



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

NATÁLIA DE ALMEIDA BATISTA

**ARQUITETURA DE ESPÉCIES ARBÓREAS NUMA  
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO SUL DO  
BRASIL**

---

Londrina

2011

NATÁLIA DE ALMEIDA BATISTA

**ARQUITETURA DE ESPÉCIES ARBÓREAS NUMA  
FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO SUL DO  
BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Botânica, da Universidade Estadual de Londrina (UEL) para obtenção do Título de mestre.

Orientador: Prof. Dr. José Antonio Pimenta

Londrina

2011

**Catálogo elaborado pela Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da  
Universidade Estadual de Londrina.**

**Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)**

B333a Batista, Natália de Almeida.

Arquitetura de espécies arbóreas numa floresta estacional semidecidual do sul do Brasil / Natália de Almeida Batista. – Londrina, 2011.  
51 f. : il.

Orientador: José Antonio Pimenta.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2011.

Inclui bibliografia.

1. Plantas – Alometria – Teses. 2. Ecologia vegetal – Teses. 3. Plantas – População – Teses. I. Pimenta, José Antonio. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

CDU 581.5

NATÁLIA DE ALMEIDA BATISTA

**ARQUITETURA DE ESPÉCIES ARBÓREAS NUMA FLORESTA  
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Botânica, da Universidade Estadual de Londrina (UEL) para obtenção do Título de mestre.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Orientador: José Antônio Pimenta  
Universidade Estadual de Londrina

---

Márcia Cristina Mendes Marques

---

Edmilson Bianchini  
Universidade Estadual de Londrina

Londrina, 22 de dezembro de 2011



COORDENADORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
DIRETORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
Divisão de Admissão e Registro

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS  
BIOLÓGICAS

DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Discente: Natalia de Almeida Batista

Título: "Arquitetura de espécies arbóreas numa floresta estacional  
semidecidual do sul do Brasil".

Data da Defesa: 22 de dezembro de 2011 - 08:30 hs, na sala de  
aula do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas do Centro  
de Ciências Biológicas, desta Universidade.

Banca Examinadora

Parecer

Dr. José Antonio Pimenta

APROVADA

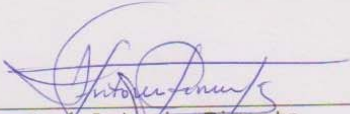
Dra. Márcia Cristina Mendes Marques

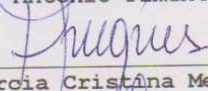
APROVADA


Dr. Edmilson Bianchini

APROVADA

Parecer Final APROVADA

  
Dr. José Antonio Pimenta

  
Dra. Márcia Cristina Mendes Marques

  
Dr. Edmilson Bianchini

*“Ser grande é reconhecer-se pequeno tal qual árvore frondosa em plena floresta; é saber-se mínimo, mas essencial.”*

(Leonardo Lima)

## AGRADECIMENTOS

A Deus pela dádiva de estar aqui.

À Universidade Estadual de Londrina através do Programa de Mestrado em Ciências Biológicas e à Capes pela possibilidade de realização do curso.

Ao Instituto Ambiental do Paraná por permitir o acesso ao Parque Estadual Mata dos Godoy.

Ao meu insubstituível orientador, Prof. Dr. José Antonio Pimenta, professor e cientista brilhante. Agradeço imensamente a excelente orientação, amizade, paciência, dedicação e, sobretudo confiança.

Ao Prof. Dr. Edmilson Bianchini pela orientação, amizade e por toda a ajuda dedicada para a realização deste trabalho.

À Prof<sup>a</sup>. Dr. Márcia Cristina Mendes Marques por contribuir com o enriquecimento da pesquisa fazendo parte da banca de avaliação.

Aquelas que me ajudaram nos trabalhos de campo, um agradecimento muito especial: Mariana, Pâmela, Thais e principalmente, à Eloísa, obrigada por sua imensa generosidade e por todos os conhecimentos transmitidos. A vocês agradeço pela ajuda indispensável, companhia agradável e momentos de descontração e alegria.

Aos mestres Diego Resende Rodrigues e Yves Rafael Bovolenta por cederem seus dados de campo se disponibilizando a auxiliarem sempre.

Ao doutorando Marcelo Hiroshi Tutia pela imensa ajuda com a estatística e por ser sempre tão solícito e generoso.

A minha turma de mestrado, especialmente a Gabriela, pelo apoio, carinho e muitas risadas.

A secretária da pós-graduação em Ciências Biológicas Rosana por todas as gentilezas e favores.

Aos meus pais, Rubéns e Márcia, que sempre me apoiaram e fizeram mais por mim do que a eles próprios e a minha querida irmã Carolina pelo exemplo de determinação e esforço. Obrigada pelo carinho, compreensão e por me ensinarem que o amor e a educação são bens que dinheiro nenhum pode comprar. Por me mostrarem o caminho certo a seguir.

Ao meu namorado Athila por tolerar pacientemente minha ausência, me apoiando sempre na conclusão de mais uma etapa de minha vida.

Às minhas queridas amigas, Juliana e Marcell, que torceram tanto por mim, cedendo os ouvidos e por muitas vezes enxugando minhas lágrimas, sempre oferecendo mãos, abraços e sorrisos.

Enfim a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, que de uma forma ou de outra me incentivaram a continuar caminhando, obrigada.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> -	Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy (tracejado amarelo), em Londrina, PR, com indicativo (retângulo vermelho) da localização da área amostral (Fonte: Google 2011).....	19
<b>Figura 2</b> -	Exemplar de <i>Sorocea bonplandii</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Foto Natália de Almeida Batista.....	21
<b>Figura 3</b> -	Exemplar de <i>Actinostemon concolor</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Foto Natália de Almeida Batista.....	21
<b>Figura 4</b> -	Exemplar de <i>Inga marginata</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Foto Natália de Almeida Batista.....	22
<b>Figura 5</b> -	Exemplar de <i>Holocalyx balansae</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Foto Natália de Almeida Batista.....	23
<b>Figura 6</b> -	Exemplar de <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Foto Natália de Almeida Batista.....	24
<b>Figura 7</b> -	Exemplar de <i>Aspidosperma polyneuron</i> no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR. Foto Natália de Almeida Batista.....	25

## Capítulo 1

<b>Figura 1</b> -	Descritores arquiteturais (NF- número de folhas; AHC- área horizontal da copa; AVC- área vertical da copa; CR- comprimento do ramo; DER- distância entre os ramos; PC- profundidade da copa) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- <i>Sorocea bonplandii</i> ; I.m- <i>Inga marginata</i> ; A.c- <i>Actinostemon concolor</i> ) e de dossel/emergente (A.p- <i>Aspidosperma polyneuron</i> ; C.g- <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> ; H.b- <i>Holocalyx balansae</i> ) do Parque Estadual Mata do Godoy, Londrina, PR, Brasil. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.....	38
<b>Figura 2</b> -	Descritores arquiteturais (EC- esbeltez do caule; ECO- esbeltez da copa; CSF- custo de suporte foliar; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- <i>Sorocea bonplandii</i> ; I.m- <i>Inga marginata</i> ; A.c- <i>Actinostemon concolor</i> ) e de dossel/emergente (A.p- <i>Aspidosperma polyneuron</i> ; C.g- <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> ; H.b- <i>Holocalyx balansae</i> ) do Parque Estadual Mata do Godoy, Londrina, PR, Brasil. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidad .....	39
<b>Figura 3</b> -	Coeficientes de determinação ( $r^2$ , $p < 0,05$ ) das três espécies de sub-bosque (SB), das três espécies dossel/emergente (D/E) e de cada espécie individualmente (S. b- <i>Sorocea bonplandii</i> ; I. m- <i>Inga marginata</i> ; A. c- <i>Actinostemon concolor</i> ; C. g- <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> ; H. b- <i>Holocalyx balansae</i> ; A. p- <i>Aspidosperma polyneuron</i> ) do Parque Estadual Mata do Godoy (PEMG), Londrina, PR, Brasil.....	45

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

- Tabela 1** - Descritores arquiteturais utilizadas nas análises ..... 36
- Tabela 2** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre a altura (H) e outros descritores (D- diâmetro; NF- número de folhas; AHC- área horizontal da copa; AVC- área vertical da copa; CR- comprimento do ramo; PC- profundidade da copa; DER- distância entre os ramos; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; EC- esbeltez do caule) ( $\log y = a + b \log x$ ) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*, A. p- *Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, estado do Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ ); n=80; ns= não significativo. .... 40
- Tabela 3** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre o diâmetro (D) e outros descritores (NF- número de folhas; AHC- área horizontal da copa; AVC- área vertical da copa; PC- profundidade da copa; CR- comprimento do ramo; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa) ( $\log y = a + b \log x$ ) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*; A.p- *Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ ); n=80; ns= não significativo. .... 41
- Tabela 4** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre a área horizontal da copa (AHC) e outros descritores (AVC- área vertical da copa; NF- número de folhas; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa; CFS- custo de suporte foliar) e entre a área vertical da copa (AVC) e outros descritores (NF- número de folhas; CR- comprimento do ramo; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; DER- distância entre os ramos) ( $\log y = a + b \log x$ ) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*; A.p- *Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ ); n=80; ns= não significativo. .... 43

**Tabela 5** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre a distância entre os ramos (DER) e outros descritores (PC- profundidade da copa; ECO- esbeltez da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa), entre a profundidade da copa (PC) e outros descritores (NF- número de folhas; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa), entre o comprimento do ramo (CR) e outros descritores (PC- profundidade da copa; NF- número de folhas; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa), entre o custo de suporte foliar (CSF) e outros descritores (ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa) e entre o auto-sombreamento horizontal da copa (ASHC) e o auto-sombreamento vertical da copa (ASVC) ( $\log y = a + b \log x$ ) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*; A.p- *Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ );  $n=80$ ; ns= não significativo. .... 44

**Tabela 6** - Coeficiente de correlação de Spermán ( $r$ ) entre o índice de cobertura do dossel (IC) com os descritores arquitetúrais de populações arbóreas de sub-bosque (*Sorocea bonplandii*, *Inga marginata* e *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (*Aspidosperma polyneuron*, *Chrysophyllum gonocarpum* e *Holocalyx balansae*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Londrina, PR, Brasil. (\*( $p < 0,05$ ), \*\*( $p < 0,01$ ), \*\*\*( $p < 0,001$ )); ns= não significativo ..... 46

BATISTA, Natália de Almeida. **Architecture of tree species in a Semideciduous Forest in Southern Brazil**. 2011. 54 f. Dissertation (Master's degree in Biological Science) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 2012.

## RESUMO

A arquitetura dos indivíduos de uma população, representada quantitativamente por relações alométricas, expressam variações morfológicas de diferentes partes das plantas de forma correlacionada. As informações advindas destas relações alométricas expressam o desenvolvimento plástico do vegetal, que são influenciados pelo tipo de habitat e por pressões ambientais aos quais estão expostos. Neste contexto, a utilização de relações alométricas constitui uma ferramenta simples e de baixíssimo custo e muito importante para investigar como espécies de diferentes estratos florestais aproveitam a luminosidade no perfil da floresta durante seu desenvolvimento, de forma a possibilitar seu sucesso reprodutivo. O presente estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy, um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, localizado no município de Londrina, Paraná, Brasil, com o objetivo de comparar a arquitetura de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de seis espécies pertencentes a diferentes grupos ecológicos, sendo três de sub-bosque (*Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer, *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg. e *Inga marginata* Kunth) e três de dossel/emergente (*Holocalyx balansae* Micheli, *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. e *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg.) no estrato inferior de uma Floresta Estacional Semidecidual. Foram levantadas três hipóteses: (1) Existe diferença na arquitetura de indivíduos pertencentes aos diferentes estratos; (2) Os indivíduos das espécies de sub-bosque apresentam menor plasticidade de copa; (3) Entre espécies do sub-bosque e dossel/emergente existem diferentes correlações da arquitetura dos indivíduos com a disponibilidade de luz. Para se obter o conhecimento detalhado da arquitetura dos indivíduos 13 descritores arquiteturais relacionados com a interceptação de luz e suporte mecânico foram avaliadas. De maneira geral, as espécies de sub-bosque apresentam maior incremento em espessura do caule, maior número de folhas, copas mais largas e profundas e ramos mais longos, maior auto-sombreamento e menor plasticidade da copa. Já os indivíduos das espécies de dossel, apresentaram caules e copas mais esbeltos. Houve distintas correlações da arquitetura dos indivíduos com a disponibilidade de luz. As diferenças existentes na arquitetura de indivíduos de espécies pertencentes ao sub-bosque e dossel/emergente podem ser baseadas em um *trade-off* que ocorre entre o crescimento vertical e lateral. Em um ambiente florestal, onde a luz é o recurso mais limitante, os resultados indicam que, embora as espécies de sub-bosque tenham apresentado menor plasticidade de copa, as seis espécies estudadas podem ser capazes de explorar melhores condições de luz no estrato inferior da floresta. Entretanto por apresentarem exigência por maior luminosidade, as espécies de dossel apresentaram uma forma de crescimento, redundando em uma arquitetura que, provavelmente, possibilita exposição a uma maior luminosidade no sub-bosque. Assim, mudanças e diferenças alométricas durante essa fase de crescimento são determinantes para sobrevivência podendo contribuir com o sucesso reprodutivo dessas espécies.

**Palavras-chave:** Alocação de recursos. Grupos ecológicos. Interceptação de luz. Relações alométricas. Sub-bosque, dossel.

BATISTA, Natália de Almeida. **Arquitetura de espécies arbóreas numa floresta estacional semidecidual do sul do Brasil**. 2011. 54 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 2012.

## ABSTRACT

The architecture of the individuals in a population, represented quantitatively by allometric relationships, express morphological correlated variations in different parts of the plants. The information from these allometric relationships express the plastic development of the plant, which are influenced by habitat type and environmental pressures to which they are exposed. In this context, the use of allometric relationships is a simple and inexpensive and very important to investigate how species of different ecological groups take advantage of the light during their development, so as to enable his fitness. This study was conducted at Mata dos Godoy State Park, a fragment of Semideciduous Forest, located in Londrina, Paraná, Brazil, aiming to analyze the architecture of individuals from 0,5 to 3 m in height of six species belonging to different ecological groups, three understory trees (*Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer, *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg. e *Inga marginata* Kunth) and three canopy / emergent trees (*Holocalyx balansae* Micheli, *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. e *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg.). We raised three hypotheses: (1) Is there a difference in the architecture of individuals belonging to different strata. (2) The individuals of the species of the understory canopy exhibit lower plasticity. (3) Among species of the understory and canopy / emergent architecture there are different correlations of individuals with the available light. To obtain detailed knowledge of the architecture of the individual 13 architectural variables related to light interception and mechanical support were evaluated. In general, the understory species have thick stems, more leaves, crown wider and deeper, longer branches, increased self-shading and lower plasticity of the crown. The individuals of the species of canopy had slender stems and crowns. There was a distinct correlation of the architecture of individuals with the available light. The differences in the architecture of individuals of species belonging to the understory and canopy/emergent can be based on a *trade-off* that occurs between the vertical and lateral growth. In a forest environment, where light is the most limiting resource, the results indicate that although the understory species has shown a lower plasticity of crown, the six species studied may be able to explore better light conditions in the lower strata of the forest. However, because they have greater demand for light, canopy species showed a form of growth, resulting in an architecture that probably allows a more likely exposure to light in the understory. Thus, allometric differences and changes during the growth phase are crucial for survival and may contribute to the reproductive success of these species.

**Keywords:** Allocation of resources. Environmental groups. Light interception. Allometric relationships. Understory, canopy.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	13
31.1 REGIÃO DE ESTUDO .....	18
1.2 ESPÉCIES ESTUDADAS .....	20
1.2.1 <i>Sorocea Bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer.....	20
1.2.2 <i>Actinostemon Concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.....	21
1.2.3 <i>Inga Marginata</i> Kunth.....	22
1.2.4 <i>Holocalyx Balansae</i> Micheli.....	22
1.2.5 <i>Chrysophyllum Gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.....	23
1.2.6 <i>Aspidosperma Polyneuron</i> Müll. Arg.....	24
<b>2 REFERÊNCIAS</b> .....	26
<b>3 CAPÍTULO 1- ARQUITETURA DE ESPÉCIES ARBÓREAS NUMA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL DO SUL DO BRASIL</b> .....	31
Resumo .....	32
Abstract.....	32
Introdução.....	33
Área de estudo .....	35
Espécies estudas .....	35
Métodos .....	35
Análise dos dados .....	30
Resultados.....	37
Discussão.....	46
Referências Bibliográficas.....	50

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O Bioma Mata Atlântica é um complexo e exuberante conjunto de ecossistemas de grande importância por abrigar uma parcela significativa da diversidade biológica do Brasil, reconhecida nacional e internacionalmente. Lamentavelmente, é também um dos biomas mais ameaçados do mundo devido aos constantes decréscimos dos habitats nas suas variadas tipologias (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE 2009). A dinâmica da destruição foi mais acentuada nas últimas três décadas, resultando em alterações severas para os ecossistemas pela alta fragmentação do habitat e perda de sua biodiversidade. O resultado atual é a perda quase total das florestas originais intactas e a contínua devastação dos remanescentes florestais existentes, que coloca a Mata Atlântica em péssima posição de destaque no mundo: como um dos conjuntos de ecossistemas mais ameaçados de extinção (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE 2009). Estima-se que sua área atual esteja reduzida a cerca de 6,98% da área original em remanescentes extremamente fragmentados (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE 2011), sendo que 83,4% desses fragmentos possuem menos de 50 ha (Ribeiro *et al.* 2009).

Este bioma apresenta, no estado do Paraná, três grandes formações florestais: Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Floresta Estacional Semidecidual (IBGE 1992). A Floresta Estacional Semidecidual é caracterizada por uma sazonalidade úmido-seca (Veloso *et al.* 1991). A estação seca dura geralmente de março a outubro, um período que inclui o inverno, quando quase a metade das árvores perdem as folhas. No período de outubro a março, que inclui o verão, a precipitação é intensa, e as árvores estão cheias de folhas (Hernandes *et al.* 2004).

O estado do Paraná foi seriamente afetado pelo desmatamento. No final do século XIX a cobertura vegetal foi reduzida a aproximadamente 83,5% da original, em função da ocupação humana imigrante e, em meados da década de 1960, quase três quartos de floresta nativa já haviam sido retirados pelo homem, restando, atualmente, cerca de 2% do total (Soares & Medri 2002). Uma das principais causas para tal problema é devido à fértil terra roxa, que acabou por desencadear uma intensa atividade agrícola, principalmente a partir de 1920, reduzindo toda a cobertura vegetal existente a pequenos fragmentos florestais (Anjos 1998).

A fragmentação florestal pode ser entendida como a substituição de grandes áreas de floresta nativa por outros ecossistemas, restando apenas fragmentos florestais isolados, acarretando consequências deletérias para grande parte da biota de floresta nativa (Murcia 1995). Este problema é reconhecido como uma das principais ameaças à biodiversidade (Primack & Rodrigues 2001), podendo resultar na extinção de espécies.

Devido ao intenso desmatamento ocorrido nas últimas décadas que levou a poucos e esparsos fragmentos de Floresta Estacional Semidecidual não só no Paraná, mas em outras partes do país, é imperioso que sejam desenvolvidos estudos para melhor conhecer este ecossistema e de posse destes conhecimentos propor medidas concretas e consistentes para preservar e restaurar áreas. Esses fragmentos florestais podem ser estudados tanto com uma abordagem em nível de comunidade (e.g. estudos florísticos, fitossociológicos) e populacional (e.g. estudos sobre a estrutura e dinâmica da população), mas também em nível individual (e.g. arquitetura).

A arquitetura dos indivíduos de uma população, que pode ser representada pelas relações alométricas, é de suma importância, pois expressa variações morfológicas de diferentes partes das plantas de forma correlacionada. As informações advindas destas relações expressam o desenvolvimento plástico do vegetal (Weiner 2004), que são influenciados pelo tipo de habitat e por pressões ambientais aos quais estão expostos (Vieilledent et al. 2010).

Pode-se definir alometria como o estudo da arquitetura dos indivíduos e suas consequências e, é geralmente estudada utilizando análises morfométricas bivariada e multivariada comparando a taxa relativa de crescimento de estruturas biológicas (Niklas 2004). Em termos gerais, alometria pode ser entendida como a relação entre variáveis de tamanho de um organismo, ou seja, é o estudo sobre o tamanho relativo das várias partes de um corpo.

Bem antes de Darwin, os historiadores naturais observaram e registraram mudanças múltiplas de crescimento nas formas de plantas e animais. Em um primeiro princípio descrito por Galileu Galilei em 1630 sobre como as proporções de um organismo devem mudar à medida que cresce, ele corretamente observou que um organismo não pode crescer de uma forma linear para sempre. Em vez de crescer linearmente, a maioria dos organismos crescem a taxas diferentes para diferentes partes do corpo. Por volta de 1920, essas mudanças no crescimento foram matematicamente exploradas por Julian S. Huxley (1924, 1932) que mostrou que as taxas de crescimento relativo de diferentes partes do organismo podem ser plotadas em curvas de dada parte do corpo versus o tamanho total do corpo (Brody 1945; Kleiber 1947 *apud* Niklas 2004 ). Sendo assim, uma relação é dita alométrica quando uma característica física ou fisiológica sofre variação com o tamanho do organismo, apresentando assim grande importância nos estudos de comparação e da história de vida das espécies (Begon *et al.* 2007).

A relação entre o tamanho e a forma em árvores é importante para a compreensão de diferenças adaptativas apresentadas por uma espécie afetando diretamente sua capacidade de captar recursos (King 1990; Bonner 2006). Alguns estudos demonstram que a alometria de plantas é fortemente afetada pela competição (Weiner & Thomas 1992; Weiner &

Fishman 1994). Variações na arquitetura dos organismos refletem respostas relacionadas às condições ambientais, constituindo uma resposta ao estresse particular experimentado pelos indivíduos de uma determinada espécie (Sposito & Santos 2001). Muitos caracteres morfológicos de um indivíduo variam dependendo do microambiente e do grau de restrição ecológica onde se iniciou seu crescimento (Nishimura & Suzuki 2001; Wright & Westoby 2001; Pavanelli *et al.* 2011). Essas relações também variam de acordo com a espécie em questão (Kidson & Westoby 2000; Sposito & Santos 2001; Sterck & Bongers 2001; Alves & Santos 2002) e com a fase de desenvolvimento em que a planta se encontra, pois os indivíduos sofrem transformações mecânicas ao longo do seu crescimento (Sterck & Bongers 2001, Alves & Santos 2002; Portela & Santos 2003). Dessa maneira, os estudos alométricos tornam-se necessários para a compreensão de aspectos ecológicos e evolutivos em plantas (Bond *et al.* 1999).

As relações alométricas têm sido objetos de muitos estudos, pois as mesmas têm consequências importantes na interação planta-ambiente. A relação mais utilizada em alometria de plantas é aquela entre o diâmetro do tronco e a altura total da árvore. Esta tem sido de interesse e muito citada desde 1973 quando McMahon que estudou as proporções das árvores em relação aos limites impostos pelas necessidades de apoio mecânico (McMahon 1973). A relação entre o diâmetro e a altura em árvores é moldada pela combinação das forças que o caule deve suportar para manter-se de pé sustentando a copa. Estudos para demonstrar a influência destas forças produziram modelos para prever a altura baseada no diâmetro do caule. Estes modelos de estabilidade mecânica propostos foram derivados de estudos da engenharia, principalmente de estudos com vigas de sustentação, porém foram adaptados para descrever essa relação mecânica das árvores (Niklas 1995).

No modelo de estresse permanente, também conhecido como modelo de similaridade de estresse constante ( $d \propto h^2$ , Dean & Long, 1986), as plantas investem mais recursos na produção de caules e ramos por estarem submetidas à ação de fatores estressantes, como vento ou declividade do terreno. A altura ou comprimento do tronco será proporcional ao quadrado do diâmetro para que a árvore se mantenha de pé sob esses níveis de estresse (Niklas 1994). Deste modo, o valor da inclinação ( $b$ ) de uma reta descrevendo este modelo seria dois. No modelo elástico ou modelo de similaridade elástica ( $d \propto h^{1,5}$ , McMahon 1973), as árvores estão submetidas a uma condição intermediária de estresse (Alves & Santos 2002). Assume que os troncos são colunas auto-suportantes que diminuem de diâmetro com a altura. As árvores são grossas apenas o suficiente para prevenir o tombamento, então o diâmetro basal (cm) do caule deve ser proporcional a 3/2 de sua altura (m), ou, alternativamente, a altura deve ser proporcional a 2/3 do diâmetro do caule. A inclinação ( $b$ ) da reta neste caso seria de 1,5.

O modelo geométrico, conhecido também como modelo de similaridade geométrica ( $d \propto h^1$ , ver Rich *et al.* 1986), pois as árvores não estão sob estresse constante do vento. O modelo prevê altura aumentando em proporção direta ao diâmetro, neste caso diz-se que a árvore tem crescimento isométrico e a inclinação ( $b$ ) da linha de regressão correspondente é igual a um (Niklas 1994).

Estes modelos vêm sendo utilizados para se comparar grandes grupos taxonômicos (Abe & Yamada 2008, King *et al.* 2009), plantas com diferentes alturas, plantas pioneiras com plantas de estádios sucessionais mais avançados (Poorter *et al.* 2006; Kooyman & Westoby 2009) e diferentes espécies de árvores em uma área (Osunkoya *et al.* 2007; Martínez-Sánchez *et al.* 2008).

No entanto, outras relações alométricas, além daquela entre o diâmetro do tronco e a altura do indivíduo, podem ser utilizadas para analisar a complexa arquitetura das espécies arbóreas. Diferenças no tamanho e forma da copa de árvores são frequentemente apontados como as principais características que determinam as estratégias de interceptação de luz (Vieilledent *et al.* 2010).

Portanto, não somente a análise do diâmetro e da altura é de grande relevância, mas também relações alométricas que se utilizem de características da copa são úteis medidas comparativas das diferentes formas de crescimento de árvores jovens e adultas levando ao entendimento da estrutura e dinâmica das florestas e das interações competitivas entre as espécies arbóreas (Archibald & Bond 2003).

Na caracterização de espécies florestais, tem-se mostrado importante o estudo dessas relações, pois a dimensão das plantas e o padrão de alocação de recursos para o crescimento são importantes eixos de diferenciação do nicho, promovendo coexistência (O'Brien *et al.* 1995; Weiner 2004). Em comunidades arbóreas, as diferentes formas de alocação de recursos para o crescimento são evidenciadas quando comparamos espécies de sub-bosque, de dossel e emergentes e as diferenças na forma das plantas destes diferentes estratos são principalmente devido a um fator morfogenético que é a luminosidade (Harper 1990).

A interceptação de luz é um dos principais fatores que controlam a assimilação de carbono total e crescimento das árvores (Hilbert & Messier 1996), e isto é influenciado por características do dossel da floresta e por traços arquitetônicos das árvores como o formato da copa, espaçamento entre ramo e morfologia da folha (Horn 1971; Givnish 1988; King 1990). Segundo Ribeiro *et al.* (2001) a baixa luminosidade limita mais os processos de crescimento no interior de uma formação arbórea do que a fertilidade do solo, influenciando assim o crescimento e recrutamento das espécies. A plasticidade fenotípica existente em nível fotossintético e de

partição de fotoassimilados possibilita padrões de ramificação e alocação de biomassa, que permitem indivíduos de uma determinada espécie de árvore ocupar microambientes diferentes dentro da floresta (King 1994). Segundo Weiner & Fishman (1994) as plantas competem por luz de maneira assimétrica aumentando assim sua variabilidade de tamanho.

A forma de crescimento das árvores é de grande importância ecológica, pois ela afeta não somente a interceptação luminosa, mas também o ganho em altura, a defesa e a reprodução (Weiner *et al.* 2009a; 2009b). Portanto, a forma de crescimento pode ser determinante para a história de vida da espécie (Bonner 2006). A arquitetura de uma árvore adulta não é apenas reflexo das condições atuais em que ela está crescendo, mas é o resultado de todos os fatores genéticos e ambientais que têm operado durante todo o seu desenvolvimento de plântula até a maturidade. Em linhas gerais, a arquitetura arbórea é o resultado de uma seleção que ocorre no estágio de plântula entre o crescimento vertical e o crescimento lateral. Em um ambiente florestal, onde a luz é o recurso mais limitante, existe uma seleção para o crescimento rápido em altura para que haja um maior acesso à luminosidade. No entanto, há também uma seleção para o crescimento da área foliar maximizando dessa forma, a assimilação de luz. Dentro desses limites, há uma variedade de arquiteturas de árvores florestais possíveis (Ackerly & Donoghue 1998; Poorter *et al.* 2006).

Padrões arquitetônicos também estão relacionados com o grau de tolerância à sombra, característico da espécie. Tolerância à sombra é um conceito ecológico que se refere à capacidade de uma determinada planta tolerar baixos níveis de luz (Valladares & Niinemets 2010) e tem sido extensivamente estudada em florestas, porque a competição por luz e diferenças interespecíficas na tolerância à sombra frequentemente são determinantes da estrutura e dinâmica das florestas (Gravel *et al.* 2010). Espécies de árvores com baixa tolerância ou intolerantes à sombra, em geral, crescem rapidamente e só sobrevivem com altos níveis de luz. Em comparação, as espécies com alta tolerância à sombra crescem mais lentamente e persistem por longos períodos de tempo em níveis de baixa luminosidade. Espécies com crescimento elevado devem, portanto, possuir características arquitetônicas que são selecionadas sob altos níveis de luz, enquanto as espécies com menores taxas de crescimento apresentam características selecionadas em ambientes de pouca luminosidade (Sterck *et al.* 2001).

A luminosidade é, portanto, de suma importância para as espécies vegetais e o sucesso de uma árvore em termos de interceptação de luz é, em grande medida, determinada pela sua arquitetura (Poorter *et al.* 2003; Valladares 2003). Diante do exposto, o presente estudo foi desenvolvido com o objetivo geral de analisar a arquitetura de seis espécies, sendo três de sub-bosque e três de dossel/emergente.

A hipótese levantada é que a forma de indivíduos de espécies pertencentes a diferentes estratos florestais é diferente. Espera-se que, os indivíduos de espécies do sub-bosque que completarão seu ciclo de vida neste ambiente, apresentarão menor incremento em altura, maior expansão da copa com maior número de folhas e caules mais espessos que espécies de dossel/emergente.

Neste contexto, a arquitetura dos indivíduos de uma população que pode ser expressa quantitativamente por relações alométricas, constitui uma ferramenta simples e de baixo custo e importante para investigar como espécies de diferentes estratos florestais aproveitam a luminosidade no perfil da floresta durante seu desenvolvimento, de forma a possibilitar seu sucesso reprodutivo.

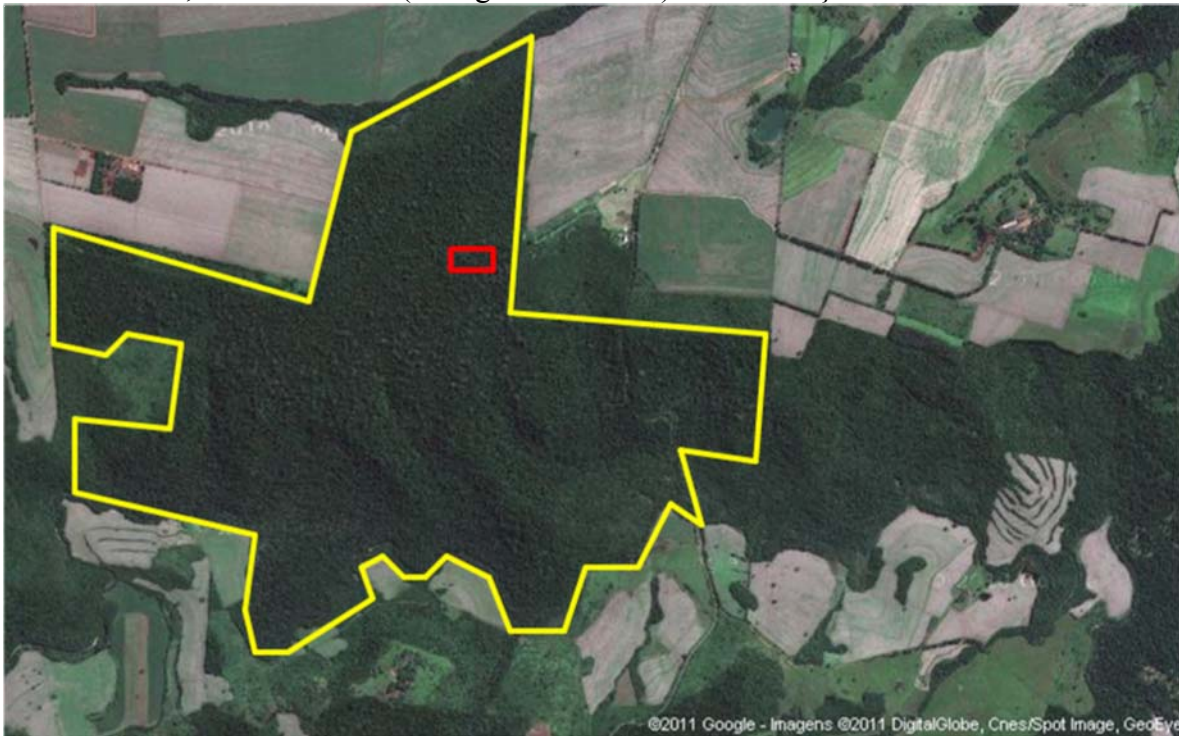
Os resultados estão apresentados sob a forma de um artigo que segue as normas da Revista Acta Botanica Brasilica.

## 1.1 REGIÃO DE ESTUDO

O estudo foi desenvolvido no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), onde foi definida uma área amostral de 5000 m<sup>2</sup>. Tomou-se cuidado para escolher uma área longe do efeito de borda e sem a presença ostensiva de lianas e bambus (Fig. 1).

O PEMG é um dos últimos e mais importantes remanescentes florestais do Norte do Paraná, está localizado próximo ao Trópico de Capricórnio, no município de Londrina (23° 27' S e 51° 15' W, centro de visitantes) e foi criado em 5 de Junho de 1989 pelo Decreto Estadual nº 5.150. A área total do PEMG corresponde a 680 ha que está parcialmente conectada a outros fragmentos, perfazendo uma área florestal de aproximadamente 2.800 ha (Vicente 2006).

**Figura 1** - Localização do Parque Estadual Mata dos Godoy (tracejado amarelo), em Londrina, PR, com indicativo (retângulo vermelho) da localização da área amostra 1



Fonte: Google 2011

O clima da região caracteriza-se como Cfa (clima tropical úmido), segundo classificação de Köppen (1948), com precipitação média entre 1200 a 1600 mm distribuída irregularmente durante o ano (IAPAR 2000). As unidades de solo predominantes são Latossolo Vermelho eutrófico e Nitossolo Vermelho eutrófico e associações com Neossolos Litólicos, um solo de alta fertilidade (Embrapa 1999; Vicente 2006). Possui relevo que se apresenta como uma suave planície na porção norte, contando com algumas colinas paralelas com declive moderado na parte sul (Silveira 1993). As principais fontes de água da área são o ribeirão dos Apertados, ao sul, e o córrego da Ponte funda, ao norte, ambos afluentes do rio Tibagi (Vicente 2006).

A vegetação do PEMG é classificada como Floresta Estacional Semidecidual Submontana. A floresta do topo da encosta (platô) é caracterizada pela associação entre *Euterpe edulis* Mart. (palmiteiro) e *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (peroba-rosa), a floresta da região intermediária, pela associação entre *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan (gurucaia) e *Nectandra magapotamica* (Spreng.) Mez. (canela-preta); e a floresta ciliar, pela associação entre *N. megapotamica* (Spreng.) Mez. e *Campomanesia xantocarpa* O.Berg (gabiropa). No PEMG, Leguminosae, Euphorbiaceae, Salicaceae, Meliaceae e Myrtaceae são famílias que apresentam alta riqueza específica, representando 35% de todas as espécies nele registradas. Estas mesmas

famílias, incluindo Lauraceae e excluindo Salicaceae, correspondem a 26-27% do total de árvores encontradas nas três áreas estudadas (platô, encosta e mata ciliar). Os gêneros *Lonchocarpus*, *Inga*, *Ocotea*, *Trichilia*, *Eugenia* e *Campomanesia* são os que apresentam maior número de espécies (24%) no PEMG. *N. megapotamica* (Spreng.) Mez é uma das cinco espécies mais importantes nas três áreas estudadas. Já *Trichilia claussoni* C. DC. (catiguá) e *E. edulis* Mart. são as espécies mais comuns no platô e *P. rigida* (Benth.) Brenan é a espécie mais comum na encosta e mata ciliar (Torezan 2006).

Em suma, a vegetação do PEMG é rica e diversificada, sendo fundamental a conservação da paisagem e das espécies.

## 1.2 ESPÉCIES ESTUDADAS

As espécies que foram escolhidas para o presente estudo são as que apresentaram maiores índices de valor de importância (IVI) em um inventário florestal realizado previamente (Soares-Silva & Barroso 1992). Tais espécies são representantes do sub-bosque (*Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer, *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. e *Inga marginata* Kunth) e três de dossel/emergente (*Holocalyx balansae* Micheli, *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. e *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg.).

### 1.2.1 *Sorocea Bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer

*Sorocea bonplandii* pertencente à família Moraceae (Fig. 2), popularmente conhecida como falsa espinheira santa, é uma espécie arbórea de sub-bosque, tolerante à sombra. Floresce entre os meses de julho e setembro. Os frutos amadurecem entre outubro e novembro (Perina 2011). É uma planta perenifólia, esciofita e seletiva higrófila. É indiferente quanto às condições de solo, podendo ser encontrada no interior de capoeirões em estágio sucessional adiantado, bem como em Florestas de altitude (Lorenzi 2002).

**Figura 2** - Exemplar de *Sorocea bonplandii* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.



**Foto:** Natália de Almeida Batista.

#### 1.2.2 *Actinostemon Concolor* (Spreng.) Müll.Arg.

*Actinostemon concolor*, pertencente à família Euphorbiaceae (Fig. 3), popularmente conhecida como laranjeira do mato é uma espécie arbórea de sub-bosque, tolerante à sombra. Floresce de agosto a setembro (Perina 2011). É uma planta esciófita e seletiva higrófila que ocorre preferencialmente no interior das florestas primárias situadas em solos úmidos, início das encostas e em solos rochosos do alto das encostas (Reitz 1988).

**Figura 3** - Exemplar de *Actinostemon concolor* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.



**Foto:** Natália de Almeida Batista.

### 1.2.3 *Inga Marginata* Kunth

*Inga marginata* pertencente à família Fabaceae (Fig. 4), popularmente conhecida como ingá feijão, é uma espécie arbórea de sub-bosque, tolerante à sombra. Floresce durante os meses de junho até outubro e os frutos amadurecem entre dezembro e janeiro (Perina 2011). É uma planta semidecídua, heliófita, seletiva higrófito, característica da Mata Ombrófila Densa Atlântica e Amazônica, ocorrendo também na Floresta Estacional Semidecidual da Bacia do Paraná, onde ocorre preferencialmente na vegetação secundária, situada em solos úmidos. É muito esparsa no interior de mata primária sombria (Lorenzi 2002).

**Figura 4** - Exemplar de *Inga marginata* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.



**Foto:** Natália de Almeida Batista.

### 1.2.4 *Holocalyx Balansae* Micheli

*Holocalyx balansae* pertencente à família Fabaceae (Fig. 5) é popularmente conhecida como alecrim-de-campinas, alecrim, pau-alecrim, entre outros. É uma espécie de dossel que possui altura que varia entre 15 e 25 metros, com tronco curto que varia de 50 a 80 cm de diâmetro, com muitas reentrâncias. Ocorre desde São Paulo até o Rio Grande do Sul, abrangendo a Floresta Ombrófila Densa e a Estacional Semidecidual da Bacia do Paraná. Planta semidecídua e ciófila, preferindo solos rochosos e úmidos de boa fertilidade, mas não encharcados. Apesar de ser uma espécie tolerante à sombra, pode tolerar também insolação

direta. Produz moderada quantidade de sementes anualmente. Os frutos são drupas globosas, muito apreciados por morcegos. Floresce mais que uma vez por ano, sendo o evento mais intenso nos meses de agosto a outubro e frutifica principalmente no período de setembro a março (Lorenzi 2002; Perina 2011).

**Figura 5** - Exemplar de *Holocalyx balansae* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.



**Foto:** Natália de Almeida Batista.

#### 1.2.5 *Chrysophyllum Gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.

A espécie pertence à família Sapotaceae (Fig. 6) é popularmente conhecida como aguái, aguái-da-serra, peroba-branca, guatambu, guatambu de sapo, guatambu de leite, caxeta, caxeta-amarela, entre outros. Possui altura que varia entre 10 a 20 metros e de 50 a 80 cm de diâmetro de tronco. Planta lactescente, semidecídua, esciófita, seletiva higrófito, sendo característica em matas pouco antropizadas da Floresta Estacional Semidecidual da Bacia do Paraná. Distribui-se irregularmente em fundos de vale e início de encostas, ou em locais planos onde o solo contém maior teor de umidade. Ocorre desde o Rio de Janeiro e Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, estendendo-se até o Uruguai, Argentina e Paraguai (Lorenzi 2002). É comum

em vários fragmentos da Floresta Estacional Semidecidual na região norte do estado do Paraná (Bianchini *et al.* 2006).

**Figura 6** - Exemplar de *Chrysophyllum gonocarpum* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.



**Foto:** Natália de Almeida Batista.

#### 1.2.6 *Aspidosperma Polyneuron* Müll. Arg.

*Aspidosperma polyneuron*, pertence à família Apocynaceae (Fig. 7), popularmente conhecida como peroba-rosa, é uma espécie arbórea de dossel, tolerante à sombra. Floresce entre os meses de outubro e dezembro e os frutos maturam entre os meses de agosto e setembro (Perina 2011). É uma planta perenifólia, esciófita, característica da Floresta Estacional Semidecidual da bacia do Paraná, e da Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Ocorre preferencialmente em solos profundos e férteis, situados nos espigões e nas encostas, exclusivamente no interior de florestas primárias. Produz grande quantidade de sementes a cada 2-4 anos (Lorenzi 2002). Nas florestas situadas em terra roxa estruturada, no norte do Paraná, *A. polyneuron*, desempenhava papel relevante dominando de forma evidente, constituindo, não raro, de 60 a 80% da cobertura emergente (Leite *et al.* 1986). Trata-se de uma espécie rara e

ameaçada no estado do Paraná (Carvalho 2003), em razão da exploração desordenada para extração de madeira, a qual é de excelente qualidade, muito usada na indústria de móveis, em construção civil e carpintarias (Hatschbach & Ziller 1995).

**Figura 7 -** Exemplar de *Aspidosperma polyneuron* no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR.



**Foto** Natália de Almeida Batista.

### 3 REFERÊNCIAS

- Ackerly, D.D. & Donoghue, M.A. 1998. Leaf size, sapling allometry and Corners rules: A phylogenetic study of correlated evolution of maples (*Acer*). **American Naturalist**, de 1998.
- Abe, N. & Yamada, T. 2008. Variation in allometry and tree architecture among *Symplocos* species in a Japanese warm-temperate forest. **Journal Plant Research** **121**: 155–166.
- Alves, L.F. & Santos, F.A.M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. **Journal Tropical Ecology** **18**: 245-260.
- Anjos, L. 1998. Conseqüências biológicas da fragmentação no norte do Paraná. **Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais** **12**: 87-94.
- Archibald, S. & Bond, W.J. 2003. Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia* karroo in forest, savanna, and arid environments. **Oikos** **102**: 3–14.
- Begon, M.; Townsend, C. & Harper, J.L. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Porto Alegre: Artmed, 2007.
- Bianchini, E.; Pimenta, J.A. & Santos, F.A.M. 2006. Fenologia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl. (Sapotaceae) em floresta semidecídua do Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **29**: 595-602.
- Bond, W.J.; Honig, M. & Maze, K.E. 1999. Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. **Oecologia** **120**: 132 – 136.
- Bonner, J.T. **Why Size Matters**: From Bacteria to Blue Whale. Princeton: Princeton University Press, 2006.
- Carvalho, P.E.R. 2003. **Espécies arbóreas brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. EMBRAPA/CNPQ/SPI, Brasília.
- Dean, T. J. & Long, J. N. 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. **Annals Botany** **58**: 833-840.
- EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. Rio de Janeiro: EMBRAPA Solos, 1999.
- Fundação SOS Mata Atlântica/ INPE. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica Período 2005-2008**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica/ Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 2009.
- Fundação SOS Mata Atlântica/ INPE. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica Período 2008-2010**. São Paulo: Fundação SOS Mata Atlântica/ Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 2011.
- Givnish, T.J. 1988 Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** **15**: 63-92.
- Gravel, D.; Canham, C.D.; Beaudet, M. & Messier, C. 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. **Oikos** **119**: 475–484.

- Harper, J.L. **Population biology of plants**. San Diego: Academic Press, 1990.
- Hatschbach, G.G. & Ziller, S.R. **Lista vermelha de plantas ameaçadas de extinção no Estado de Paraná**. Curitiba: SEMA/GTZ, 1995.
- Hernandes, J.L.; Pedro Júnior, M.J. & Bardin, L. 2004. Variação estacional na radiação solar em ambiente externo e no interior de floresta semidecídua. **Revista Árvore** **22**: 167-172.
- Hilbert, D.W. & Messier, C. 1996. Physical stimulation of trees to study the effects of forest light environment, branch type and branch spacing on light interception and transmission. **Functional Ecology** **10**: 777-783.
- Horn, H. **The adaptive geometry of trees**. Princeton: Princeton University Press, 1971.
- Huxley, J.S. 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. **Nature** **114**:895
- Huxley, J.S. **Problems of relative growth**. London: Methuen & Co.,Ltd., 1932.
- IAPAR - Instituto Agrônômico do Paraná. **Cartas climáticas do estado do Paraná**. Londrina: Fundação Instituto Agrônômico do Paraná, 2000.
- IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manual técnico da vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro: IBGE, 1992.
- Kidson, R. & Westoby, M. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. **Oecologia** **125**: 11-17.
- King, D.A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. **Functional Ecology** **4**: 27-32.
- King, D.A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. **American Journal of Botany** **81**: 948-957.
- King, D.A.; Davies, S.J.; Tan, S. & Noor, N.S.M. 2009. Trees approach gravitational limits to height in tall lowland forests of Malaysia. **Functional Ecology** **23**: 284-291.
- Köppen, W. 1948. **Climatologia**: con um estúdio de los climas de la tierra. Fondo de cultura econômica, México.
- Kooyman, R.M. & Westoby, M. 2009. Costs of height gain in rainforest saplings: main-stem scaling, functional traits and strategy variation across 75 species. **Annals of Botany** **104**: 987-993.
- Leite, P.F., Klein, R.M., Pastore, U. & Coura Neto, A.B. **A vegetação da área de influência do reservatório da Usina Hidrelétrica de Ilha Grande (PR/MS)**: levantamento na escala 1:250.000. IBGE, Brasília, 1986.
- Lorenzi, H. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. São Paulo: Nova Odessa, 2002.

- Martínez-Sánchez, J.L.; Meave, J.A. & Bongers, F. 2008. Light-related variation in sapling architecture of three shade-tolerant tree species of the Mexican rain Forest. **Revista Chilena de História Nacional** **81**: 361-371.
- McMahon, T.A. 1973. Size and shape in biology. **Science** **179**: 1201-1204.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology & Evolution** **10**: 58-62
- Niklas, K.J. **Plant allometry**. Chicago: University of Chicago Press, 1994.
- Niklas, K.J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk taper. **Annals of Botany** **75**: 217-227.
- Niklas, K.J. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? **Biological Reviews** **79**: 871-889.
- Nishimura, T.B. & Suzuki, E. 2001. Allometric differentiation among tropical tree seedlings in heath and peat swamp forests. **Journal of Tropical Ecology** **17**: 667-681.
- O' Brien, S.T.; Hubbell, S.P.; Spiro, P.; Condit, R. & Foster, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. **Ecology** **76**: 1926-1939.
- Osunkoya, O.O.; Omar-Ali, K.; Amit, N.; Dayan, J.; Daud, D.S. & Sheng, T.K. 2007. Comparative height crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. **American Journal of Botany** **94**: 1951-1962.
- Pavanelli, A.P.; Costa, J.A. ; Biachini, E. & Pimenta, J.A. 2011. Estrutura de tamanho, relações alométricas e distribuição espacial de *Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae) em áreas topograficamente distintas de fragmentos de floresta estacional semidecidual do sul do Brasil. Pesquisas. **Botânica** **62**: 345-363.
- Perina, B.B. **Fenologia de espécies arbóreas de uma Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil**. 2011. 70f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2011.
- Poorter, L.; Bongers, L. & Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology** **87**: 1289-1201.
- Poorter, L.; Bongers, F.; Sterck, F.J. & Woll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology** **84**: 602-608.
- Portela, R.C.Q. & Santos F.A.M. 2003. Alometria de plântulas e jovens de espécies arbóreas: Copa x Altura. **Biota Neotropica** **3**: BN00503022003.
- Primack, R. & Rodrigues, E. **Biologia da Conservação**. Londrina: Ed. Planta, 2001.
- Reitz, R. Euforbiáceas. In: Reitz, R. (ed.) **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1988.
- Ribeiro, J.F.; Fonseca, C.E.L. & Souza-Silva, J.C. **Cerrado: Caracterização e recuperação de matas de galerias**. Planaltina: EMBRAPA, 2001.

- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation** **142**: 1141-1153.
- Rich, P.M.; Helenurm, K.; Kearns, D.; Morse, S. R.; Palmer, M. W. & Short, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. **Bulletin of the Torrey Botanic Club** **113**: 241-246.
- Soares-Silva, L.H. & Barroso, G. M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, Brasil. **In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo**, 8, Campinas. Anais do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, Campinas, p. 101–112.
- Silveira, M. **Estrutura vegetacional em uma topossequência no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR**. 1993. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Soares, F.S. & Medri, M. Alguns aspectos da colonização da bacia do rio Tibagi. In: Medri, M.; Bianchini, E.; Shibata, O.; Pimenta, J. A. (Ed.). **A Bacia do Rio Tibagi**, Londrina: UEL, 2002.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eighth *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. **American Journal of Botany** **88**: 939-949.
- Sterck, F.J. & Bongers, F. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. **Journal Ecology** **89**: 1-13.
- Sterck, F.J.; Bongers, F. & Newbery, D.M. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. **Plant Ecology** **153**: 279–292.
- Torezan, J.M.D. **Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy**. Londrina: ITEDES, 2006.
- Valladares, F. & Niinemets, U. 2010. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **39**: 237-259.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Vieilledent, G.; Courbaud, B.; Kunstler, G.; Dhôte, J.F. & Clark, J.S. 2010. Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. **Oecologia** **163**: 759–773.
- Vicente, R.F. O Parque Estadual Mata dos Godoy. In: **Torezan, J.M.D. (Eds), Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy**. Londrina: ITEDES, 2006.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** **6**: 207–215.
- Weiner, J. & Fishman, L. 1994. Competition and allometry in *Kochia scoparia*. **Annals of Botany** **73**: 263-271.

- Weiner, J. & Thomas, S.C. 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology** **73**: 648-656.
- Weiner, J.; Campbell, L.G.; Pino, J. & Echarte, L. 2009a. The allometry of reproduction within plant populations. **Journal of Ecology** **97**: 1220–1233.
- Weiner, J.; Rosenmeier, L.; Massoni, E.S.; Vera, J.N.; Plaza, E.H. & Sebastia, M.T. 2009b. Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic? **Botany** **87**: 475–481.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. **Oecologia** **127**: 21-29.

## **Capítulo 1**

### **ARTIGO:**

Arquitetura de espécies arbóreas numa Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil

## Arquitetura de espécies arbóreas numa Floresta Estacional Semidecidual do Sul do Brasil

*Architecture of tree species in a Semideciduous Forest in Southern Brazil*

Natália de Almeida Batista<sup>11\*</sup> e José Antonio Pimenta<sup>2</sup>

### RESUMO

Foram levantadas três hipóteses relativas à arquitetura de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de seis espécies pertencentes ao sub-bosque e dossel/emergente: (1) Existe diferença na arquitetura de indivíduos pertencentes aos diferentes estratos. (2) Os indivíduos das espécies de sub-bosque apresentam menor plasticidade de copa. (3) Entre espécies do sub-bosque e dossel/emergente existem diferentes correlações da arquitetura dos indivíduos com a disponibilidade de luz. Para se obter o conhecimento detalhado da arquitetura dos indivíduos 13 descritores arquiteturais relacionados com a interceptação de luz e suporte mecânico foram avaliadas. De maneira geral, as espécies de sub-bosque apresentam maior incremento em espessura do caule, maior número de folhas, copas mais largas e profundas e ramos mais longos, maior auto-sombreamento e menor plasticidade da copa. Já os indivíduos das espécies de dossel, apresentaram caules e copas mais esbeltos. Houve distintas correlações da arquitetura dos indivíduos com a disponibilidade de luz. Essas diferenças podem ser baseadas em um *trade-off* que ocorre entre o crescimento vertical e lateral. Os resultados indicam que, independente do grupo, as espécies estudadas podem ser capazes de explorar melhores condições de luz no estrato inferior da floresta. Entretanto por apresentarem exigência por maior luminosidade, as espécies de dossel apresentaram uma forma de crescimento, redundando em uma arquitetura que, provavelmente, possibilita exposição a uma maior luminosidade no sub-bosque.

**Palavras-chave:** Alocação de recursos. Grupos ecológicos. Interceptação de Luz. Relações alométricas. Sub-Bosque. Dossel.

### ABSTRACT

Three hypotheses were raised concerning the architecture of individuals from 0,5 to 3 m in height of six species belonging to understory and canopy/emergent: (1) Is there a difference in the architecture of individuals belonging to different strata. (2) The individuals of the species of the understory canopy exhibit lower plasticity. (3) Among species of the understory and canopy/emergent architecture there are different correlations of individuals with the available light. To obtain detailed knowledge of the architecture of the individual 13 architectural variables related to light interception and mechanical support were evaluated. In general, the understory species of a higher increase in thickness of the stem, more leaves, crown wider and deeper, longer branches, increased self-shading and lower plasticity of the crown. The individuals of the species of canopy had slender stems and crowns. There was a distinct correlation of the architecture of individuals with the available light. These differences may be based on a trade-off that occurs between the vertical and lateral growth. The results indicate that, regardless of group, the species studied may be able to explore better light conditions in the lower strata of the forest. However, because they have greater demand for light, canopy species showed a form of growth, resulting in an architecture that probably allows a more likely exposure to light in the understory.

**Keywords:** Allocation of Resources, Environmental groups. Light Interception. Allometric relationships. Understory. Canopy.

<sup>1</sup> Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina (naty.dealmeida@gmail.com) \* - Autor para correspondência

<sup>2</sup> Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Londrina, Caixa Postal 6001, Londrina, PR. CEP – 86051970

## Introdução

A arquitetura de uma árvore, que pode ser representada através de relações alométricas, se caracteriza pela sua forma geral e pela posição espacial de seus componentes expressando as características morfológicas das plantas tais como altura, diâmetro do tronco e características da copa (Poorter *et al.* 2003; Bohlman & O'Brien 2006).

A altura reflete a capacidade competitiva relacionada à interceptação de luz no gradiente vertical (Aiba & Kohyama 1996; Moles *et al.* 2009). Esta, para um dado diâmetro, pode variar significativamente entre as espécies (King 1996) e entre uma mesma espécie em diferentes regiões (Feldpausch *et al.* 2010); enquanto que as diferenças interespecíficas na arquitetura da copa como tamanho, formato, posição e área foliar têm importantes implicações na interceptação de luz (Kohyama 1991). Já o diâmetro do tronco está relacionado com o suporte estrutural, resistência mecânica e sustentação da copa (Sterck & Bongers 1998).

Os descritores arquiteturais relatados fazem parte do desenvolvimento plástico da planta (Weiner 2004), ou seja, são influenciados pelas características do habitat e das pressões ambientais aos quais estão expostos, (Parish *et al.* 2008; Vieilledent *et al.* 2010; Valladares *et al.* 2011) principalmente a luminosidade.

A luz é o fator primário responsável pela evolução e manutenção da forma de vida arbórea (King 1990), pois os indivíduos captam a luz para realizar fotossíntese e, com isto, acumulam biomassa que pode ser usada no crescimento, na sustentação, na reprodução, etc. As florestas tropicais são caracterizadas estruturalmente por apresentar dossel alto e complexo. Do dossel ao sub-bosque há uma mudança de microclima, tais como diminuição da velocidade do vento e da luminosidade, aumento da umidade relativa do ar e diminuição da concentração de CO<sub>2</sub> (Poorter *et al.* 2006). Os níveis de irradiação variam de 100% acima do dossel até apenas 1-2% próximo ao solo, tornando-se um recurso limitante para o desenvolvimento dos indivíduos abaixo do dossel (Poorter *et al.* 2005; Osunkoya *et al.* 2007). Segundo Poorter *et al.* (2003) a interceptação de luz é de suma importância para os indivíduos arbóreos e a permanência destes no ambiente depende em grande parte de sua arquitetura.

Sendo a luz um recurso limitante, pode existir uma seleção para o crescimento rápido em altura para poder ter maior acesso a luz ou uma seleção para maximizar a área foliar e a assimilação de luz. Dentro desses limites há uma variedade de arquiteturas de árvores florestais possíveis (Ackerly & Donoghue 1998; Poorter *et al.* 2006).

Isto é evidenciado quando comparamos espécies de sub-bosque, de dossel e emergentes. Geralmente, no sub-bosque as árvores são mais baixas em relação às árvores de

estrato superior (Poorter *et al.* 2006) apresentando copas mais largas e menos profundas e são suportadas por troncos espessos (Kohyama *et al.* 2003; Poorter *et al.* 2003; King *et al.* 2006; Osunkoya *et al.*, 2007). Ao contrário, as árvores do dossel/emergentes são mais altas e tendem a terem, relativamente, caules mais delgados e copas estreitas (Poorter *et al.* 2005; Poorter *et al.* 2006; Parish *et al.* 2008). Esse padrão arquitetônico permite uma extensão vertical rápida (Poorter *et al.* 2003) o que aumenta a eficiência da espécie arbórea para alcançar o dossel (Iida *et al.*, 2011).

Vários estudos têm mostrado altos níveis de plasticidade da copa em indivíduos de espécies arbórea se desenvolvendo no sub-bosque (King 1990, 1994, 1996; Aiba & Koyama 1997; Sterck *et al.* 1999; Poorter 1999; Sterck *et al.* 2001; Alves & Santos 2002; Poorter *et al.* 2003; Barker *et al.* 2006; Parish *et al.* 2008; Martínez-Sánchez *et al.* 2008; Vincent & Harja, 2008). Além disso, comparando-se espécies, esses estudos observaram diferentes relações entre a arquitetura da copa e a luz.

Kohyama & Hotta (1990) afirmaram que são necessárias comparações de relações alométricas entre espécies de diferentes ambientes para se entender os mecanismos básicos definindo a forma das espécies arbóreas e as implicações desta forma com o nicho ocupado por elas. Embora vários estudos tenham analisado a arquitetura de espécies pertencentes a distintos grupos ecológicos (Kohyama *et al.* 2003; Poorter *et al.* 2003, 2005, 2006; King *et al.* 2006; Osunkoya *et al.*, 2007; Parish *et al.* 2008), ainda não é totalmente compreendido como indivíduos jovens de espécies de diferentes estratos convivem no sub-bosque. As espécies de dossel e emergentes para alcançar o sucesso reprodutivo, terão que atingir o dossel e até ultrapassá-lo, possivelmente com menor produção de fotoassimilados durante a ontogenia, enquanto que as de sub-bosque permanecerão abaixo do dossel. Certamente estudos com esta abordagem possibilitarão informações importantes que impliquem em outras relações ecológicas além das já descritas.

Dessa maneira, o presente estudo objetivou comparar a arquitetura de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de seis espécies pertencentes a diferentes grupos ecológicos, sendo três de sub-bosque (*Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer, *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll.Arg. e *Inga marginata* Kunth) e três de dossel/emergente (*Holocalyx balansae* Micheli, *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. e *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg.). Foram levantadas as seguintes hipóteses: (1) Existe diferença na arquitetura de indivíduos pertencentes aos diferentes estratos. (2) Os indivíduos das espécies de sub-bosque apresentam menor plasticidade de copa. (3) Entre espécies do sub-

bosque e dossel/emergente existem diferentes correlações da arquitetura dos indivíduos com a disponibilidade de luz.

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), uma área de 680 ha de Floresta Estacional Semidecidual em Londrina (23° 27' S e 51° 15' W, centro de visitantes), Paraná (Torezan 2006), onde foi definida uma área amostral de 5000 m<sup>2</sup>. Tomou-se cuidado para escolher uma área longe do efeito de borda e sem a presença ostensiva de lianas e bambus. O índice de cobertura na área amostral estudada é superior a 90%. Sendo o dossel mais aberto no inverno, tornando-se mais fechado com aumento da precipitação na primavera e verão (Bianchini *et al.* 2001).

O clima da região caracteriza-se como Cfa (clima tropical úmido), segundo classificação de Köppen (1948), com precipitação média entre 1200 a 1600 mm distribuídos irregularmente durante o ano (IAPAR 2000). As unidades de solo predominantes são Latossolo Vermelho eutrófico e Nitossolo Vermelho eutrófico e associações com Neossolos Litólicos, um solo de alta fertilidade (EMBRAPA 1999; Vicente 2006).

### **Espécies estudadas**

As espécies que foram escolhidas para o presente estudo são as que apresentaram maiores índices de valor de importância (IVI) em um inventário florestal realizado previamente (Soares-Silva & Barroso 1992). Tais espécies são representantes do sub-bosque (*Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & de Boer (Moraceae), *Actinostemon concolor* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) e *Inga marginata* Kunth (Fabaceae)) e dossel/emergente (*Holocalyx balansae* Micheli (Fabaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. (Sapotaceae) e *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae)).

### **Métodos**

Durante o período de julho a dezembro de 2010, para cada espécie, foram selecionados 80 indivíduos entre 0,5 à 3 m de altura, sem dano aparente. Tomou-se o cuidado para não selecionar somente indivíduos com estaturas muito semelhantes. Para se obter o conhecimento detalhado da arquitetura de cada indivíduo 13 descritores arquiteturais (Tab. 1)

relacionados com a interceptação de luz e suporte mecânico foram avaliadas (Bongers *et al.* 1988; King 1990; O' Brien *et al.* 1995; King 1996; Aiba & Kohyama 1997; Poorter & Werger 1999; Sterck & Bongers 2001; Alves & Santos 2002; Poorter *et al.* 2003; Sterck *et al.* 2003; Chave *et al.* 2005; Poorter *et al.* 2006; Osunkoya *et al.* 2007; Martínez-Sánchez *et al.* 2008; Dahle & Grabosky 2009; Vieilledent *et al.* 2010).

**Tabela 1** - Descritores arquiteturas utilizadas nas análises.

Abreviaturas	Variável	Unidade	Descrição
H	Altura do indivíduo	m	Distância do chão ao topo do indivíduo
D	Diâmetro do caule	cm	Diâmetro do tronco medido a 10 cm de altura do solo.
NF	Número de folhas totais	-	Folha com no mínimo 50% de expansão comparada ao comprimento da menor folha totalmente expandida encontrada para a espécie.
AHC	Área horizontal da copa	m <sup>2</sup>	Estimada a partir da avaliação dos dois diâmetros transversal da copa e calculado como uma elipse ( $0.25\pi \times D1 \times D2$ )
AVC	Área vertical da copa	m <sup>2</sup>	Estimado como uma elipse ( $0.25\pi \times (D1+D2/2) \times PC$ )
CR	Comprimento do ramo	m	Média do comprimento dos dois ramos laterais ao longo do eixo principal.
DER	Distância entre os ramos	m	Distância entre dois ramos laterais ao longo do eixo principal.
PC	Profundidade da Copa	m	Distância entre o ramo mais baixo e o topo do indivíduo
EC	Esbeltez do caule	m cm <sup>-1</sup>	H/D
ECO	Esbeltez da copa	m m <sup>-2</sup>	PC/AHC
CSF	Custo de suporte foliar	cm FR <sup>-1</sup>	CR/ FR*
ASHC	Auto-sombreamento horizontal da copa	NF m <sup>-2</sup>	NF/AHC
ASVC	Auto-sombreamento vertical da copa	NF m <sup>-2</sup>	NF/AVC

\*Foram contados o número de folhas dos dois ramos principais ao longo do caule e calculou-se o número médio de folhas por ramo (FR). Esta medida foi utilizada para calcular o CSF.

Com objetivo de verificar correlações dos descritores arquiteturas com a luz entre as espécies pertencentes a diferentes grupos ecológicos, a disponibilidade de luz para os indivíduos das espécies amostradas foi avaliada através do índice de cobertura do dossel (IC), durante os meses de novembro a dezembro de 2010 (meses de baixa abscisão foliar) obtido utilizando-se um densiomêtro de cobertura esférico (Lemmon 1956), com medidas feitas imediatamente acima de cada indivíduo.

## Análise dos dados

Comparações, entre as espécies, dos diferentes descritores arquiteturas avaliados (Tab. 1) foram feitas utilizando-se da análise de variância, ANOVA, e as médias foram comparadas pelo

teste de Tukey, a 5% de probabilidade. A priori, o teste de Kolmogorov-Smirnov ( $\alpha = 0,05$ ) foi utilizado para se verificar a normalidade dos dados. Quando não houve normalidade os dados foram transformados em log.

As relações alométricas são geralmente expressas por funções derivadas de regressões lineares das variáveis transformadas em logaritmos de base 10. A equação que expressa estas relações é:  $y = ax^b$  ou  $\log y = \log a + b \log x$ , onde “a” e “b” são parâmetros obtidos através de regressão linear (Sokal & Rohlf 1981; King 1990; Kohyama & Hotta 1990). Nas comparações da forma dos indivíduos, as diferenças poderão ocorrer tanto em  $a$  (o intercepto de  $y$ ) como em  $b$  (a inclinação da reta). O maior valor de  $b$  apresentará maior incremento de  $y$  por incremento de  $x$ . Se a inclinação das retas obtidas para as relações alométricas das diferentes espécies não diferir, mas a constante  $a$  for diferente, aquelas com maiores valores de  $a$  apresentarão valores de  $y$  maiores para qualquer valor de  $x$  (Kohyama & Hotta 1990).

Para testar a diferença entre as retas foi utilizada a análise de covariância, também conhecida como ANCOVA (Snedecor & Cochran 1967). Comparações múltiplas entre as retas foram feitas pelo teste a posteriori de Scheffé ( $p < 0,05$ ) (Huitema 1980; Zar 1984).

Na interpretação dos dados, o grau de significância considerado para o  $r^2$  (coeficiente de determinação) foi o de  $p < 0,001$ , correspondente aos  $r^2$  maiores que 0,11, ou seja 11%. As correlações com altos valores de  $r^2$  indicam baixa variabilidade na arquitetura dos indivíduos.

Foram efetuadas correlações de Spearman ( $r$ , \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ , \*\*\* $p < 0,001$ ), entre os descritores arquiteturais e o IC. Todos os testes foram realizados utilizando-se os softwares estatísticos SPSS Statistics (versão 17.0, 2008) e StatistiXL (versão 1.8, 2007).

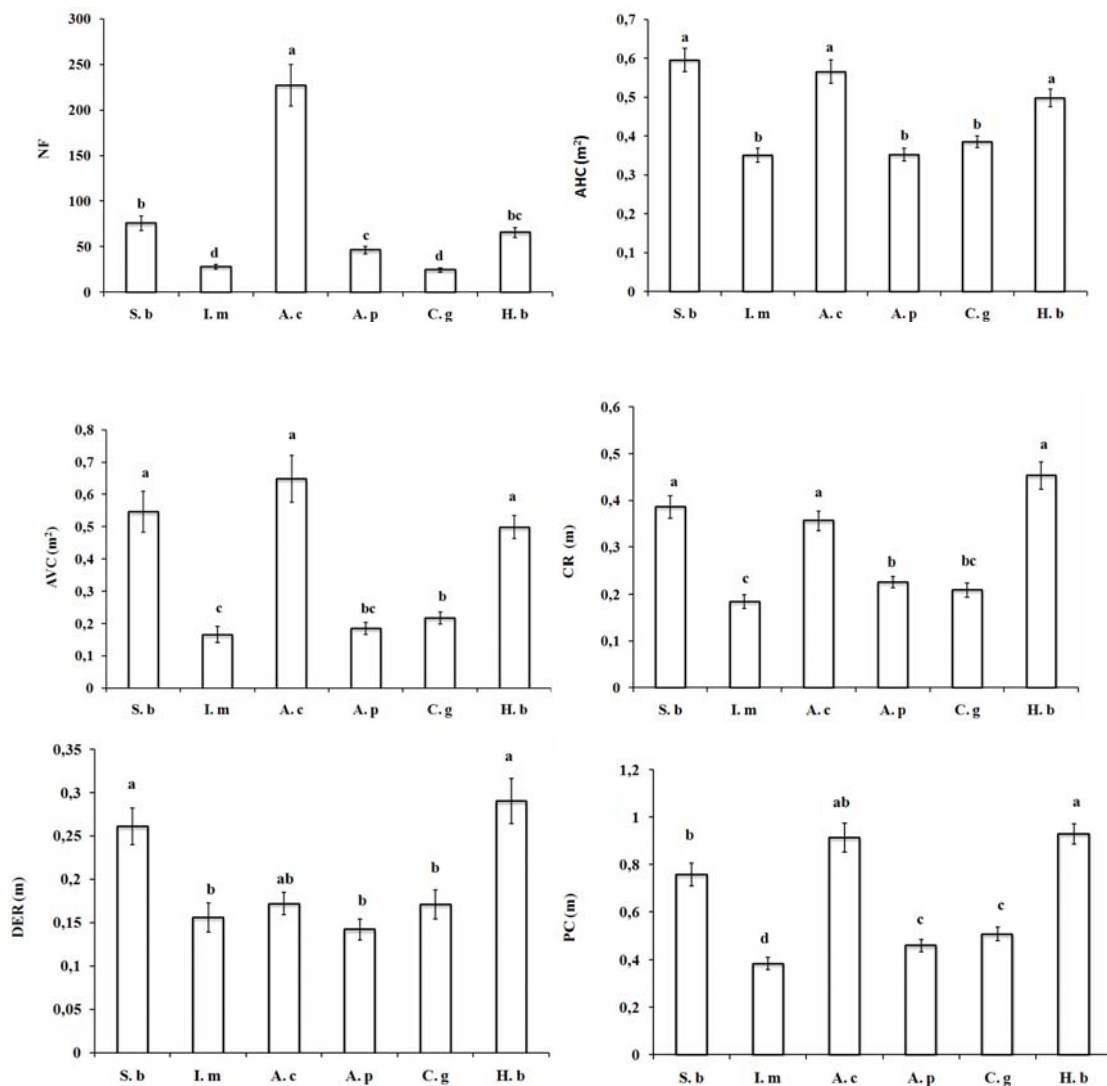
## Resultados

Os indivíduos da população de *A. concolor* apresentaram maior quantidade de folhas (Fig. 1). O número de folhas (NF) das demais espécies de sub-bosque (*S. bonplandii* e *I. marginata*) não diferiram das espécies de dossel/emergente, sendo *I. marginata* e *C. gonocarpum* as espécies que apresentaram menores quantidades de folhas.

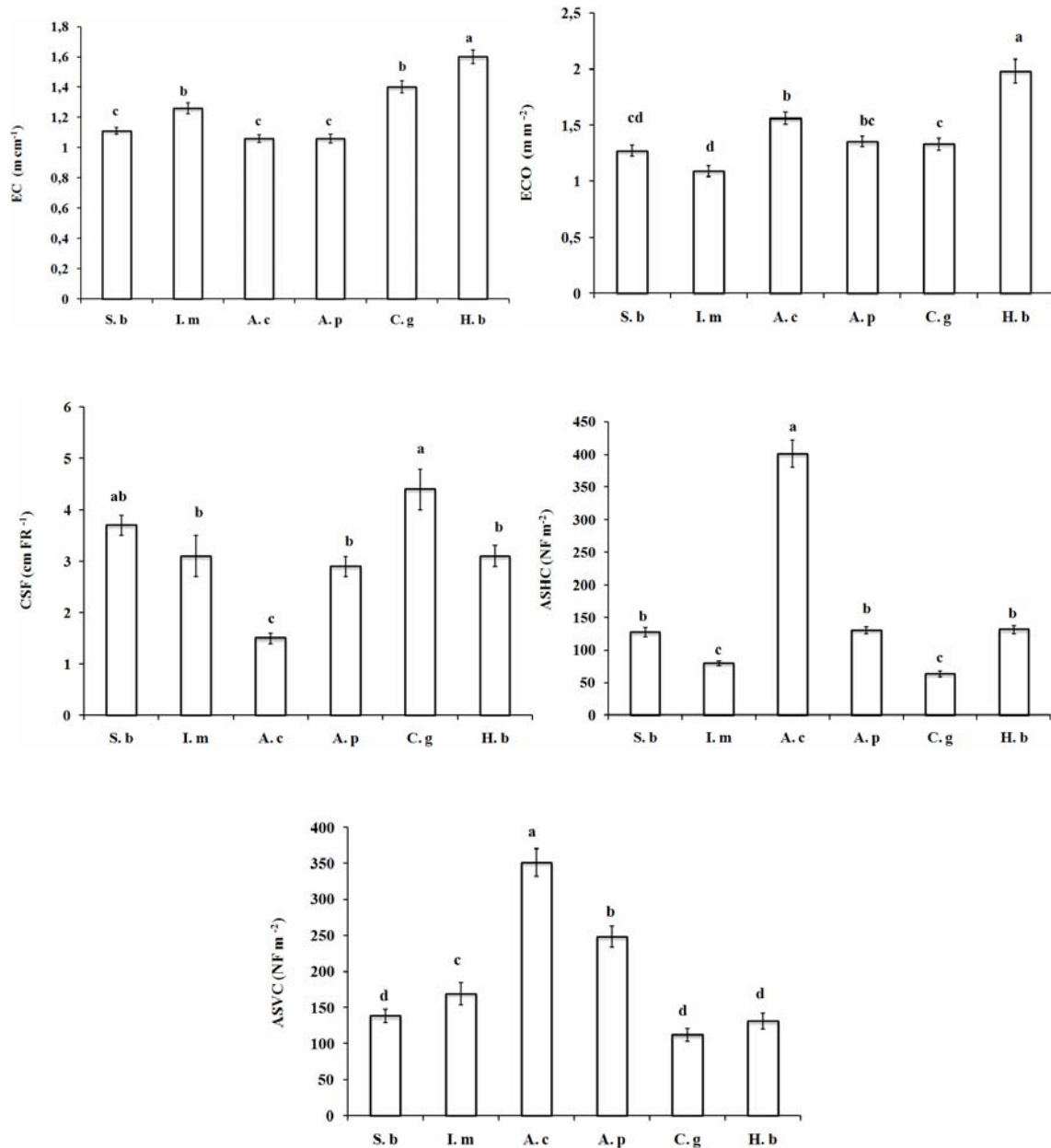
As espécies de estrato inferior *S. bonplandii* e *A. concolor* e a de dossel *H. balansae* apresentaram maiores investimentos em área horizontal da copa (AHC), área vertical da copa (AVC), comprimento do ramo (CR), distância entre os ramos (DER) e profundidade da copa (PC). *I. marginata* apresentou um padrão semelhante ao das espécies de dossel e/ou emergente (*C. gonocarpum* e *A. polyneuron*) (Fig.1).

*H. balansae* foi a espécie que apresentou caules e copas mais esbeltos (Fig.2). Os indivíduos das três espécies de sub-bosque apresentaram um padrão semelhante às espécies de estrato superior *C. gonocarpum* e *A. polyneuron* em relação à esbeltez do caule (EC) e esbeltez da copa (ECO). *A. concolor* apresentou menor custo de suporte foliar (CSF) e os maiores auto-sombreamento horizontal da copa (ASHC) e auto-sombreamento vertical da copa (ASVC) (Fig.2). Entretanto, as outras duas espécies de sub-bosque, *S. bonplandii* e *I. marginata*, novamente não diferiram das espécies de dossel e/ou emergente (Fig. 2).

**Figura 1** - Descritores arquiteturais (NF- número de folhas; AHC- área horizontal da copa; AVC- área vertical da copa; CR- comprimento do ramo; DER- distância entre os ramos; PC- profundidade da copa) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (A.p- *Aspidosperma polyneuron*; C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Londrina, PR, Brasil. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.



**Figura 2** - Descritores arquiteturais (EC- esbeltez do caule; ECO- esbeltez da copa; CSF- custo de suporte foliar; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (A.p- *Aspidosperma polyneuron*; C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Londrina, PR, Brasil. Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade.



A maioria das regressões entre a altura (H) e os demais descritores arquiteturais dos indivíduos das seis espécies foram positivas e significativas ( $r^2$ ,  $p < 0,001$ ) (Tab. 2). Com exceção de *I. marginata*, as espécies de sub-bosque (*A. concolor* e/ou *S. bonplandii*), comparadas com as de dossel (*C. gonocarpum* e *H. balansae*) apresentaram maiores valores do

coeficiente angular da reta ( $b$ ) para as relações entre a H com diâmetro (D), NF, AHC, AVC, CR e PC, ou seja, as espécies pertencentes ao estrato inferior apresentam maior incremento em espessura do caule, maior número de folhas, copas mais largas e profundas e ramos mais longos por aumento em H. Os indivíduos da espécie de dossel, *C. gonocarpum*, apresentaram caules mais esbeltos por aumento em H, já a outra espécie de estrato superior (*A. polyneuron*) não diferiu de *A. concolor* (Tab. 2).

**Tabela 2** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre a altura (H) e outros descritores (D- diâmetro; NF- número de folhas; AHC- área horizontal da copa; AVC- área vertical da copa; CR- comprimento do ramo; PC- profundidade da copa; DER- distância entre os ramos; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; EC- esbeltez do caule) ( $\log y = a + b \log x$ ) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*, A. p- *Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ );  $n=80$ ; ns= não significativo.

Espécies	$a$	$b$	$r^2$	$A$	$b$	$r^2$	$A$	$B$	$r^2$
	H x D			H x NF			H x AHC		
<b>Sub-bosque</b>									
<i>S.b</i>	0,096	0,838 a	0,859	-48,7	90,2 b	0,667	0,127	0,341 ab	0,700
<i>I.m</i>	0,188	0,625 bc	0,714	-12,7	39,4 c	0,638	0,061	0,281 bc	0,680
<i>A.c</i>	0,324	0,681 abc	0,784	-153	292 a	0,774	0,046	0,399 a	0,817
<b>Dossel/emergente</b>									
<i>C.g</i>	0,302	0,495 c	0,500	-	-	ns	0,141	0,190 c	0,373
<i>H.b</i>	0,126	0,577 c	0,607	8,01	33,7 c	0,176	0,199	0,176 c	0,296
<i>A.p</i>	0,158	0,796 ab	0,753	-5,03	50,6 bc	0,462	0,121	0,231 c	0,637
H x AVC			H x CR			H x PC			
<b>Sub-bosque</b>									
<i>S.b</i>	-0,405	0,691 b	0,637	0,039	0,253 a	0,616	0,009	0,543 b	0,655
<i>I.m</i>	-0,198	0,352 c	0,578	-0,044	0,221 ab	0,561	0,010	0,362 c	0,493
<i>A.c</i>	-0,623	0,974 a	0,885	0,011	0,264 a	0,795	-0,200	0,853 a	0,906
<b>Dossel/emergente</b>									
<i>C.g</i>	-0,103	0,249 c	0,392	-0,008	0,168 ab	0,295	0,115	0,305 c	0,303
<i>H.b</i>	-0,195	0,408 c	0,576	0,046	0,240 ab	0,315	-0,010	0,552 b	0,765
<i>A.p</i>	-0,079	0,262 c	0,537	0,084	0,142 b	0,455	0,145	0,313 c	0,447
H x DER			H x ASHC			H x EC			
<b>Sub-bosque</b>									
<i>S.b</i>	0,039 a	0,162	0,333	22,1	60,63 b	0,377	-	-	ns
<i>I.m</i>	-0,030 a	0,182	0,314	38,0	33,76 b	0,259	-	-	ns
<i>A.c</i>	-	-	ns	59,5	204 a	0,469	0,809	0,198 b	0,279
<b>Dossel/emergente</b>									
<i>C.g</i>	-	-	ns	-	-	ns	0,886	0,399 a	0,238
<i>H.b</i>	0,024 a	0,157	0,164	-	-	ns	-	-	ns
<i>A.p</i>	-	-	ns	78,9	40,63 b	0,158	0,879	0,184 b	0,126

*A. concolor* apresentou maior investimento em ASHC por aumento em altura (Tab. 2), enquanto as demais espécies de sub-bosque (*S. bonplandii* e *I. marginata*) e *A. polyneuron* apresentaram um padrão semelhante. Nenhuma espécie apresentou  $r^2$  significativo ( $p < 0,001$ ) para as correlações entre a H x CSF, H x ASVC e H x ECO.

Os indivíduos das espécies de sub-bosque (*S. bonplandii* e *A. concolor*) obtiveram maior incremento em NF e AHC por aumento em D, diferente do que ocorreu com *I. marginata* e as espécies de dossel/emergente (Tab. 3). Apenas *A. concolor* apresentou maior incremento em AVC, PC e ASHC por aumento em D, já as outras espécies de sub-bosque, *S. bonplandii* e *I. marginata*, apresentaram um padrão semelhante aos das espécies de dossel/emergente para estes descritores arquiteturais (Tab. 3).

**Tabela 3** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre o diâmetro (D) e outros descritores (NF- número de folhas; AHC- área horizontal da copa; AVC- área vertical da copa; PC- profundidade da copa; CR- comprimento do ramo; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa) ( $\log y = a + b \log x$ ) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (*S.b- Sorocea bonplandii*; *I.m- Inga marginata*; *A.c- Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (*C.g- Chrysophyllum gonocarpum*; *H.b- Holocalyx balansae*; *A.p- Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ );  $n=80$ ; ns= não significativo.

Espécies	D x NF			D x AHC		
	A	b	r <sup>2</sup>	A	B	r <sup>2</sup>
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	-58,5	107 b	0,772	0,108	0,390 ab	0,750
<i>I.m</i>	-11,7	47,69 c	0,510	0,061	0,349 bc	0,574
<i>A.c</i>	-194	348 a	0,651	-0,035	0,496 a	0,748
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	-1,39	27,4 c	0,212	0,126	0,276 bc	0,387
<i>H.b</i>	16,32	44,3 c	0,167	0,210	0,261 c	0,356
<i>A.p</i>	-6,90	55,11 c	0,460	0,126	0,236 c	0,563
<b>D x AVC</b>						
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	-0,429	0,780 b	0,664	0,033	0,579 b	0,608
<i>I.m</i>	-0,215	0,456 cd	0,531	-0,023	0,489 bc	0,491
<i>A.c</i>	-0,792	1,18 a	0,777	-0,282	0,986 a	0,714
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	-0,098	0,336 cd	0,351	0,131	0,401 bc	0,257
<i>H.b</i>	-0,091	0,532 c	0,539	0,267	0,598 b	0,493
<i>A.p</i>	-0,076	0,272 d	0,488	0,162	0,311 c	0,371
<b>D x CR</b>						
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	0,050	0,270 a	0,574	15,9	71,7 b	0,432
<i>I.m</i>	-0,062	0,295 a	0,549	39,3	40,1 b	0,201
<i>A.c</i>	-0,026	0,315 a	0,668	47,8	230 a	0,350
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	-0,015	0,238 ab	0,289	-	-	ns
<i>H.b</i>	0,074	0,343 a	0,355	-	-	ns
<i>A.p</i>	0,099	0,133 b	0,337	78,5	43,0 b	0,150

Indivíduos de *A. polyneuron* apresentaram menor incremento em CR por aumento em D (menor valor de  $b$ ). Já as espécies de dossel (*C. gonocarpum* e *H. balansae*) e as de sub-bosque não diferiram entre si (Tab. 3). Nenhuma espécie apresentou  $r^2$  significativo ( $p < 0,001$ ) para as correlações entre o D e DER, EC, ECO, CSF e ASVC.

Os indivíduos das espécies de sub-bosque *S. bonplandii* e *A. concolor* apresentaram maior incremento da AVC por aumento em AHC comparadas com as espécies de

dossel/emergente (Tab. 4). Além disso, em relação às demais espécies, *A. concolor* apresentou o maior investimento em NF por aumento em AHC.

*A. concolor* apresentou maior incremento em NF e ASHC por aumento em AVC, já as outras espécies de sub-bosque (*S. bonplandii* e *I. marginata*) não diferiram das espécies do estrato superior. Por outro lado, os indivíduos das espécies do dossel/emergente juntamente com *I. marginata* apresentaram maior incremento em CR por aumento em AVC (Tab. 4). Nenhuma espécie apresentou  $r^2$  significativo ( $p < 0,001$ ) para as correlações entre a AHC x DER e EC e entre AVC x EC e CSF.

Na correlação entre DER e a PC (Tab. 5) os indivíduos de *S. bonplandii* apresentaram maior incremento em PC por aumento da DER. *I. marginata* novamente não diferiu das espécies de dossel/emergente (*H. balansae* e *A. polyneuron*). Para qualquer distância entre os ramos (DER), *A. polyneuron* apresentou maior investimento em ECO comparada com as espécies de estrato inferior (*S. bonplandii* e *I. marginata*). *A. concolor* apresentou maior investimento em folhas e auto-sombreamento da copa por aumento em PC. As outras espécies de sub-bosque (*S. bonplandii* e/ou *I. marginata*) apresentaram um mesmo padrão das espécies de estrato superior (Tab. 5). Nenhuma espécie apresentou  $r^2$  significativo ( $p < 0,001$ ) para as correlações entre a DER x EC e ASHC e entre PC x EC e CSF.

**Tabela 4** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre a área horizontal da copa (AHC) e outros descritores (AVC- área vertical da copa; NF- número de folhas; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa; CFS- custo de suporte foliar) e entre a área vertical da copa (AVC) e outros descritores (NF- número de folhas; CR- comprimento do ramo; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; DER- distância entre os ramos) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (*S.b- Sorocea bonplandii*; *I.m- Inga marginata*; *A.c- Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (*C.g- Chrysophyllum gonocarpum*; *H.b- Holocalyx balansae*; *A.p- Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ );  $n=80$ ; ns= não significativo.

Espécies	AHC x AVC			AHC x NF		
	$a$	$b$	$r^2$	$a$	$B$	$r^2$
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	-0,592	1,90 a	0,808	-60,4	228 b	0,708
<i>I.m</i>	-0,246	1,17 b	0,742	-15,5	123 bc	0,729
<i>A.c</i>	-0,571	2,15 a	0,840	-146,9	660 a	0,772
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	-0,201	1,08 b	0,721	2,24	57,4 c	0,183
<i>H.b</i>	-0,220	1,44 b	0,756	-18,5	168 bc	0,461
<i>A.p</i>	-0,187	1,05 b	0,728	-32,3	222 b	0,740
AHC x ASVC						
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	-	-	ns	0,056	-0,032 b	0,210
<i>I.m</i>	-	-	ns	-	-	ns
<i>A.c</i>	-	-	ns	0,024	-0,016 a	0,260
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	235 b	-256	0,176	-	-	ns
<i>H.b</i>	252 a	-184	0,138	-	-	ns
<i>A.p</i>	-	-	ns	-	-	ns
AVC x NF						
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	21,2	99,5 b	0,608	0,220	0,305 c	0,674
<i>I.m</i>	14,3	82,4 b	0,598	0,093	0,550 ab	0,746
<i>A.c</i>	42,2	285 a	0,796	0,192	0,253 c	0,782
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	13,1	51,7 b	0,243	0,073	0,627 ab	0,643
<i>H.b</i>	19,4	92,1 b	0,379	0,138	0,632 a	0,635
<i>A.p</i>	14,7	168,4 b	0,653	0,155	0,388 bc	0,437
AVC x ASHC						
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	73,8	64,2 b	0,305	0,160	0,187 b	0,332
<i>I.m</i>	64,0	53,2 b	0,139	0,081	0,458 a	0,429
<i>A.c</i>	206,9	184 a	0,410	-	-	ns
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	-	-	ns	-	-	ns
<i>H.b</i>	-	-	ns	0,143	0,294 ab	0,167
<i>A.p</i>	92,6	146 ab	0,264	-	-	ns
AVC x DER						
<b>Sub-bosque</b>						
<i>S.b</i>	73,8	64,2 b	0,305	0,160	0,187 b	0,332
<i>I.m</i>	64,0	53,2 b	0,139	0,081	0,458 a	0,429
<i>A.c</i>	206,9	184 a	0,410	-	-	ns
<b>Dossel/emergente</b>						
<i>C.g</i>	-	-	ns	-	-	ns
<i>H.b</i>	-	-	ns	0,143	0,294 ab	0,167
<i>A.p</i>	92,6	146 ab	0,264	-	-	ns

Os indivíduos da espécie *A. concolor* apresentaram maior incremento em PC e NF por aumento do CR. *S. bonplandii* e *I. marginata* apresentaram um padrão semelhante ao das espécies de estrato superior (Tab. 5). Para qualquer comprimento de ramo (CR), *A. concolor* apresentou maior incremento em ASVC e *C. gonocarpum* apresentou menor, *I. marginata* não diferiu de *H. balansae*.

*A. concolor* apresentou menor investimento em ASHC e *C. gonocarpum* maior incremento em ASVC por aumento em CSF, já as demais espécies não diferiram entre si. Os indivíduos de *I. marginata* apresentaram maior investimento em ASVC por aumento em ASHC.

As demais espécies apresentaram um padrão semelhante (Tab. 5). Nenhuma espécie apresentou  $r^2$  significativo ( $p < 0,001$ ) para as correlações entre EC x ECO, NF, ASHC e ASVC e entre ECO x NF, CSF, ASHC e ASVC.

**Tabela 5** - Estimativa dos parâmetros das regressões lineares ( $a$ ,  $b$  e  $r^2$ ) entre a distância entre os ramos (DER) e outros descritores (PC- profundidade da copa; ECO- esbeltez da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa), entre a profundidade da copa (PC) e outros descritores (NF- número de folhas; ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa), entre o comprimento do ramo (CR) e outros descritores (PC- profundidade da copa; NF- número de folhas; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa), entre o custo de suporte foliar (CSF) e outros descritores (ASHC- auto-sombreamento horizontal da copa; ASVC- auto-sombreamento vertical da copa) e entre o auto-sombreamento horizontal da copa (ASHC) e o auto-sombreamento vertical da copa (ASVC) ( $\log y = a + b \log x$ ) de indivíduos de 0,5 a 3 m de altura de espécies arbóreas de sub-bosque (S.b- *Sorocea bonplandii*; I.m- *Inga marginata*; A.c- *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (C.g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H.b- *Holocalyx balansae*; A.p- *Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Paraná, Brasil. Letras iguais na mesma coluna não diferem significativamente entre si - ANCOVA e Teste de Scheffé ( $p < 0,05$ );  $r^2$  = coeficiente de determinação (ANOVA \*\*\*  $p < 0,001$ ); n=80; ns= não significativo.

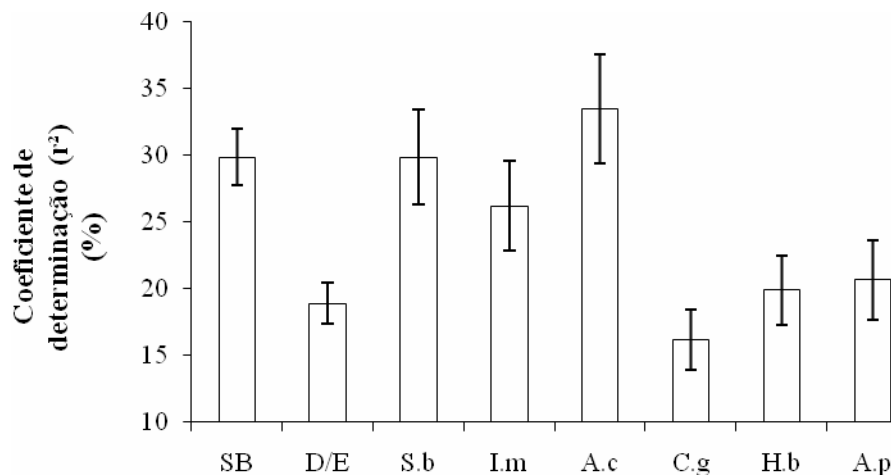
Espécies	DER x PC			DER x ECO			DER x ASVC		
	A	b	r <sup>2</sup>	a	b	r <sup>2</sup>	a	B	r <sup>2</sup>
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	0,358	1,52 a	0,408	1,05 b	0,83	0,125	-	-	ns
I.m	0,214	1,08 ab	0,465	0,93 b	1,04	0,141	296 a	-357	0,152
A.c	-	-	ns	-	-	ns	-	-	ns
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	-	-	ns	-	-	ns	175 b	-223	0,159
H.b	0,689	0,829 b	0,258	-	-	ns	-	-	ns
A.p	0,339	0,853 ab	0,158	1,10 a	1,64	0,178	-	-	ns
<b>PC x NF</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	-14,0	118 b	0,517	42,9	87,0 b	0,337	-	-	ns
I.m	3,22	64,4 bc	0,452	-	-	ns	365	-323 b	0,317
A.c	-66,0	321 a	0,753	120	226 a	0,459	535	-133 a	0,186
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	2,54	42,9 c	0,326	-	-	ns	-	-	ns
H.b	20,0	48,8 c	0,147	-	-	ns	298	-148 a	0,336
A.p	-2,53	105 bc	0,438	72,3	103 b	0,223	405	-251 ab	0,195
<b>PC x ASHC</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	-14,0	118 b	0,517	42,9	87,0 b	0,337	-	-	ns
I.m	3,22	64,4 bc	0,452	-	-	ns	365	-323 b	0,317
A.c	-66,0	321 a	0,753	120	226 a	0,459	535	-133 a	0,186
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	2,54	42,9 c	0,326	-	-	ns	-	-	ns
H.b	20,0	48,8 c	0,147	-	-	ns	298	-148 a	0,336
A.p	-2,53	105 bc	0,438	72,3	103 b	0,223	405	-251 ab	0,195
<b>PC x ASVC</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	0,132	1,61 b	0,601	-28,3	268 b	0,613	-	-	ns
I.m	0,126	1,40 bc	0,646	4,40	128 b	0,585	311 b	-386	0,148
A.c	-0,022	2,62 a	0,753	-111	950 a	0,721	535 a	-342	0,133
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	0,241	1,27 bc	0,510	13,8	50,2 c	0,140	195 c	-280	0,210
H.b	0,542	0,853 c	0,332	24,3	90,5 c	0,231	227 b	-147	0,153
A.p	0,175	1,26 bc	0,320	-11,8	255 bc	0,517	-	-	ns
<b>CR x PC</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	0,132	1,61 b	0,601	-28,3	268 b	0,613	-	-	ns
I.m	0,126	1,40 bc	0,646	4,40	128 b	0,585	311 b	-386	0,148
A.c	-0,022	2,62 a	0,753	-111	950 a	0,721	535 a	-342	0,133
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	0,241	1,27 bc	0,510	13,8	50,2 c	0,140	195 c	-280	0,210
H.b	0,542	0,853 c	0,332	24,3	90,5 c	0,231	227 b	-147	0,153
A.p	0,175	1,26 bc	0,320	-11,8	255 bc	0,517	-	-	ns
<b>CR x NF</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	0,132	1,61 b	0,601	-28,3	268 b	0,613	-	-	ns
I.m	0,126	1,40 bc	0,646	4,40	128 b	0,585	311 b	-386	0,148
A.c	-0,022	2,62 a	0,753	-111	950 a	0,721	535 a	-342	0,133
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	0,241	1,27 bc	0,510	13,8	50,2 c	0,140	195 c	-280	0,210
H.b	0,542	0,853 c	0,332	24,3	90,5 c	0,231	227 b	-147	0,153
A.p	0,175	1,26 bc	0,320	-11,8	255 bc	0,517	-	-	ns
<b>CR x ASHC</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	193	-2294 b	0,414	241	-2247 ab	0,254	91,8	0,614 b	0,241
I.m	83,4	-333 a	0,130	-	-	ns	118	1,68 a	0,141
A.c	514	-12488 c	0,355	-	-	ns	-	-	ns
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	84,9	-498 a	0,170	200	-1421 a	0,355	57,1	1,27 ab	0,417
H.b	190	-1996 ab	0,244	289	-4082 b	0,362	83,0	0,600 b	0,131
A.p	157	-1265 ab	0,189	394	-3545 b	0,217	156	1,10 ab	0,179
<b>CR x ASVC</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	193	-2294 b	0,414	241	-2247 ab	0,254	91,8	0,614 b	0,241
I.m	83,4	-333 a	0,130	-	-	ns	118	1,68 a	0,141
A.c	514	-12488 c	0,355	-	-	ns	-	-	ns
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	84,9	-498 a	0,170	200	-1421 a	0,355	57,1	1,27 ab	0,417
H.b	190	-1996 ab	0,244	289	-4082 b	0,362	83,0	0,600 b	0,131
A.p	157	-1265 ab	0,189	394	-3545 b	0,217	156	1,10 ab	0,179
<b>ASHC x ASVC</b>									
<i>Sub-bosque</i>									
S.b	193	-2294 b	0,414	241	-2247 ab	0,254	91,8	0,614 b	0,241
I.m	83,4	-333 a	0,130	-	-	ns	118	1,68 a	0,141
A.c	514	-12488 c	0,355	-	-	ns	-	-	ns
<i>Dossel/emergente</i>									
C.g	84,9	-498 a	0,170	200	-1421 a	0,355	57,1	1,27 ab	0,417
H.b	190	-1996 ab	0,244	289	-4082 b	0,362	83,0	0,600 b	0,131
A.p	157	-1265 ab	0,189	394	-3545 b	0,217	156	1,10 ab	0,179

As espécies de sub-bosque, na maioria das avaliações, apresentaram menor variabilidade de arquitetura em relação aos descritores arquiteturais analisadas. Isto pode ser

afirmado considerando que estas espécies apresentaram coeficientes de determinação mais altos ( $r^2$ ,  $p < 0,05$ ), comparadas com as do estrato superior (Fig.3).

Os indivíduos das espécies *S. bonplandii* e *A. concolor* possuem um padrão arquitetural mais uniforme (29,8,% e 33,4%, respectivamente, de  $r^2$ ). Já para *A. polyneuron*, *C. gonocarpum* e *H. balansae* foram observados valores de  $r^2$  menores que 19,9%, ou seja, os indivíduos destas espécies apresentaram maior variabilidade na arquitetura de seus indivíduos (Fig.3).

**Figura 3** - Coeficientes de determinação  $\pm$  erro padrão das três espécies de sub-bosque (SB), das três espécies dossel/emergente (D/E) e de cada espécie individualmente (S. b- *Sorocea bonplandii*; I. m- *Inga marginata*; A. c- *Actinostemon concolor*; C. g- *Chrysophyllum gonocarpum*; H. b- *Holocalyx balansae*; A. p- *Aspidosperma polyneuron*) do Parque Estadual Mata do Godoy (PEMG), Londrina, PR, Brasil.



Apenas 26,9% das correlações entre a disponibilidade de luz, avaliada pelo IC, e os demais descritores arquiteturais para as espécies de estrato inferior (*S. bonplandii* e *A. concolor*) e superior foram significativas ( $r$ ,  $p < 0,05$ ) (Tab. 6). Os indivíduos das espécies pertencentes ao sub-bosque apresentaram somente correlações negativas, diferente das de dossel/emergente que apresentaram tanto positivas quanto negativas.

Entre as espécies de sub-bosque, com exceção de *I. marginata* que apresentou alta variabilidade na arquitetura dos indivíduos em relação à disponibilidade de luz ( $r$ ,  $p > 0,05$ ), *S. bonplandii* apresentou menor incremento em H, AVC, CR, PC, ECO e CFS e *A. concolor* apresentou menor investimento em D e DER com o aumento da disponibilidade de luz (Tab. 6).

Diferente das demais espécies de dossel, *A. polyneuron* apresentou maior incremento em NF e AHC com o aumento da disponibilidade de luz. As espécies de dossel *C.*

*gonocarpum* e *H. balansae* apresentaram menor investimento em AVC, PC, ECO e ASHC e AVC e CR, respectivamente, com o aumento da luz. Além disso, *C. gonocarpum* apresentou maior incremento em EC e *H. balansae* maior incremento em ECO com o aumento da disponibilidade de luz (Tab. 6).

**Tabela 6** - Coeficiente de correlação de Spearman ( $r$ ) entre o índice de cobertura do dossel (IC) com os descritores arquiteturais de populações arbóreas de sub-bosque (*Sorocea bonplandii*, *Inga marginata* e *Actinostemon concolor*) e de dossel/emergente (*Aspidosperma polyneuron*, *Chrysophyllum gonocarpum* e *Holocalyx balansae*) do Parque Estadual Mata do Godoy, Londrina, PR, Brasil. \*( $p < 0,05$ ), \*\*( $p < 0,01$ ), \*\*\*( $p < 0,001$ ); ns= não significativo.

	ÍC					
	Sub-bosque			Dossel/emergente		
	<i>S. bonplandii</i>	<i>I. marginata</i>	<i>A. concolor</i>	<i>A. polyneuron</i>	<i>C. gonocarpum</i>	<i>H. balansae</i>
<b>H</b>	-0,214 *	ns	ns	ns	ns	ns
<b>D</b>	ns	ns	-0,195 *	ns	ns	ns
<b>NF</b>	ns	ns	ns	0,213*	-0,330 ***	-0,190*
<b>AHC</b>	ns	ns	ns	0,187 *	ns	-0,349 ***
<b>AVC</b>	-0,213 *	ns	ns	ns	-0,269 **	-0,200*
<b>CR</b>	-0,284 **	ns	ns	ns	ns	-0,201 *
<b>DER</b>	ns	ns	-0,226 *	ns	ns	ns
<b>PC</b>	-0,265 **	ns	ns	ns	-0,351 ***	ns
<b>EC</b>	ns	ns	ns	ns	0,216 **	ns
<b>ECO</b>	-0,190 *	ns	ns	ns	-0,332***	0,311 **
<b>CSF</b>	-0,187 *	ns	ns	ns	ns	ns
<b>ASHC</b>	ns	ns	ns	ns	-0,300 **	ns
<b>ASVC</b>	ns	ns	ns	ns	ns	ns

## Discussão

Foram observadas variações na arquitetura de indivíduos pertencentes aos diferentes estratos florestais. Com exceção de *I. marginata*, as espécies de sub-bosque (*A. concolor* e/ou *S. bonplandii*), comparadas com as de dossel (*C. gonocarpum* e *H. balansae*) apresentam maior incremento em espessura do caule, maior número de folhas, copas mais largas e profundas e ramos mais longos, portanto, maior auto-sombreamento.

Outros estudos também observaram que espécies pertencentes ao estrato inferior apresentaram maior investimento na espessura do caule do que indivíduos de espécies arbóreas do dossel com altura semelhante (King 1996; Bongers & Sterck 1998; Sterck *et al.* 2001; Kohyama *et al.* 2003; Poorter *et al.* 2003, 2006, King *et al.* 2006) observações que estão de acordo com sugestões de que a relação entre a altura e o diâmetro pode variar muito entre as espécies (King *et al.* 2006; Poorter *et al.* 2006; Osunkoya *et al.* 2007). Caules espessos podem ser de suma importância para a sustentação de copas pesadas e para resistir à queda de galhos de árvores mais altas (Martínez-Sánchez *et al.* 2008), visto que espécies de sub-bosque passam maior tempo do seu ciclo de vida sujeitas à esta adversidade.

King (1990) constatou, numa floresta do Panamá, que os indivíduos de espécies de sub-bosque geralmente apresentavam uma copa maior do que os indivíduos jovens de espécies de dossel. Ele interpretou estes resultados como uma adaptação para a interceptação da pouca luz que normalmente chega ao sub-bosque.

Assim como observado neste estudo para *A. concolor* e *S. bonplandii*, espécies do estrato inferior tendem a investir mais recursos em área foliar e/ou número de folhas, maximizando a interceptação de luz (Osunkoya *et al.* 2007; Valladares & Niinemets 2010). Segundo Abe & Yamada (2008) e Vieilledent *et al.* (2010), espécies adaptadas a baixos níveis de luz apresentam como resultado de sua evolução, copas mais largas, entretanto, menos profundas (diferente do observado para *S. bonplandii* e *A. concolor*) possibilitando assim redução do auto-sombreamento. No entanto, a relação entre a interceptação da luz e profundidade de copa pode ser mais fraca que o esperado. A interceptação de luz não é afetada apenas pelo número de camadas de folhas, mas também por uma eficiente distribuição e geometria da folhagem (Poorter *et al.* 2003). Mudanças na forma da folha, no tamanho e na orientação podem compensar de alguma forma o efeito negativo do auto-sombreamento causado pela maior profundidade da copa. Espécies mais tolerantes à sombra, como *A. concolor* e *S. bonplandii* têm, em geral, um ponto de compensação luminoso inferior ao das espécies mais exigentes de luz (Ackerly 1996; Poorter *et al.* 2003, 2006). Quando as folhas sombreadas contribuem para o ganho líquido de carbono da árvore, estas são de suma importância, pois influenciam positivamente o crescimento e a sobrevivência (Sterck *et al.* 2003). Uma copa profunda e altamente ramificada pode ser eficaz para indivíduos pertencentes ao sub-bosque na interceptação de luz, principalmente em alguns locais onde a luz lateral é predominante (McMahon 1973; Parish *et al.* 2008).

Os indivíduos das espécies de dossel, *C. gonocarpum* e *H. balansae*, apresentaram caules e copas mais esbeltos comparados com as espécies pertencentes ao estrato inferior. Os estudos de Shukla & Ramakrishnan (1986), King (1990, 1996) e Poorter & Werger (1999), Sterck (1999), Sposito & Santos (2001), Sterck & Bongers (2001), Sterck *et al.* (2001), Alves & Santos (2002) e Poorter *et al.* (2003, 2005, 2006) relacionaram avaliações da copa com a altura dos indivíduos. Todos encontraram que nos estádios iniciais, as espécies de dossel apresentaram copas esbeltas. Este padrão arquitetural permite às espécies desse estrato apresentar maior aumento em altura superando assim a obscuridade do sub-bosque, a um custo relativamente baixo, considerando menor investimento energético para a ampliação da copa, o que tem como consequência indivíduos com copas pouco exuberantes comparadas com espécies de sub-bosque (Kohyama 1987; King 1990, 1996; Chave *et al.* 2005; Parish *et al.* 2008).

Para muitas dos descritores, foi observado que, diferente das demais espécies de sub-bosque, *I. marginata* apresentou muitas vezes um padrão semelhante às espécies do dossel; por outro lado, *A. polyneuron* apresentou um padrão semelhante ao das espécies de estrato inferior. Bovolenta (2011) estudando uma população de *I. marginata* observou correlações entre a altura e o diâmetro com valor de *b* inferior aos valores de outras espécies de sub-bosque estudadas, indicando que esses indivíduos estão alocando maior proporção de biomassa para o crescimento em altura. Pode estar ocorrendo competição intra e interespecífica principalmente nos estádios iniciais, pois existe um grande número de plântulas dessa espécie no PEMG (Bovolenta 2011; Carvalho, 2011 observações de campo). Alguns estudos demonstram que as plantas podem mudar seus padrões de alocação em resposta à competição (Weiner & Thomas 1992; Weiner & Fishman 1994; Wiener 2004; Vieilledent *et al.* 2010).

Já *A. polyneuron* apresentou maior investimento em diâmetro por aumento em altura comparada com as outras espécies de estrato superior e semelhante àquelas do estrato inferior. Segundo Bohlman & O'Brien (2006) e Osunkoya *et al.* (2007) nos estádios ontogenéticos imaturos, tanto espécies de sub-bosque quanto as de dossel/emergentes não necessariamente têm as relações diâmetro-altura diferentes. *A. polyneuron* é uma espécie de crescimento lento podendo os indivíduos permanecer por muito tempo no sub-bosque. Possivelmente troncos mais robustos sejam importantes para aumentar a estabilidade física necessária para os indivíduos persistirem no estrato inferior da floresta até serem recrutados para estádios maiores devido às condições adequadas (Kohyama *et al.* 2003; King *et al.* 2006; Osunkoya *et al.*, 2007; Martínez-Sánchez *et al.* 2008).

Os baixos valores do coeficiente de determinação apresentados por várias relações alométricas (H x CSF, H x ASVC, H x ECO, D x DER, D x EC, D x ECO, D x CSF, D x ASVC, AHC x DER, AHC x EC, AVC x EC, AVC x CSF, DER x EC, DER x ASHC, PC x EC, PC x CFS, EC x ECO, EC x NF, EC x ASHC, EC x ASVC, ECO x NF, ECO x CSF, ECO x ASHC e ECO x ASVC) indicam alta variabilidade na forma dos indivíduos de uma mesma espécie. Isto dá indícios que a heterogeneidade do ambiente tanto no espaço horizontal como vertical é alta. No entanto, de maneira geral, as espécies de sub-bosque apresentaram menor variabilidade arquitetural em relação aos descritores analisados. Estas observações estão de acordo com a hipótese de que os indivíduos pertencentes ao estrato inferior apresentam menor plasticidade da copa do que aqueles do estrato superior, resultado que também foi encontrado em outros estudos (Valladares *et al.* 2002; Portsmouth & Niinemets 2007; Martínez-Sánchez *et al.* 2008; Vicent & Harja 2008; Vieilledent *et al.* 2010).

Uma maior plasticidade da copa indica que as espécies de dossel/emergentes, que estão se desenvolvendo no estrato inferior da floresta podem ser mais flexíveis na alocação de recursos para o crescimento em altura, diâmetro e expansão da copa do que as espécies do sub-bosque, apresentando importante vantagem adaptativa (Vicent & Harja, 2008). Como observado neste e em outros estudos, espécies pertencentes ao estrato superior apresentam maior investimento no crescimento em altura, o que favorece o acesso dos indivíduos ao dossel a fim de atingirem o seu tamanho reprodutivo (Poorter *et al.* 2006). Segundo King (1990) a competição por luz é o fator primário responsável pela evolução e manutenção da forma de indivíduos arbóreos e, mesmo uma pequena vantagem nos níveis de luz pode ser significativa para a absorção de carbono (Bohlman & O'Brien 2006; Valladares & Niinemets 2008). Assim, um alto nível de plasticidade da copa é uma característica importante para a competição e sobrevivência sob o dossel fechado (Alves & Santos, 2002).

Observou-se correlação da disponibilidade de luz com o diâmetro e com a altura somente nas espécies pertencentes ao estrato inferior, onde *S. bonplandii* apresentou menor incremento em altura e *A. concolor* menor investimento em diâmetro com o aumento da luminosidade, diferente do que foi relatado por Aiba & Kohyama (1997) e Bongers & Sterck (1998), em que todas as espécies do sub-bosque estudadas apresentaram maior incremento tanto em altura como em diâmetro com o aumento da luz. A área horizontal da copa, número de folhas e auto-sombreamento correlacionadas com a disponibilidade de luz foram as características mais plásticas para as espécies pertencentes a este grupo ( $r, p > 0,05$ ), o que indica alta variabilidade da forma em relação a estes descritores. Segundo Vieilledent *et al.* (2010), diferenças individuais na arquitetura da copa podem levar a diferentes formas de interceptação de luz e, principalmente, a trajetórias individuais de crescimento.

A espécie emergente *A. polyneuron* apresentou maior incremento em NF e AHC com o aumento da disponibilidade de luz. Já as espécies de dossel apresentaram menor investimento em AVC, PC, ECO, ASHC e CR com o aumento da luz. De acordo com alguns estudos (King 1994; Sterck *et al.* 2001; Sterck *et al.* 2003), a AHC e o NF foram maiores em maiores níveis de irradiância na maioria das espécies estudadas e esse padrão arquitetural afetou diretamente o crescimento e a sobrevivência dos indivíduos. Segundo Poorter *et al.* (2005) espécies arbóreas podem apresentar diferentes níveis de exigência de luz em seu ciclo de vida.

Neste estudo comparando a arquitetura de indivíduos (altura entre 0,5 à 3 m) de espécies arbóreas de uma Floresta Estacional Semidecidual foram observadas diferenças importantes na forma dos indivíduos das espécies pertencentes aos distintos grupos ecológicos. Essas diferenças podem ser baseadas em um *trade-off* que ocorre entre o crescimento vertical e

lateral. Em um ambiente florestal, onde a luz é o recurso mais limitante, os resultados indicam que, embora as espécies de sub-bosque tenham apresentado menor plasticidade de copa, as seis espécies estudadas podem ser capazes de explorar melhores condições de luz no estrato inferior da floresta. Entretanto, por apresentarem exigência por maior luminosidade, as espécies de dossel apresentaram uma forma de crescimento que, provavelmente, possibilita exposição a uma maior luminosidade no sub-bosque. As variações arquiteturais observadas na fase de crescimento aqui estudada, com indivíduos de populações de plantas pertencentes a diferentes estratos florestais, possivelmente são determinantes para a sobrevivência destes indivíduos, de modo a contribuir sobremaneira com o sucesso reprodutivo destas espécies.

## Referências

- Aiba, S. & Kohyama, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. **Journal of Ecology** **2**: 207-218.
- Aiba, S. & Kohyama, T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. **Journal of Ecology** **5**: 611-624.
- Abe, N. & Yamada, T. 2008. Variation in allometry and tree architecture among *Symplocos* species in a Japanese warm-temperate forest. **Journal Plant Research** **121**: 155–16.
- Alves, L.F. & Santos, F.A.M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. **Journal Tropical Ecology** **18**: 245-260.
- Ackerly, D.D. 1996. Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees. Pages 619-658 in S. S. Mulkey, R. L. Chazdon & A. P. Smith, editors. Tropical forest plant physiology. **Chapman and Hall**, London.
- Ackerly, D.D. & Donoghue, M.A. 1998. Leaf size, sapling allometry and Corners rules: A phylogenetic study of correlated evolution of maples (*Acer*). **American Naturalist**, de 1998.
- Barker, M. G.; Pinard, M. & Nilus, R. 2006. Allometry and shade tolerance in pole-sized trees of two contrasting dipterocarp species in Sabah, Malaysia. **Biotropica** **28**: 437-440.
- Bianchini, E.; Pimenta, J. A. & Santos, F.A.M. 2001. Spatial and Temporal Variation in the Canopy Cover in a Tropical Semi-Deciduous Forest. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **44**: 269-276.
- Bohlman, S.A. & O'Brien, S.T. 2006 Allometry, adult stature and regeneration requirements of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. **Journal of Tropical Ecology** **22**: 123–136.
- Bongers, F.; Popma, J.; Meque Del Castillo, J.; Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the low-land rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Vegetatio** **74**: 55-80.

- Bongers, F & Sterck, F. 1998 Architecture and development of rainforest trees: Responses to light variation. In: Newbery, D.M.; Prins, H.H.T.; Brown, N.D. (eds) Dynamics of tropical communities: 126-162. **Blackwell Science**, Oxford, United Kingdom.
- Bovolenta, Y.R. **Influência do estado de conservação de fragmentos florestas na estrutura de populações de espécies arbóreas de diferentes estratos verticais**. 2011. 80p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) Universidade Estadual de Londrina, Londrina.
- Chave, J.; Andalo, C.; Brown, S.; Cairns, M.A.; Chambers, J.Q.; Eamus, D.; Folster, H.; Fromard, F.; Higuchi, N.; Kira, T.; Lescure, J.P.; Nelson, B.W.; Ogawa, H.; Puig, H.; Riera, B. & Yamakura, T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. **Oecologia** **145**: 87–99.
- Dahle, G.A. & Grabosky, J. C. 2009. Review of literature on the function and allometric relationships of tree stems and branches. **Arboriculture & Urban Forestry** **35**: 311–320.
- EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. Rio de Janeiro: EMBRAPA Solos, 1999.
- Feldpausch, T.R.; Banin, L.; Phillips, O.L.; Baker, T.R.; Lewis, S.L.; Quesada, C.A.; Affum-Baffoe, K.; Arets, E.J.M.M.; Berryl, N.J.; Bird, M.; Brondizio, E.S.; Camargo, P.; Chave, J.; Djangbletey, G.; Domingues, T.F.; Drescher, M.; Fearnside, P.M.; França, M.B.; Fyllas, N.M.; Gonzalez, G.L.; Hladik, A.; Higuchi, N.; Hunter, M.O.; Iida, Y.; Abu Silam, K.; Kassim, R. A.; Keller, M.; Kemp, J.; King, D.A.; Lovett, J.C.; Marimon, B.S.; Marimon-Junior, B.H.; Lenza, E.; Marshall, A.R.; Metcalfe, D. J.; Mitchard, E.T.A.; Moran, E. F.; Nelson, B.W.; Nilus, R.; Nogueira, E.M.; Palace, M.; Patiño, S.; Peh, K.S.H.; Raventos, M.T.; Reitsma, J.M.; Saiz, G.; Schrod, F.; Sonké, B.; Taedoumg, H.E.; Tan, S.; White, L.; Woll, H. & Lloyd, J. 2010. Height-diameter allometry of tropical forest trees. **Biogeosciences Discuss** **7**: 7727–7793.
- Huitema, B. E. **The analysis of covariance and alternatives**. New York: John Wiley & Sons, 1980.
- IAPAR - Instituto Agrônomo do Paraná. 2000. **Cartas climáticas do estado do Paraná**. Fundação Instituto Agrônomo do Paraná, Londrina.
- Iida, Y.; Kohyama, T.S.; Kubo, T.; Kassim, A.R.; Poorter, L.; Sterck, F. & Potts, D. 2011. Tree architecture and life-history strategies across 200 co-occurring tropical tree species. **Functional Ecology** **25**: 1-9.
- King, D.A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. **Functional Ecology** **4**: 27-32.
- King, D.A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. **American Journal of Botany** **81**: 948-957.
- King, D.A. 1996 Allometry and life history of tropical trees. **Journal of Tropical Ecology** **12**: 25-44.
- King, D.A.; Wright, S.J & Connell, J.H. 2006. The contribution of interspecific variation in maximum tree height to tropical and temperate diversity. **Journal of Tropical Ecology** **22**: 11-24.

- Kohyama, T. 1987 Significance of architecture and allometry in saplings. **Functional Ecology** **1**: 399-404.
- Kohyama, T. 1991. Simulating stationary size distribution of trees in rain forests. **Annals of Botany** **62**: 173-180.
- Kohyama, T. & Hotta, M. 1990. Significance of allometry in tropical samplings. **Functional Ecology** **4**: 515-521.
- Kohyama, T.; Suzuki, K.; Partomihardjo, T.; Yamada, T. & Kubo, T. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. **Journal of Ecology** **91**: 797–806.
- Köppen, W. 1948. **Climatologia**: con um estudo de los climas de la tierra. Fondo de cultura econômica, México.
- Lemmon, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. **For. Sci** **2**: 314-320.
- Martínez-Sánchez, J.L.; Meave, J.A. & Bongers, F. 2008. Light-related variation in sapling architecture of three shade-tolerant tree species of the Mexican rain Forest. **Revista Chilena de História Nacional** **81**: 361-371.
- McMahon, T.A. 1973. Size and shape in biology. **Science** **179**: 1201-1204.
- Moles, A.T.; Warton, D.I.; Warman, L.; Swenson, N.G.; Laffan, S.W.; Zanne, A.E.; Pitman, A.; Hemmings, F.A. & Leishman, M.R. 2009. Global patterns in plant height. **Journal of Ecology** **97**: 923–932.
- O' Brien, S.T.; Hubbell, S.P.; Spiro, P.; Condit, R. & Foster, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. **Ecology** **76**: 1926-1939.
- Osunkoya, O.O.; Omar-Ali, K.; Amit, N.; Dayan, J.; Daud, D.S. & Sheng, T.K. 2007. Comparative height crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. **American Journal of Botany** **94**: 1951–1962.
- Parish, R.; Nigh, G.D. & Antos, J.A. 2008. Allometry and size structure of trees in two ancient snow forests in coastal British Columbia. **Canadian Journal of Forest Research** **38**: 278–288.
- 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.
- Poorter, L. & Werger, M.J.A. 1999. Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. **American Journal of Botany** **86**: 1464-1473.
- Poorter, L.; Bongers, L. & Bongers, F. 2006. Architecture of 54 moist-fores tree species: traits, trade-offs, and funcional groups. **Ecology** **87**: 1289-1301.
- Poorter, L.; Bongers, F.; Sterck, F.J. & Wöll, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. **Ecology** **84**: 602-608.

- Poorter, L.; Bongers, F.; Sterck, F.J. & Wöll, H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. **Journal of Ecology** **93**: 256–267.
- Portsmuth, A. & Niinemets, U. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. **Functional Ecology** **21**: 61–77.
- Shukla, R.P. & Ramakrishnan, P.S. 1986. Architecture and growth strategies of tropical trees in relation to successional status. **Journal of Ecology** **74**: 33–46.
- Soares-Silva, L.H. & Barroso, G. M. 1992. Fitossociologia do estrato arbóreo da floresta na porção norte do Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, PR, Brasil. **In: Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo**, 8, Campinas. Anais do VIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo, Campinas, p. 101–112.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. **Biometry**. San Francisco: W.H. Freeman, 1981.
- Snedecor, G.W. & Cochran, W.G. **Statistical methods**. Ames: Iowa State University Press, 1967.
- Sposito, T.C. & Santos, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. **American Journal of Botany** **88**: 939–949.
- Sterck, F.J. 1999. Crown development in tropical rain forest trees in gaps and understory. **Plant Ecology** **143**: 89–98.
- Sterck, F.J. & Bongers, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. **American Journal of Botany** **85**: 266–272.
- Sterck, F.J. & Bongers, F. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. **Ecology** **89**: 1–13.
- Sterck, F.J.; Bongers, F. & Newbery, D.M. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. **Plant Ecology** **153**: 279–292.
- Sterck, F.J.; Clark, D.B.; Clark, D.A. & Bongers, F. 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. **Journal of Tropical Ecology** **15**: 83–95.
- Sterck, F.J.; Martínez-Ramos, M.; Dyer-Leal, M.G.; Rodríguez-Velázquez, J. & Poorter, L. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. **Functional Ecology** **17**: 194–200.
- Torezan, J.M.D. **Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy**. Londrina: Itedes, 2006.
- Valladares, F. & Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **39**: 237–57.
- Valladares, F. & Niinemets, U. 2010. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **39**: 237–259.

- Valladares, F.; Saldaña, A. & Gianoli, E. 2011. Costs versus risks: Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. **Austral Ecology** 36: 1-9.
- Valladares, F.; Skillman, J. B. & Pearcy, R. W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany** 89:1275-1284.
- Vieilledent, G.; Courbaud, B.; Kunstler, G.; Dhôte, J.F. & Clark, J.S. 2010. Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. **Oecologia** 163: 759–773.
- Vincent, G. & Harja, D. 2008. Exploring Ecological Significance of Tree Crown Plasticity through Three-dimensional Modelling. **Annals of Botany** 101: 1221–1231, 2008.
- Vicente, R.F. O Parque Estadual Mata dos Godoy. In: Torezan, J.M.D. (Ed), **Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy**. Londrina: Itedes, 2006.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 6: 207–215.
- Weiner, J. & Fishman, L. 1994. Competition and allometry in *Kochia scoparia*. **Annals of Botany** 73: 263-271.
- Weiner, J. & Thomas, S.C. 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. **Ecology** 73: 648-656.
- Zar, J.H. **Biostatistical analysis**. 2ed. New Jersey: Prentice Hall. 1984.