, pela oportunidade de conhecimento e a todos os professores do curso de engenharia florestal que dedicaram seu tempo e sabedoria durante minha caminhada acadêmica.

Epígrafe

“No fim do jogo, peões e reis voltam para a mesma caixa.”

-Provérbio italiano

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO MORFOMÉTRICA DAS ÁREAS FOLIARES DE DIFERENTES ESPÉCIES ARBÓREAS COMUNS NAS MATAS DA REGIÃO DO ALTO URUGUAI

AUTOR: Alana Bariviera

ORIENTADOR: Prof. Dr. Guilherme Bordignon Ceolin

RESUMO

Este trabalho teve por objetivo investigar os padrões de distribuição morfométrica das áreas foliares em diferentes espécies arbóreas de ocorrência comum nas matas da região do Alto Uruguai, bem como especular sobre os diferentes motivos que levam a este padrão. A importância de se investigar o arranjo morfométrico das áreas foliares de espécies arbóreas se dá pela possibilidade de se saber quais fatores podem exercer influência e/ou limitar a expansão da área foliar dentro de uma floresta, permitindo-se, assim, deduzir estratégias adaptativas para os fatores ambientais limitantes, principalmente, luz. Os tamanhos médios das áreas foliares das espécies arbóreas foram obtidos a partir de medidas extraídas de coletas próprias ou de detalhada pesquisa em fontes bibliográficas variadas (ex., livros, teses e artigos). Posteriormente, estas medidas foram submetidas a testes estatísticos exploratórios, como análise de agrupamento (*cluster analysis*) e análises univariadas. Os resultados mostraram que as áreas foliares das espécies analisadas se distribuem em cinco agrupamentos ordenados de maneira decrescente de acordo com o tamanho médio das áreas foliares. As possíveis causas e implicações destes resultados são discutidas ao longo do texto.

Palavras-chave: Plasticidade fenotípica. Competição. Morfoespaço. Estratégias evolutivas.

**PATTERNS OF MORPHOMETRIC DISTRIBUTION OF LEAF AREAS IN
SEVERAL COMMON FOREST TREE SPECIES FROM THE ALTO URUGUAY
REGION**

AUTHOR: Alana Bariviera

ADVISOR: Prof. Dr. Guilherme Bordignon Ceolin

ABSTRACT

This work aimed to investigate the patterns of morphometric distribution of leaf areas in different tree species of common occurrence in the forests of the Alto Uruguai region, as well as speculate on the different reasons that lead to this pattern. The importance of investigating the morphometric arrangement of leaf areas of tree species is given by the possibility of knowing which factors may influence and/or limit the expansion of leaf area within a forest, thus allowing to deduce adaptive strategies for the limiting environmental factors, mainly, light. The average sizes of leaf areas of tree species were obtained from measurements taken from own collections or from detailed research in diverse bibliographic sources (eg, books, theses and papers). Subsequently, these data were subjected to exploratory statistical tests, such as univariate and cluster analysis. The results showed that the leaf areas of the analyzed species are distributed in five clusters ordered in descending order according to the average size of the leaf areas. The possible causes and implications of these results are discussed throughout the text.

Keywords: Phenotypic plasticity. Competition. Morpho-space. Evolutionary strategies.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Análise de agrupamento das espécies estudadas.....	16
Figura 2- Distribuição das médias e desvios padrões dos grupos de espécies encontrados na análise de agrupamento.....	17
Figura 3- Canjerana (<i>Cabralea canjerana</i>).....	17
Figura 4- Canafístula (<i>Peltophorum dubium</i>)	18
Figura 5- Canela-preta (<i>Nectandra megapotamica</i>)	18

LISTA DE TABELAS

Tabela 1- Lista das espécies analisadas com seus respectivos acrônimos, famílias, nomes populares, médias das áreas foliares, agrupamento a qual pertencem e fonte de consulta.....14

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	10
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	12
3 RESULTADOS	14
4 DISCUSSÃO	20
5 CONCLUSÃO	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24

1 INTRODUÇÃO

Uma das várias áreas onde as Ciências Florestais podem desempenhar um papel relevante além das atribuições de seu escopo tradicional é na conservação ambiental. Sendo assim, as Ciências Florestais devem poder contar com resultados de estudos que permitam um entendimento adequado dos processos responsáveis pela formação das comunidades vegetais.

Um destes processos é a competição, ou seja, uma interação entre indivíduos na qual ocorre uma disputa por um recurso limitado (GOTELLI, 2009) e que, portanto, interfere na estrutura da comunidade vegetal, moldando-a dos mais diferentes modos. Entre espécies arbóreas, a competição por luz é uma das causas subjacentes mais comuns de mortalidade, principalmente em plântulas do sub-bosque, por limitar o crescimento de indivíduos menos adaptados ao sombreamento (MOREIRA, 2014).

Para se entender adequadamente as estratégias adaptativas desenvolvidas por diferentes espécies para lidar com as limitações de luminosidade, é fundamental entender os papéis desempenhados pela morfologia foliar, em conjunto com atributos fisiológicos, na captura e processamento do sinal luminoso. É de suma importância, principalmente, identificar e descrever quais características externas e internas da morfologia foliar são fundamentais para o estabelecimento, crescimento, reprodução e colonização das espécies em um determinado ambiente (VIOLE, 2007; ROSSATTO; KOLB, 2013), bem como suas interações e interferências em serviços ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes e sequestro de carbono (REICH *et al.*, 1997; CORNWELL, 2008).

A superfície foliar é uma das estruturas mais importantes no corpo de uma planta, pois é responsável direta não só pela captação da luz para o processo fotossintético como também é reguladora dos processos de transpiração e respiração vegetal (TAIZ; ZEIGER, 2013). Por isso, uma das características externas mais evidentemente perceptíveis em uma folha, além de uma grande diversidade de formatos, é a ampla variação nas dimensões da lâmina foliar. De fato, na natureza encontram-se facilmente folhas com diversos tamanhos, desde espécies totalmente áfilas (ex. Cactaceae, em geral) até aquelas como folhas excedendo mais de 1 m de diâmetro (ex. *Gunnera manicata* Linden ex André; SOUZA; LORENZI, 2005), o que reflete diretamente a variada gama de adaptações que as espécies sofreram para lidar com diferentes tipos de ambiente.

Assim, o objetivo deste estudo foi investigar os padrões de distribuição morfométrica das áreas foliares de diferentes espécies arbóreas comuns na região do Alto Uruguai dos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, a fim de investigar as possíveis estratégias

evolutivas utilizadas pelas plantas para lidar com a competição por luz em um ambiente de floresta fechada.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

Área de abrangência do estudo

As formações florestais na região fisiográfica conhecida como Alto Uruguai são classificadas como Florestas Estacionais Deciduais inseridas no bioma Mata Atlântica (LEITE, 2002; ATHAYDE *et al.*, 2009). O clima é subtropical úmido (Cfa, segundo Köppen) com precipitação pluviométrica média anual de 1.900 mm e temperatura média anual próxima a 19 °C (SEMA, 2005). O embasamento é basáltico, sendo típicos os Latossolos Vermelhos distróficos em associação com Chernossolos Argilúvicos Férricos e Neossolos Litólicos Eutróficos (EMBRAPA, 2006).

Coleta dos dados

As médias das áreas foliares das espécies arbóreas ocorrentes na região do Alto Uruguai foram obtidas por 1) coletas próprias ou 2) através de detalhada pesquisa bibliográfica em diversas fontes de consulta, como livros, artigos científicos, dissertações de mestrado e teses de doutorado. No primeiro caso, as coletas foram realizadas em fragmento de mata localizado no Campus da UFSM-FW (coordenadas aproximadas 27° 22" S; 53° 25" W), sendo duas as espécies analisadas: cincho (*Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer; Moraceae) e laranjeira-do-mato (*Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg.; Euphorbiaceae). Estas espécies foram selecionadas por serem abundantes no sub-bosque florestal, uma vez que foram coletados pelo menos dez indivíduos de cada espécie, cujas folhas foram fotografadas e posteriormente analisadas com auxílio do programa ImageJ (RASBAND, 2007) para a obtenção das medidas das áreas foliares.

Para as medidas de áreas foliares obtidas através de revisão bibliográfica, o principal repositório de artigos científicos consultado foi o Google Acadêmico, no qual o termo de busca “área foliar” (ou em inglês, “*leaf area*”) foi utilizado como palavra-chave principal, tanto isoladamente quanto em combinação com os nomes das espécies de interesse (ex. “área foliar” “canafístula”) ou então em conjunto com o tipo de floresta requerido (ex. “área foliar” “floresta estacional”). Naqueles casos em que a medida de área foliar obtida englobava somente as dimensões de um folíolo ou foliólulo de uma folha composta, buscou-se na literatura (ex. LORENZI, 2000; MARCHIORI, 1997) o número médio de folíolos ou foliólulos da espécie em análise e multiplicou-se este número pela medida de área encontrada. Posteriormente, todas as áreas foliares das espécies encontradas foram compiladas em uma

tabela com auxílio do programa Microsoft Excel®, para posterior utilização em análises estatísticas.

Análises estatísticas

Os dados tabelados foram analisados estatisticamente utilizando-se o programa PAST (HAMMER *et al.*, 2001). O primeiro teste realizado foi uma análise de agrupamento (*cluster analysis*) utilizando-se o método de Ward (ou método de variância mínima; WARD, 1963) como algoritmo de ordenação das espécies a fim de investigar se as médias das áreas foliares compiladas apresentavam alguma estrutura de grupos bem delimitados. A partir destes grupos, foram realizadas também análises estatísticas univariadas exploratórias, como extração de médias e de desvios-padrões, para se ter um panorama geral da distribuição dos valores das áreas foliares dentro dos grupos encontrados.

3 RESULTADOS

No total, foi possível compilar dados relativos às áreas foliares de 40 espécies comumente encontradas nas matas da região do Alto Uruguai (Tabela 1).

Tabela 1- Lista das espécies analisadas com seus respectivos acrônimos, famílias, nomes populares, médias das áreas foliares, agrupamento a qual pertencem e fonte de consulta

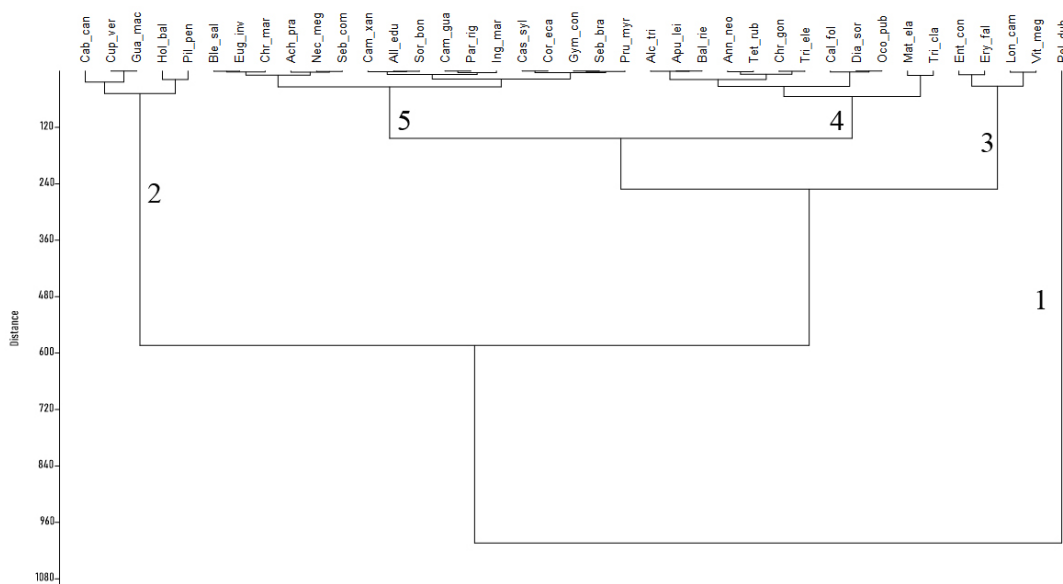
Espécies	Acrônimo	Família	Nome popular	Área foliar média (cm ²)	Agrupamento	Fonte de consulta
<i>Achatocarpus praecox</i>	Ach_pra	Achatocarpaceae	Quebra-machado	10,71	5	GIEHL, 2011
<i>Alchornea triplinervia</i>	Alc_tri	Euphorbiaceae	Tanheiro	73,63	4	BOEGER et al., 2004
<i>Allophylus edulis</i>	All_edu	Sapindaceae	Chal-chal	24,72	5	SCHLICKMANN et al., 2020
<i>Annona neosalicifolia</i>	Ann_neo	Annonaceae	Ariticum	65,96	4	GIEHL, 2011
<i>Apuleia leiocarpa</i>	Apu_lei	Fabaceae	Grápia	74,2	4	MISSIO et al., 2020
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	Bel_rie	Rutaceae	Guatambu	74,64	4	GIEHL, 2011
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Ble_sal	Myrtaceae	Murta	6,98	5	BOEGER et al., 2004
<i>Cabralea canjerana</i>	Cab_can	Meliaceae	Canjerana	270	2	BOEGER et al., 2004
<i>Calliandra foliolosa</i>	Cal_fol	Fabaceae	Topete-de-cardeal	46,08	4	GIEHL, 2011
<i>Campomanesia guazumifolia</i>	Cam_gua	Myrtaceae	Sete-capotes	28,27	5	GIEHL, 2011
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	Cam_xan	Myrtaceae	Guavirova	26,25	5	SCHLICKMANN et al., 2020
<i>Casearia sylvestris</i>	Cas_syl	Salicaceae	Chá-de-bugre	16,74	5	MISSIO et al., 2020
<i>Sorocea bonplandii</i>	Sor_bon	Moraceae	Cincho	23,81	5	Coleta própria
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	Tet_rub	Euphorbiaceae	Embirão	63,62	4	BOEGER et al., 2004
<i>Trichilia clausenii</i>	Tri_cla	Meliaceae	Catiguá-vermelho	87,39	4	MISSIO et al., 2020
<i>Trichilia elegans</i>	Tri_ele	Meliaceae	Pau-de-ervilha	57,4	4	GIEHL, 2011
<i>Vitex megapotamica</i>	Vit_meg	Lamiaceae	Tarumã	129,6	3	GIEHL, 2011

<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Chr_gon	Sapotaceae	Aguaí-da-serra	58,72	4	GIEHL, 2011
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Chr_mar	Sapotaceae	Aguaí	4,07	5	GIEHL, 2011
<i>Cordia ecalyculata</i>	Cor_eca	Cordiaceae	Porangaba	16,52	5	MISSIO et al., 2020
<i>Cupania vernalis</i>	Cup_ver	Sapindaceae	Camboatá-vermelho	299,36	2	SCHLICKMANN et al., 2020
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Dia_sor	Sapindaceae	Maria-preta	49,01	4	GIEHL, 2011
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Ent_con	Fabaceae	Timbaúva	156,8	3	BOEGER et al., 2004
<i>Erythrina falcata</i>	Ery_fal	Fabaceae	Corticeira-da-serra	168,48	3	GIEHL, 2011
<i>Eugenia involucrata</i>	Eug_inv	Myrtaceae	Cerejeira-domato	6,02	5	GIEHL, 2011
<i>Guarea macrophylla</i>	Gua_mac	Meliaceae	Catiguá-morcego	298,89	2	MISSIO et al., 2020
<i>Actinostemon concolor</i>	Act_con	Euphorbiaceae	Laranjeira-domato	19,1	5	Coleta própria
<i>Holocalyx balansae</i>	Hol_bal	Fabaceae	Alecrim	311,22	2	GIEHL, 2011
<i>Inga marginata</i>	Ing_mar	Fabaceae	Ingá-feijão	32,96	5	MISSIO et al., 2020
<i>Lonchocarpus campestris</i>	Lon_cam	Fabaceae	Farinha-seca	133,47	3	GIEHL, 2011
<i>Matayba elaeagnoides</i>	Mat_ela	Sapindaceae	Camboatá-branco	100,71	4	SCHLICKMANN et al., 2020
<i>Nectandra megapotamica</i>	Nec_meg	Lauraceae	Canela-preta	12,82	5	BOEGER et al., 2004
<i>Ocotea puberula</i>	Oco_pub	Lauraceae	Canela-guaicá	48,84	4	MISSIO et al., 2020
<i>Parapiptadenia rigida</i>	Par_rig	Fabaceae	Angico	28,8	5	GIEHL, 2011
<i>Peltophorum dubium</i>	Pel_dub	Fabaceae	Canafistula	912	1	GIEHL, 2011
<i>Pilocarpus pennatifolius</i>	Pil_pen	Rutaceae	Jaborandi	336,87	2	GIEHL, 2011
<i>Prunus myrtifolia</i>	Pru_myrt	Rosaceae	Pessegueiro-domato	20,62	5	BOEGER et al., 2004
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Seb_bra	Euphorbiaceae	Branquilho-leiteiro	18,68	5	BOEGER et al., 2004
<i>Sebastiania commersoniana</i>	Seb_com	Euphorbiaceae	Branquilho	14,21	5	SCHLICKMANN et al., 2020

Fonte: Autora.

De acordo com os resultados da análise de agrupamento, estas espécies se dividiram em cinco grupos, os quais foram ordenados de maneira decrescente de acordo com a média das áreas foliares (Figura 1).

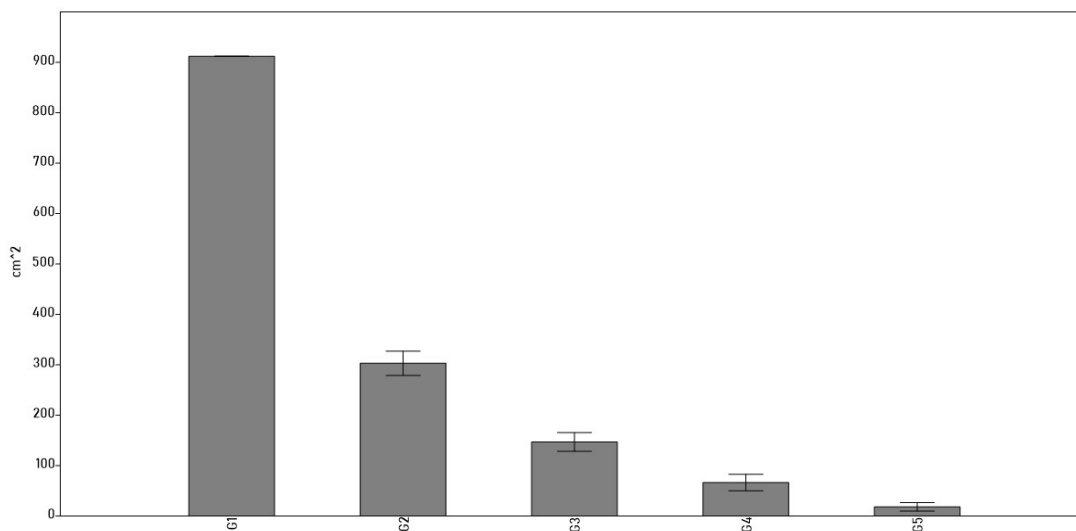
Figura 1- Análise de agrupamento das espécies estudadas. Os acrônimos dos nomes das espécies estão de acordo com a tabela 1. Os números nos ramos dos agrupamentos correspondem à ordem de separação dos grupos



Fonte: Autora.

O primeiro grupo obtido ficou com somente uma espécie, *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (canafistula; Fabaceae), cuja área foliar média é de 912 cm^2 . Já o segundo grupo separou cinco espécies, as quais apresentaram uma área foliar média de $303,27 \pm 24,15 \text{ cm}^2$. O terceiro grupo, com quatro espécies, mostrou área foliar média de $147,09 \pm 18,65 \text{ cm}^2$. Por sua vez, o quarto grupo evidenciado pela análise de agrupamento possui um número de 12 espécies com área média de $66,70 \pm 16,43 \text{ cm}^2$. Finalmente, o quinto e último grupo conta com 17 espécies, as quais mostraram uma média de $18,65 \pm 8,50 \text{ cm}^2$ (Figura 2).

Figura 2- Distribuição das médias e desvios padrões (cm^2) dos grupos de espécies encontrados na análise de agrupamento. G1 a G5 correspondem, respectivamente, aos grupos 1 até 5 da análise de agrupamento.



Fonte: Autora.

Das espécies analisadas neste estudo, várias delas, por serem bastante comuns na Região do Alto Uruguai, acabam tornando-se elementos de destaque em quase todas as formações florestais desta fisionomia. Por este motivo, algumas destas espécies, como a canjerana (Figura 3), a canafístula, a qual aparece em agrupamento próprio (Figura 4) e a canela-preta (Figura 5), serão utilizadas como exemplo na discussão das estratégias ecológicas sugeridas como explicação para os padrões de distribuição das espécies nos agrupamentos encontrados.

Figura 3- Canjerana (*Cabralea canjerana*).



Fonte: Flora Digital do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina

Figura 4 - Canafistula (*Peltophorum dubium*).



Fonte: Flora digital do Rio Grande do Sul e de Santa Catarina.

Figura 5-Canela-preta (*Nectandra megapotamica*).



Fonte: Autora.

4 DISCUSSÃO

A análise de agrupamento realizada mostrou que existem cinco grupos distintos dentro do espaço morfológico relacionado à área foliar. Esta divisão do universo amostral realizada pelo algoritmo escolhido para a análise de agrupamento (método de Ward) ordenou as espécies em ordem decrescente de tamanho médio de suas áreas foliares, isto é, o primeiro agrupamento apresentou uma área foliar média muito maior (cerca de 1:40) do que o último agrupamento, com degraus intermediários de tamanho entre estes dois grupos. A ordenação de grupos realizada desta forma pelo algoritmo de ordenação evidenciou que os tamanhos das áreas foliares apresentam padrões estanques e bem delimitados, conforme ilustrado na Figura 2.

É bem conhecido e documentado que inúmeros grupos de espécies exibem certos padrões de correlação entre diversos atributos foliares, os quais se repetem consistentemente ao longo de diversos biomas e famílias botânicas (GIVNISH, 1987; REICH, 2014). Este fenômeno foi nomeado como “Espectro Econômico Foliar” (EEF; WRIGHT *et al.*, 2004), sendo que, em uma de suas extremidades, situam-se espécies de crescimento rápido, que produzem folhas de curta duração (decíduas), com um alto conteúdo de nitrogênio e uma alta taxa fotossintética. Por sua vez, na outra extremidade, ocorrem aquelas espécies de crescimento mais lento, que produzem folhas de vida mais longa (perenes), com baixo teor de nitrogênio e uma baixa taxa fotossintética. O termo “econômico” se relaciona com os custos em termos de sobrevivência que cada estratégia ecológica acarreta para as espécies. Deste modo, essas diferentes combinações de características representam alternativas evolutivas selecionadas para equilibrar o gasto energético que uma espécie depende para construir uma folha (aquisição rápida de recursos) comparada ao benefício que uma folha fornece na forma de fixação de carbono por meio da fotossíntese (maior conservação de recursos; DONOVAN *et al.*, 2011). Aplicando os pressupostos do EEF aos grupos encontrados pela análise de agrupamento é possível explicar alguns padrões da distribuição das áreas foliares presentes nas espécies arbóreas do Alto Uruguai.

No caso da canafístula, a qual foi agrupada isoladamente de todas as outras espécies devido ao tamanho discrepante em sua área foliar, é possível, a partir da análise detalhada de suas características, situar sua estratégia ecológica no lado do espectro correspondente a rápida aquisição de recursos. A canafístula é uma espécie com folhas compostas e decíduas, de grande porte e crescimento rápido, podendo atingir até 35 metros de altura e tornando-se não raro emergente no dossel da floresta (MARCHIORI, 1997). Além disso, a canafístula

apresenta preferência por clareiras naturais (JOLY *et al.*, 1990), onde sua grande área foliar favorece a espécie a tirar proveito da luz abundante, aumentando sua taxa fotossintética e acelerando seu crescimento. A velocidade de crescimento da canafístula faz com que grande parte dos nutrientes disponíveis no solo seja transferida para sua biomassa, o que acaba alterando todo o ambiente no entorno dos indivíduos, modificando as condições microclimáticas nos estratos de crescimento das demais espécies arbóreas de menor porte (PELLOSO, 2015). Desde modo, as canafístulas, por serem competidoras bastante eficientes, podem assumir um papel dominante na sucessão florestal, precipitando a substituição das árvores pioneiras e secundárias iniciais pelas secundárias tardias e clímax (BERTONI *et al.*, 2015).

A presença de folhas compostas é uma das características que todas as espécies dos agrupamentos 2 e 3 compartilham com canafístula. Existem inúmeras explicações evolutivas para o surgimento de folhas compostas em angiospermas (NICOTRA *et al.*, 2011), sendo uma delas relacionada à resolução do dilema evolutivo de otimizar a expansão da lâmina foliar de maneira suficiente para melhorar a captação de luz sem aumentar perigosamente a evapotranspiração (NIINEMETS, 1998). Este dilema evolutivo faz com que as folhas compostas apresentem geralmente dois padrões de distribuição em seus folíolos: ou muitos folíolos pequenos ou poucos folíolos grandes. Esta relação inversa presente em inúmeras estruturas vegetais é conhecida como trade off (KNEITEL; CHASE, 2004), termo sem uma tradução adequada em Língua Portuguesa. A presença de trade offs implica que o crescimento vegetal é alocado alternadamente para diferentes “sumidouros” ou “drenos”, dependendo da necessidade da planta e das pressões seletivas do momento (SHIPLEY; DION, 1992). Em ambientes com limitação ambiental de recursos, o investimento de massa, nutrientes e/ou energia para uma atividade os torna indisponíveis para outro uso (BONSALL *et al.*, 2004). Os padrões morfológicos foliares das espécies dos grupos 2 e 3 quando analisados sob a perspectiva da EEF e da teoria dos trade offs sugerem que as estratégias evolutivas selecionadas para estas espécies podem ser explicadas pela guilda de sucessão a que as espécies pertencem, isto é, se mais tolerantes à sombra ou mais exigentes de luz.

Este contraste em estratégias dentro dos grupos pode ser ilustrado ao se comparar as espécies canjerana (*Cabralea canjerana* (Vell.) Mart.; Meliaceae) e catiguá-morcego (*Guarea macrophylla* Vahl.; Meliaceae). Apesar de serem da mesma família, a primeira é uma planta exigente de luz que possui folhas decíduas (MISSIO *et al.*, 2020) e a segunda é tolerante à sombra com folhas perenes (MISSIO *et al.*, 2020). Além disso, apesar de tamanhos similares de áreas foliares, canjerana possui entre 15–21 folíolos medindo de 12 a 15 cm de

comprimento (LORENZI, 2000), enquanto o catiguá-morcego apresenta entre 6–8 folíolos medindo de 15 a 25 cm de comprimento (RAMOS *et al.*, 2008). Esta comparação das características foliares torna evidente o trade off existente entre número e tamanho das folhas entre estas duas espécies, sugerindo estratégias competitivas diferentes: de um lado do EEF, canjerana apresenta características mais parecidas com canafistula, cuja estratégia favorece a rápida expansão e ocupação de espaços direcionando os recursos disponíveis para aumentar as taxas fotossintéticas (maior número de folhas pequenas). Do outro lado do EEF, o catiguá-morcego, o qual habita preferencialmente o interior das matas (SOBRAL *et al.*, 2006) exibe uma estratégia de conservação de energia e recursos, apresentando folhas perenes maiores e em menor número, com baixas taxas fotossintéticas.

Finalmente, os agrupamentos 4 e 5 restantes mostraram áreas foliares menores (< 100 cm²) com predominância de espécies de folhas simples, perenes e estratégias mistas de aquisição de recursos segundo a EEF. Nestes dois agrupamentos ocorrem espécies pertencentes à diversas guildas de sucessão, desde secundárias iniciais, como a canela-preta (*Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez.; Lauraceae), espécies clímax tolerantes à sombra, como a guaviroveira (*Campomanesia xanthocarpa* (Mart.) O. Berg.; Myrtaceae) até espécies de porte baixo e típicas de sub-bosque, como o cincho e a laranjeira-do-mato (REITZ *et al.*, 1983; LORENZI, 2008; SALAMI *et al.*, 2017). A falta de um padrão definido para estes agrupamentos parece indicar que outras características, se incluídas na análise, poderiam aumentar a resolução dos mesmos, separando as espécies em mais grupos do que foi possível neste momento. De fato, a análise de agrupamento sugere que pode haver uma divisão mais refinada destas espécies, principalmente no agrupamento 4, no qual o camboatá-branco (*Matayba elaeagnoides* Radlk.; Sapindaceae) e o catiguá-vermelho (*Trichilia claussenii* C. DC.; Meliaceae) parecem levemente separados das demais. Estudos posteriores investigando outras dimensões foliares, como largura e comprimento das folhas, bem como adicionando variáveis qualitativas, como formato da folha, podem vir a mostrar padrões diferentes dos exibidos aqui, possibilitando, com isso, a sugestão de novas hipóteses explicativas.

5 CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo sugerem que os padrões de distribuição morfométrica das medidas das áreas foliares de algumas espécies comuns nas florestas da região do Alto Uruguai refletem diferentes estratégias ecológicas empregadas pelas plantas para aquisição de recursos ao longo da sua trajetória de crescimento, principalmente no que diz respeito à ocupação de espaços e competição por luz. Estas estratégias podem ser explicadas para alguns grupos utilizando-se do conceito do Espectro Econômico Foliar (EEF) cujas premissas e conclusões têm se mostrado consistentes para diversas espécies e biomas ao redor do mundo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ATHAYDE, E. A. et al. Fenologia de espécies arbóreas em uma floresta ribeirinha em Santa Maria, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, 2009, n. 7, p. 43-51.
- BERTONI, C. I.; DEBASTIANI BA, BRUN JE. **Caracterização silvicultural da canafístula (*Peltophorumdubium* (Sprengel) Taubert)**. Unioeste – Universidade Estadual do Oeste do Paraná, PR, 2015.
- BOEGER, M. R. T.; ALVES, L. C.; NEGRELLE, R. R. B. Leaf morphology of 89 tree species from a lowland tropical rainforest (Atlantic forest) in South Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, 2004, n. 47, p. 933-943.
- BONSALL, M. B.; JANSEN, V. A. A.; HASSELL, M. P. Life history trade-offs assemble ecological guilds. **Science**, Washington, 2004, n. 306, p. 111-114.
- BOYCE, K.; KNOLL A. H. Evolution of developmental potential and the multiple independent origins of leaves in Paleozoic vascular plants. **Paleobiology**, Cambridge, 2002, n. 22, p. 70-100.
- CAO, K.F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting conditions in a Bornean heath Forest. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, 2000, n. 78, p. 1245-1253.
- CARVALHO, P. Canela Guaicá. **Embrapa Florestas**. Colombo, PR, 2002.
- CHITWOOD, D. H. et al. A modern ampelography: a genetic basis for leaf shape and venation patterning in grape. **Plant Physiology**, Rockville, 2014, n. 164, p. 259–272.
- CORNWELL, W. K. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. **Ecology Letters**, Hoboken, 2008, n. 11, p. 1065–1071.
- EMBRAPA. **Sistema de classificação brasileiro de classificação de solos**. EMBRAPA, 2006.
- GIEHL, E. L. H. **Estrutura Ecológica e Filogenética de Florestas Ribeirinhas da América Do Sul Subtropical**. 106 f. Tese de doutorado- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 2011.
- GIVNISH, T. J. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist**, Hoboken, 1989, n. 106, p. 131–160.
- GONZALEZ, A. E. Evaluación de la dinámica del crecimiento primario para cuatro especies forestales nativas en plantaciones de enriquecimiento en bosques subtropicales de Argentina. **Yvyrareta**, Eldorado, 1994, n. 5, p. 99–104.
- GOTELLI, N. J. **Ecologia**. Londrina: Planta, 2009.

HAMMER, O.; HARPER, D.A.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia electronica**, Pittsboro, 2001, n. 4, p. 1–9.

JOLY, C. A.; LEITÃO, F. H. F.; SILVA, S. M. **O patrimônio florístico. In: Mata Atlântica** São Paulo: Index & Fundação SOS Mata Atlântica, 1991.

KNEITEL, J. M.; CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, Hoboken, 2004, n. 7, p. 69-80.

LACROIX, C.; JEUNE, B.; PURCELL, M. S. Shoot and compound leaf comparisons in eudicots: dynamic morphology as an alternative approach. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Oxford, 2003, n. 143, p. 219–230.

LANGLADE, N. B. et al. Evolution through genetically controlled allometry space. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, 2005, n. 102, p. 10221–10226.

LEITE, P. F. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. **Ciência e Ambiente**, Santa Maria, n. 24, p. 51-73.

LONGHI, A. R. **Livros das Árvores: Árvores e Arvoretas do Sul**. Porto Alegre: L&PM, 1995.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2000.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 5. Ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008.

MARCHIORI, J. N. C. **Dendrologia das Angiospermas: Leguminosas**. 1. ed. Santa Maria, 1997. 304p.

MOREIRA, L.C.B. **Competição entre árvores em florestas tropicais**. 2014. 20 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

MISSIO, F. D. F. et al. Functional attributes as ecological predictors during secondary succession in a seasonal deciduous forest in southern Brazil. **Revista Árvore**, Viçosa, 2020, n. 44, p. 1 - 12.

NICOTRA, A. B. et al. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. **Functional Plant Biology**, Clayton, 2011, n. 38, p. 535-552.

NIINEMETS, U. Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? Na analysis of species ecological requirements and foliar support costs. **Plant Ecology**, Vienna, 1998, n. 134, p. 1 – 11.

PATRICIO, C. P.; CERVI, C.A. **O gênero Trichilia P. Browne (Meliaceae) no Estado do Paraná, Brasil**. Curitiba, Paraná, 2005.

- PELLOSO, C. R. et al. Respostas morfofisiológicas entre procedências de canafístula submetidas a diferentes condições hídricas e nutricionais. **Brazilian Journal of Forest Research**, Colombo, 2015, n. 35, p. 1–14.
- RAMOS, V. S. et al. **Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: Guia de identificação de espécies**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo: biota / FAPESP, 2008. 320 p.
- RASBAND, W. S. **ImajeJ, version 1.42q**. USA: National Institute of Health, 2007.
- REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, 1997, n. 94, p. 13730–13734.
- REICH, P.B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, Hoboken, 2014, n. 102, p. 275-301.
- REITZ, R.; KLEIN R. M.; REIS, A. **Projeto madeira do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre-RS: Secretaria da Agricultura e de Abastecimento, 1983. 524 p.
- ROSSATTO, D.; KOLB, R. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. **New Zealand Journal of Botany**, Wellington, 2013, n. 24, p. 242–251.
- SALAMI, B. et al. Dinâmica de populações de espécies arbóreas em um fragmento de floresta ombrófila mista montana em Lages, Santa Catarina. **Ciência Florestal**, Santa Maria, 2017, n. 27, p. 105-116.
- SCHLICKMANN, M. B. et al. Specific leaf area is a potential indicator of tree species sensitive to future climate change in the mixed Subtropical Forests of southern Brazil. **Ecological Indicators**, Amsterdã, 2020, n. 116, p. 1 - 12.
- SEMA. Secretaria do Meio Ambiente. **Plano de manejo do Parque Estadual do Turvo**. Porto Alegre, 2005.
- SHIPLEY, B.; DION, J. The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. **The American Naturalist**, Chicago, 1992, n. 139, 467-483.
- SOBRAL, M. Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil. **Novo Ambiente**, São Carlos, 2006, 350 p.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005. 639 p.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 954 p.
- VIOLLE, C. et al. **Let the concept of trait be functional**. **Oikos**, Hoboken, 2007, n. 116, p. 882–892.

WARD, J. H. J. Hierarchical grouping to optimize an objective function. **Journal of the American Statistical Association**, Boston, n. 58, p. 236–244.

WRIGHT, I. J. et al. The world wide leaf economics spectrum. **Nature**, London, 2004, n. 428, p. 821-827.