

Fernanda da Silva Alabarce

**Capacidade e intensidade de rebrote de plântulas de
Araucaria angustifolia (Pinheiro Brasileiro)**

Trabalho apresentado como um dos
requisitos para obtenção do grau de
Bacharel em Ciências Biológicas na
Universidade Federal do Rio Grande do
Sul

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Lúcia Rebello Dillenburg

Porto Alegre, 18 de novembro de 2010

Mata virgem

Ouçã por entre os vastos arvoredos
No silêncio da mata verdejante
Uma brisa tão suave entre os galhos
E o mais belo cantar da passarada.

Ouçã a magia da mata virgem
Ao entardecer ou mesmo à noitezinha
Os gênios se encarregam de uma festa
E os pirilampos são estrelas ambulantes.

Ouçã, já ouviste esta bela melodia
Entre os galhos das palmeiras e dos pinheiros
Ouçã, como fazem uma orquestra em sintonia
Com os gênios e os duendes da floresta.

Ouçã, este rugido tão distante
Vibrando na solidão da mata virgem
Será leão, será um tigre ou elefante?
Será um gênio que se passa por gigante?!

Ouçã o eterno rio que murmurante
Segue seu caminho entre curvas e depressões
Despejando imensas águas cristalinas
Na cascata como mágicas canções.

Doroni Hilgenberg

Agradecimentos

À minha família, por todo apoio sempre. Em especial ao meu pai, Vitor Hugo (*in memoriam*), por inúmeros motivos.

À minha orientadora, Lúcia, pela confiança e oportunidade.

Às colegas do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal pela amizade e suporte nos meus trabalhos, especialmente à Tati, Fran e Carla.

Ao Depto. de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS, por ceder um espaço na casa de vegetação, onde este trabalho foi conduzido.

Aos professores da BIO- UFRGS, por compartilhar e trocar conhecimentos e fazer com que eu me orgulhe todos os dias em ser bióloga.

A todos amigos que fiz ao longo desses anos, pela amizade, pelas festas, estudos em grupo, conversas, trocas.

Enfim...a todos aqueles que fizeram parte desta trajetória da minha vida.

Resumo

Araucaria angustifolia é uma gimnosperma nativa do Brasil, conhecida popularmente como pinheiro brasileiro e ocorre tanto em florestas quanto em campo aberto. Essas áreas estão ameaçadas pela crescente expansão das fronteiras agrícolas. O pinheiro brasileiro apresenta o rebrote como uma estratégia para se manter em seu ambiente natural. Muitas espécies vegetais têm a capacidade de responder a danos infligidos à parte aérea produzindo rebrotes ao longo do tronco ou da raiz. Revisões recentes mostram um crescente interesse pelo papel do rebrote como forma de persistência da diversidade nos ecossistemas e, desta forma, os rebrotes têm importante papel na manutenção da estrutura florística das comunidades vegetais após perturbações. Além de fatores ambientais, um rebrote bem sucedido também depende de fatores internos como os recursos armazenados na plântula e a atividade meristemática. Este estudo visa investigar a capacidade de rebrote de *Araucaria angustifolia* e testar a hipótese de que quanto mais tempo a plântula mantiver seu vínculo com a semente, maior será a capacidade de rebrotar e maior será o vigor dos rebrotes. Para tanto, foi conduzido um experimento em casa de vegetação, onde as plantas foram separadas em três tratamentos: Controle (sem interferências), D (somente dano à parte aérea) e DP (com dano à parte aérea e perda do vínculo com o pinhão). Através de avaliações e desmontes periódicos foram quantificados o número e tamanho dos rebrotes e o acúmulo e repartição de massa em diferentes partes da plântula (pinhão, parte aérea, raízes e hipocótilo). Os dados dos rebrotes e da massa seca foram avaliados através de ANOVA, seguida do teste DMS de separação de médias. Os resultados mostraram que as plântulas são capazes de rebrotar a partir de meristemas axilares existentes no caule depois de perturbação ocorrida na parte aérea, independentemente do vigor da plântula. Porém, a intensidade dos rebrotes foi maior nas plântulas com mais vigor. As plântulas com maior vigor utilizaram as reservas contidas no pinhão e as plântulas de menor vigor utilizaram as reservas do hipocótilo para rebrotarem. Estes dados corroboram a idéia de que tanto a semente quanto o hipocótilo são importantes órgãos de armazenamento de reservas em *A. angustifolia*. Este estudo reforça o conhecimento acerca da capacidade que esta espécie possui em se restabelecer em ambientes perturbados no seu período inicial de vida.

Sumário

Introdução.....	7
Justificativa e objetivos.....	11
Material e métodos.....	12
1. Coleta e preparo das sementes para o plantio.....	12
2. Cultivo em casa de vegetação.....	12
3. Tratamento e delineamento experimental.....	13
4. Parâmetros avaliados.....	13
5. Análise dos dados.....	14
Resultados.....	16
Discussão.....	26
Considerações finais.....	30
Referências.....	31

Relação de figuras

- Figura 1. Desenho esquemático da plântula de *A. angustifolia*, mostrando as diferentes partes avaliadas neste trabalho 15
- Figura 2. Da esquerda para a direita, aspecto geral de indivíduos submetidos aos tratamentos controle; dano mecânico; e dano mecânico com perda de vínculo com o pinhão..... 17
- Figura 3. Variações no comprimento caulinar específico de plântulas de *A. angustifolia* ao longo dos dias após o plantio nos tratamentos controle, D e DP 19
- Figura 4. Variações na massa seca total de plântulas (A) e na massa seca da parte aérea (B) de *A. angustifolia* ao longo do experimento..... 22
- Figura 5. Variações na massa seca da semente (A), na massa seca do hipocótilo (B) e na massa seca dos cotilédones (C) de *A. angustifolia* ao longo do experimento..... 23
- Figura 6. Variações na massa seca total da raiz (A), na massa seca da raiz principal (B) e na massa seca das raízes laterais (C) de *A. angustifolia* ao longo do experimento..... 24
- Figura 7. Contribuição relativa das diferentes partes quanto à massa total das plântulas de *A. angustifolia*, aos 40 (A), 110 (B) e 200 (C) dias após o plantio (n = 6-7).....25

Introdução

Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze é uma gimnosperma da família Araucariaceae, conhecida vulgarmente como pinheiro brasileiro, pinheiro-do-paraná ou simplesmente araucária. Destaca-se pela beleza e imponência de seu porte, pela qualidade de sua madeira e por ser de fonte de importante recurso alimentar para a fauna e para o homem. É uma árvore nativa do Brasil, cuja distribuição ocorre nas partes mais altas do planalto sul-brasileiro. Os pinhais (matas com araucárias) se estendem pelos Estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná e São Paulo. No Rio de Janeiro e em Minas Gerais, as araucárias surgem em pequenos agrupamentos ou isolados, em altitudes superiores a 1000 metros (VELOSO et al., 1991). Na Argentina, há uma pequena área de ocorrência de *A. angustifolia* na província de Misiones (HUECK, 1972). As araucárias dominam a formação conhecida como Floresta com Araucárias ou Floresta Ombrófila Mista (FOM), que está circunscrita a uma região de clima pluvial subtropical e cujo desenvolvimento está relacionado à altitude (MACHADO e SIQUEIRA, 1980). Outras espécies típicas encontradas na FOM são *Podocarpus lambertii* (Pinheiro-bravo), *Drimys brasiliensis* (Casca-d`anta), *Dicksonya selowiana* (Xaxim) e várias espécies de Myrtaceae, Melastomataceae e Lauraceae (DUARTE et al., 2006). Quanto à fauna deste ecossistema podemos encontrar espécies ameaçadas de extinção, como *Amazona vinacea* (Papagaio-de-peito-roxo), *Cyanocorax caeruleus* (Gralha-azul) e *Puma concolor* (Puma).

A exploração da FOM, desde o início do século XX pelos colonos, e a expansão das fronteiras agrícolas na região Sul, principalmente dos ciclos da soja e do café, fizeram com que a cobertura florestal sofresse uma redução drástica, de 35% da área dos três Estados do Sul, para 2 a 4% da sua área original (GUERRA et al., 2002). Dentro dos domínios da FOM está situada a região dos campos naturais (CASTELLA e BRITZ, 2004), onde as principais ameaças estão relacionadas às queimadas realizadas para expansão de pastagem, agricultura e reflorestamento (FUPEF, 2001).

No interior das florestas e no campo, as plantas são submetidas a grandes variações no regime luminoso, tanto no ponto de vista espacial quanto temporal. Inicialmente, a araucária foi classificada como uma espécie heliófita e pioneira, ou seja, capaz de se estabelecer em ambientes de alta irradiância e, por isso, ficaria muito exposta ao fogo e às pastagens no campo (FERREIRA e IRGANG, 1979; BAZZAZ, 1979; LORENZI, 1992). Porém estudos feitos em casa de vegetação comprovaram que esta espécie tem capacidade de se desenvolver

sob variados níveis de sombreamento (INOUE, 1980; DUARTE & DILLENBURG, 2000), sendo capaz, portanto, de se estabelecer no interior da mata. O regime luminoso a que as plantas são submetidas, assim como outras condições ambientais, geram adaptações morfofisiológicas nas mesmas (STEUTER e MCPHERSON, 1995), como alterações nas taxas fotossintéticas, na área foliar específica e na razão de massa entre raiz e parte aérea. Desse modo, estas adaptações envolvem estratégias de resistência, regeneração ou sobrevivência. Portanto, é importante conhecer a habilidade e os mecanismos de regeneração que as comunidades possuem.

A presença de plântulas e indivíduos jovens de uma determinada espécie indica o potencial regenerativo da espécie na comunidade. Sabendo-se que o estágio de plântula é crucial na história de vida de uma planta e que a sobrevivência nesse estágio é crítica para o sucesso reprodutivo das espécies, conclui-se que o conhecimento das exigências e comportamento das espécies, assim como características ambientais em que ocorrem, oferece subsídios importantes para a compreensão dos ecossistemas florestais (GEORGE e BAZZAZ, 1999). Esta fase inicial de plântula é considerada a fase mais crítica para a regeneração dos ambientes, visto que seu completo estabelecimento se dá quando a mesma se apresenta capaz de atravessar com sucesso um período de estresse, provocado por diferentes fatores ambientais com diferentes intensidades e tempos de duração.

A regeneração do pinheiro brasileiro se dá através do estabelecimento de plântulas novas, originadas a partir da germinação das sementes, ou através de uma estratégia de sobrevivência via rebrotamento da parte aérea de indivíduos cujo tronco original fora removido pela extração de madeira ou por outro distúrbio (DUARTE, 2001; BOND e MIDGLEY, 2001). A capacidade de rebrote da parte aérea de *A. angustifolia* após dano à mesma pode ser visualizada em indivíduos maduros e em plântulas, embora a capacidade de rebrote das coníferas seja, em geral, menor do que a de angiospermas. Segundo BURROWS (1987), em contraste com a maioria das coníferas, meristemas persistentes estão presentes nas axilas foliares de diversas espécies do gênero *Araucaria*, incluindo a *A. angustifolia*. Observa-se, particularmente em áreas mais abertas (campos e bordas de mata), alguns indivíduos adultos da espécie portando mais de um caule principal (MATTOS, 1994; observação pessoal). Nessas áreas de campo, o fogo, o pastejo e a herbivoria representam os principais agentes de perturbação para as plântulas em processo de estabelecimento. ZANDAVALLI (2006), em estudo realizado na FLONA de São Francisco de Paula, observou em campo

aberto plântulas com numerosos rebrotes, derivados dos intensos ataques de formigas naquela área. Já em meio à floresta, DUARTE (2001) observou a presença de rebrotes que surgiram a partir de caules de indivíduos adultos removidos pela atividade madeireira. Também, no interior da mata, podem ocorrer ataques de herbívoros de pequeno porte e ação por patógenos em plântulas desta espécie. Segundo BURROWS (1990), podemos encontrar dois tipos principais de rebrotes no gênero *Araucaria*: rebrote epicórmico, o qual surge a partir de gemas laterais adormecidas em todo o perímetro do caule; e rebrote adventício, onde inúmeros rebrotes se formam a partir de gemas axilares na base do caule cortado, sendo que o primeiro tipo foi o observado em *A. angustifolia*.

O comportamento de rebrote é uma característica chave de sobrevivência que influencia a ecologia dos indivíduos, das populações e das comunidades, mantendo sua estrutura florística após perturbações e conferindo às espécies um papel ecológico na sucessão vegetal (NOBLE e SLATYER, 1977). A desfolhação, a decapitação ou a remoção parcial ou total das gemas axilares estimulam a formação de gemas adventícias (VERDAGUER et al., 2000; MARTINKOVÁ et al., 2004; BARCHUK et al., 2006) com conseqüente crescimento de um novo ramo a partir delas. A capacidade de rebrote pode variar com as condições abióticas, a energia armazenada, a idade ou o tamanho do indivíduo no momento da perturbação e a atividade meristemática (BOND e MIDGLEY, 2003), sendo esta atividade diferente entre formas de vida e espécies (PACIOREK et al., 2000; VERDAGUER et al., 2000; MARTINKOVÁ et al., 2004).

Os principais órgãos de armazenamento de energia são as raízes, os cotilédones e as sementes. O tamanho das sementes de uma espécie representa a quantidade de investimento materno numa prole individual, ou o quanto o embrião está provido de “reservas” para começar a sua jornada de vida (LEISHMAN et al., 2000). Porém, para qualquer espécie, o efeito da massa de sementes no desempenho da planta depende de fatores intrínsecos da massa de sementes no comportamento da plântula/semente e destas interações com outros fatores ecológicos. Segundo WESTOBY et al. (1996), o tamanho da semente está positivamente correlacionado com a tolerância que as plântulas possuem a vários fatores de estresses abióticos, tais como sombra, seca, fogo, congelamento e herbivoria. LAHOREAL et al. (2006) afirmam que a capacidade de rebrote de plântulas após um evento de fogo pode ser influenciada pelo tamanho da semente.

Sementes maiores produzem plântulas mais vigorosas, provavelmente porque possuem maior quantidade de material de reserva, maior nível de hormônios e maior embrião (SURLES et al., 1993). Uma maior quantidade de reserva aumenta a possibilidade de sucesso no estabelecimento da plântula, uma vez que possibilita a sua sobrevivência por um tempo maior em condições ambientais que não permitem o aproveitamento das reservas nutricionais e hídricas do solo e a realização da fotossíntese (HAIG e WESTOBY, 1991). No caso do pinheiro brasileiro, este possui sementes (pinhões) grandes, com peso médio de 7,5g (DILLENBURG et al, 2009). As duas áreas de reservas de alimento em pinhões são o embrião e o gametófito feminino, sendo neste último o amido mais conspícuo (PANZA et al., 2002).

Justificativa e objetivos

A exploração devido aos diversos tipos de utilização da madeira de *A. angustifolia* e a expansão agrícola levaram a FOM ao estado de conservação de nível crítico (Biodiversity Support Program 1995) e fez com que a araucária constasse na “Red List” da IUCN (International Union of Conservation of Nature) na categoria criticamente ameaçada. A redução da área original da FOM gerou populações isoladas, com baixa variabilidade genética e extremamente vulneráveis sob a ótica da conservação (STEFENON et al., 2004).

Desse modo, ações antrópicas juntamente com as mudanças climáticas exercem forte pressão sobre a FOM, demandando práticas que possibilitem a conservação de espécies, o uso sustentável e a recuperação ambiental da mesma. O desenvolvimento de técnicas e práticas apropriadas requer informações sobre a ecologia e fisiologia das espécies florestais no sentido de auxiliar e promover a regeneração natural das mesmas e o repovoamento de áreas desmatadas. A *A. angustifolia*, espécie chave deste ecossistema deve ser priorizada nessas iniciativas. Estudos vêm sendo conduzidos visando caracterizar a alocação de recursos estocados no pinhão para as diferentes partes da plântula em desenvolvimento. Considerando que as plântulas são particularmente suscetíveis a danos por herbivoria e queimadas, um importante aspecto a ser considerado é de que forma a alocação de massa na plântula é afetada quando a mesma é induzida a rebrotar. O objetivo geral do presente trabalho foi conhecer a fisiologia do rebrote de plântulas de *Araucaria angustifolia*. De forma mais específica, o trabalho visa caracterizar: (1) a relação entre a capacidade de rebrote e o vigor da plântula; (2) a relação entre a intensidade dos rebrotes e o vigor da plântula; e (3) a distribuição de massa após dano à parte aérea e a relação desta distribuição com o vigor da plântula danificada. A partir destas questões foram formuladas as seguintes hipóteses: (1) quanto maior for o vigor da plântula, maior será sua capacidade de rebrotar; (2) quanto maior for o vigor da plântula maior será a intensidade dos rebrotes; e (3) a distribuição de massa após remoção da parte aérea não dependerá do vigor da plântula. Estas hipóteses estão baseadas no pressuposto de que sementes grandes como o pinhão armazenam muitos compostos energéticos durante o seu desenvolvimento, o que possibilitaria maior vigor e/ou sobrevivência em condições adversas, além da substituição de tecidos fotossintetizantes perdidos por ação de herbivoria, patógeno ou fogo na parte aérea.

Material e Métodos

1. Coleta e preparo das sementes para o plantio

Os pinhões foram fornecidos por coletores locais da Floresta Nacional (FLONA) do município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil (29°24' S e 50°22' W; altitude de 912m), ensacados e mantidos em refrigerador até o início do experimento. Em laboratório foram selecionados pinhões com peso médio de 7,5g e após foram submetidos a um teste de imersão em água, onde os sobrenadantes foram retirados por serem considerados inviáveis. Posteriormente, os pinhões foram desinfetados com hipoclorito de sódio a 2% por 20 minutos, e escarificados pela remoção parcial dos integumentos, para garantir uma germinação rápida e uniforme (FERREIRA e HANDRO, 1979). Para reduzir possíveis perdas de unidades amostrais, foram plantados nos recipientes de cultivo pinhões já pré-germinados. Como suporte e substrato para a germinação foram utilizadas bandejas com vermiculita úmida onde os pinhões permaneceram por 15 dias, quando a radícula já havia emergido de todos os pinhões.

2. Cultivo

Após a etapa de germinação, foi feito, em 19 de setembro de 2009, o transplante dos pinhões pré-germinados e a transferência destes para uma área livre próxima à casa de vegetação do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS, localizada no município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil (30°01'59" S e 51°13'48" W, altitude 4m). As plântulas foram plantadas em garrafas plásticas do tipo *PET* com capacidade para 2 litros, das quais a parte superior foi removida e a inferior foi perfurada para permitir a drenagem de água do substrato. O substrato utilizado foi a areia de granulometria média, previamente lavada com água em abundância com o intuito de remover a matéria orgânica e outros tipos de materiais eventualmente presentes nesse substrato. O substrato foi mantido na capacidade do vaso, sendo este controle efetuado gravimetricamente, com reposição semanal de água. Após o transplante dos pinhões germinados, os vasos foram imediatamente dispostos sobre o chão e mantidos em canteiros ao ar livre, onde o nível de irradiância teve uma média de 950,55 $\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

3. Tratamentos e delineamento experimental

Foram utilizadas 45 plantas para a realização deste experimento. Todas permaneceram sob as mesmas condições até alcançarem uma altura mínima, de aproximadamente 5 cm, para o início dos tratamentos, o que aconteceu somente aos 55 dias após a semeadura. Portanto, este momento é chamado de dia 0 para os três tratamentos: (1) plantas controle (C), que seguiram crescendo sob as condições existentes; (2) plantas com dano à parte aérea (D), simulando os efeitos da herbivoria; e (3) plantas com dano à parte aérea e remoção do vínculo com o pinhão (DP). A remoção deste vínculo foi feita com o intuito de reduzir o vigor das plântulas, o que é definido como sendo a aptidão de uma planta para um crescimento saudável e sua capacidade de sobrevivência sob algum tipo de estresse. Para cada tratamento foram estabelecidas 15 unidades amostrais, totalizando 45 plantas para este experimento.

O primeiro desmonte foi feito no dia 0 dos tratamentos, ou seja, no mesmo dia em que foram aplicados os tratamentos D e DP. Para a simulação de dano por herbivoria foi feita a remoção de $\pm 80\%$ da parte aérea da plântula, o que equivaleu a um corte na altura de 1 cm acima do hipocótilo. Assim, já no dia 0, plântulas D e DP estavam com suas partes aéreas removidas. Para o teste da relação entre capacidade e número de rebrotes e o vigor da plântula foi feito o corte do vínculo do pinhão com a plântula, pela excisão dos cotilédones nas 15 unidades amostrais do grupo DP.

As plântulas dos três grupos foram cultivadas por um período total de 215 dias, contados a partir do dia da semeadura em laboratório, tempo suficiente para garantir o consumo total das reservas das sementes (DILLENBURG et al., 2010).

4. Parâmetros avaliados

A fim de testarmos a relação entre a capacidade de rebrote e o vigor da plântula, foi observado e registrado o surgimento dos rebrotes nos dois grupos que sofreram corte da parte aérea. Para verificarmos a relação entre intensidade dos rebrotes e o vigor da plântula, foram registrados quinzenalmente os seguintes dados: número, altura e massa dos rebrotes. Para as plântulas que apresentaram mais de um rebrote, foi feita uma média da altura e da massa de todos os rebrotes de uma mesma planta. Também foi calculada a massa total de rebrotes por plântula. No grupo controle, foi registrada somente a altura das plântulas. Para compararmos o espessamento e/ou o adensamento caulinar das plântulas,

foi calculado o comprimento caulinar específico dos rebrotes (razão entre a soma do comprimento dos rebrotes de cada plântula e a massa seca total dos rebrotes de cada plântula) e do caule das plântulas controle (razão entre comprimento e massa seca da plântula).

Para verificarmos a distribuição dos recursos na plântula após a aplicação do dano foram feitos 3 desmontes:

1° Desmorte – ocorreu no dia 0 da aplicação do dano, quando a plântula ainda dependia das reservas da semente. Foram colhidas amostras de 6 plântulas do total de 45 plântulas.

2° Desmorte – ocorreu aos 70 dias após a aplicação do dano, quando as reservas do pinhão já estão tipicamente esgotadas. Foram colhidas amostras de 6 plântulas de cada tratamento.

3° Desmorte – ocorreu aos 160 dias após a aplicação do dano. Foram colhidas amostras das 7 plântulas restantes de cada tratamento.

Para a análise de distribuição de biomassa, o material colhido foi separado em raiz, hipocótilo, cotilédones e parte aérea (Fig. 1), e seco em estufa a 60°C durante uma semana. Para cada plântula que apresentou mais de um rebrote, foi feita uma média da massa dos mesmos. Para se obter a massa total da parte aérea de cada plântula rebrotada, somou-se a massa de cada rebrote existente mais o toco. Para se obter a massa total das plântulas, somou-se a massa de todos os órgãos nelas contidos, com exceção das sementes. A massa seca dos diferentes órgãos foi obtido em balança analítica (Electronic Balance FA2104N, Bioprecisa).

5. Análise dos dados

Para a comparação estatística dos dados dos rebrotes, do acúmulo de massa, do comprimento caulinar específico e da contribuição relativa entre os tratamentos, fez-se análise de variância (ANOVA) entre os tratamentos dentro de cada tempo. A mesma análise foi feita para verificar o efeito do tempo sobre o acúmulo de massa em cada tratamento. Para tanto, a análise foi separada em dois períodos: primeiro período (entre 0 e 70 dias após a aplicação do dano); e segundo período (entre 70 e 160 dias após a aplicação do dano). Para todas as análises em caso de significância ($\alpha = 0,05$) da ANOVA, aplicou-

se o Teste DMS de separação de médias. Para essas análises, utilizou-se o pacote estatístico Statistix versão 8.0 (Analytical Software).

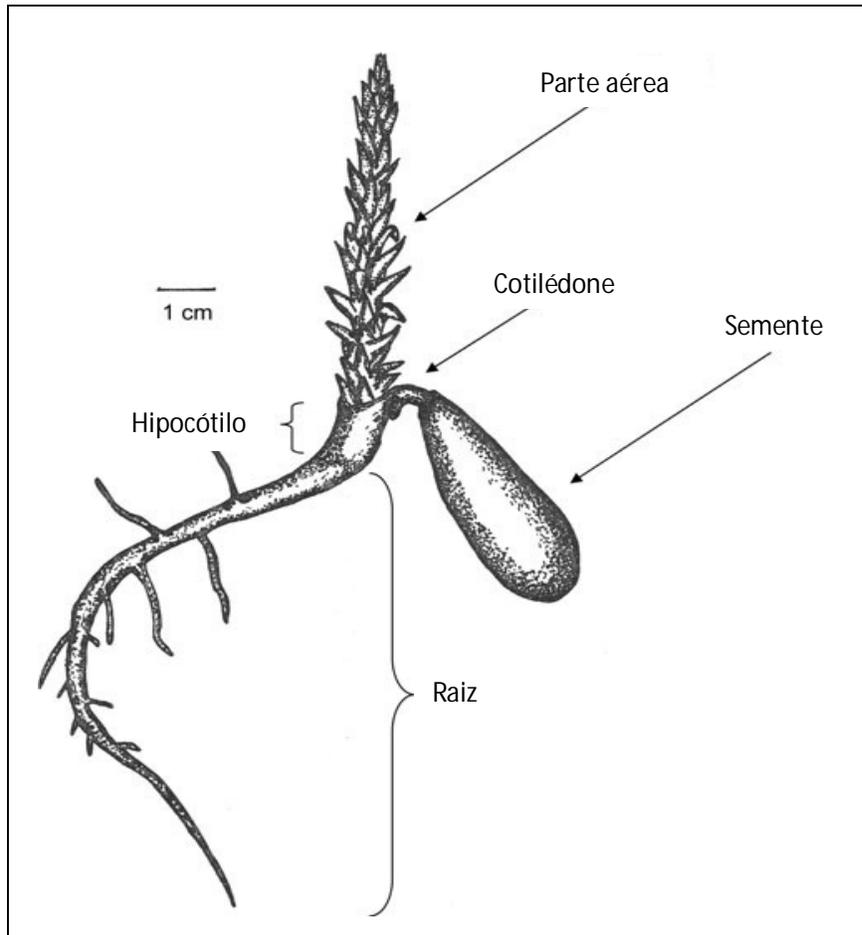


Figura 1. Desenho esquemático da plântula de *A. angustifolia*, mostrando as diferentes partes avaliadas neste trabalho. Fonte: adaptado de DILLENBURG et al. (2010)

Resultados

A figura 2 apresenta o aspecto geral de indivíduos representativos após 70 dias de exposição aos diferentes tratamentos. Fica evidente a capacidade que plântulas de *A.angustifolia* possuem em rebrotar, sendo esta capacidade independente do vigor da plântula, ou seja, independe do seu vínculo com o pinhão.

Todas as plântulas deste experimento sobreviveram através de rebrotes após terem sofrido dano à parte aérea. Sete dias após o corte foi observado exsudato de resina no local do ferimento e após mais sete dias esta região estava cicatrizada. Os primeiros rebrotes surgiram a partir de gemas laterais aos 20 dias após as plântulas terem sofrido corte da parte aérea e foram encontrados nos dois tratamentos com dano. De todas as plantas rebrotadas (D e DP), três plantas emitiram somente um rebrote e no caso de plantas que emitiram mais de um rebrote, 39% apresentaram dominância de um rebrote sobre o outro e 61% apresentaram rebrotes com alturas semelhantes, não havendo diferença entre os tratamentos. O número dos rebrotes por plântula e os valores médios de massa e altura dos rebrotes por plântula não diferiram estatisticamente entre os dois tratamentos com dano à parte aérea (D e DP). Já a massa total dos rebrotes por plântula, medida aos 160 dias após a aplicação do dano, foi significativamente maior nas plântulas com pinhão em relação àquelas que perderam seu vínculo com o pinhão precocemente (Tab. 1).

Tabela 1. Valores médios dos rebrotes de plântulas de *A. angustifolia* aos 70 e 160 dias após a aplicação dos tratamentos: dano na parte aérea (D) e dano na parte aérea e remoção do pinhão (DP) em casa de vegetação. Médias (erro padrão), seguidos de asterisco, indicam diferença significativa ($P \leq 0.05$) entre os dois tratamentos; $n = 6$ para os 70 dias e $n = 7$ para os 160 dias.

Tratamento/Dias	Nº rebrotes	Altura dos rebrotes (cm)	Massa por rebrote (g)	Massa total do rebrotes (g)
D / 70	2.33 (0.42)	2.67 (0.47)	0.06 (0.02)	0.13 (0.03)
D / 160	2.57 (0.36)	7.10 (1.01)	0.47 (0.09)	1.07 (0.15)
DP / 70	2.5 (0.22)	2.24 (0.21)	0.04 (0.008)	0.08 (0.008)
DP / 160	2 (0.22)	6.95 (1.46)	0.35 (0.08)	0.59* (0.09)

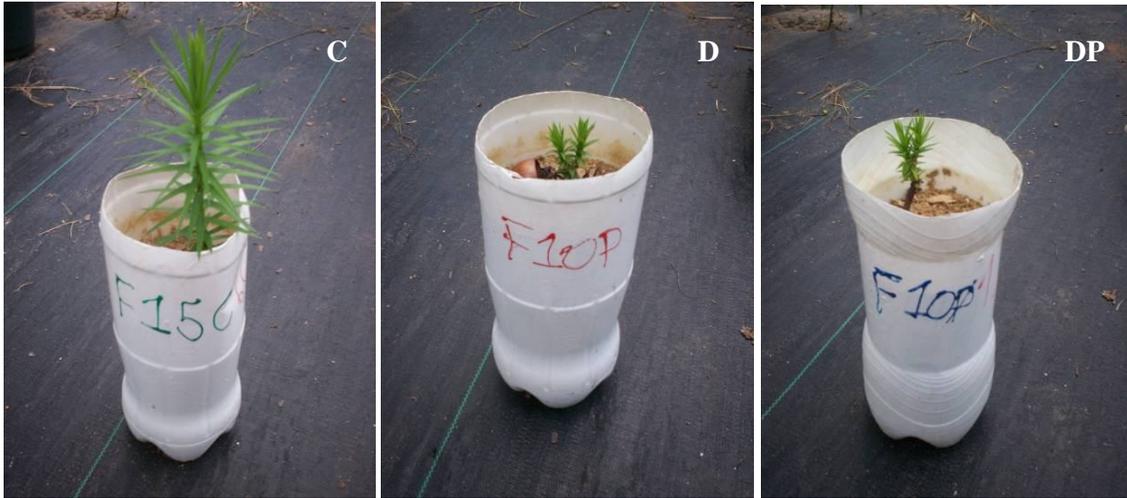


Figura 2. Da esquerda para a direita, aspecto geral de indivíduos submetidos aos tratamentos controle (C); dano mecânico (D); e dano mecânico com perda de vínculo com o pinhão (DP), aos 70 dias após a aplicação do dano.

Pode-se observar na Figura 3 que os três grupos apresentaram diferenças significativas no comprimento caulinar específico nos dois desmontes que sucederam o dano à parte aérea, sendo que o grupo DP foi o que apresentou o maior valor (indicativo de menor diâmetro e/ou menor densidade do tecido caulinar) e o grupo C, o menor. Enquanto as plântulas controle mantiveram valores semelhantes ao longo do período de crescimento, as danificadas exibiram um aumento inicial e então uma diminuição no valor deste parâmetro.

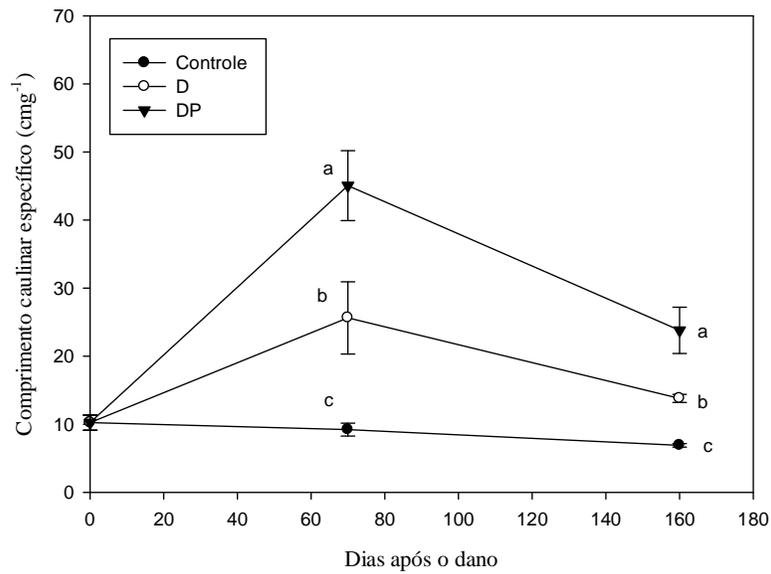


Figura 3. Variações no comprimento caulinar específico de plântulas de *A. angustifolia* ao longo do experimento. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($n = 6-7$, $P \leq 0.05$).

No primeiro período avaliado, entre 0 e 70 dias após a aplicação do dano, houve um aumento significativo na massa seca total das plântulas controle e das plântulas do tratamento D, enquanto o grupo DP permaneceu com a mesma quantidade de massa neste período. Aos 70 dias após sofrer o dano, o acúmulo de massa total das plântulas divergiu significativamente entre os três tratamentos (Fig. 4a). Neste momento, o grupo D já apresentava a reposição total da parte aérea perdida enquanto que a reposição deste órgão no grupo DP foi significativamente menor que no outro grupo de plântulas rebrotadas (Fig. 4b). Ao contrário das plantas controle, o grupo das plantas danificadas com pinhão apresentou uma diminuição significativa na massa da semente (Fig. 5a). Enquanto isso, o grupo DP, não possuindo mais seu vínculo com o pinhão, apresentou uma diminuição significativa na massa do hipocótilo (Fig. 5b). O padrão de acúmulo das reservas em *A. angustifolia*, neste estudo, é demonstrado através das plântulas controle, as quais utilizaram 21% da massa do pinhão e 62% da massa do hipocótilo neste primeiro período. Já o grupo D, após sofrer dano à parte aérea, utilizou 33% da massa do pinhão e 0% da massa do hipocótilo. Variações na massa dos cotilédones (Fig. 5c) foram muito semelhantes às da massa do hipocótilo, porém em proporções menores. O padrão de acúmulo de massa das raízes foi similar ao padrão de acúmulo da parte aérea neste período. Os tratamentos D e C apresentaram um aumento significativo de massa nas raízes enquanto o grupo das plântulas DP manteve constante a massa neste órgão (Fig. 6).

No segundo período avaliado, entre 70 e 160 dias após a aplicação do dano, tanto a massa seca total das plantas quanto a massa da parte aérea apresentou aumento significativo nos três tratamentos (Fig. 4a-b). Não havendo variação significativa na massa do pinhão nos grupos C e D, observou-se uma estabilização na massa deste órgão a partir dos 70 dias (Fig. 5a), portanto a partir deste momento este órgão deixou de contribuir diretamente na alocação de massa da plântula. Com as reservas do pinhão praticamente esgotadas, houve uma diminuição significativa na massa do hipocótilo no grupo D (Fig. 5b) contrariando o padrão de acúmulo deste órgão representado pelo grupo controle. Neste período ocorreu um aumento significativo na massa da raiz principal, das raízes laterais e total dos três grupos (Fig. 6), porém este aumento foi significativamente mais expressivo nas plântulas controle do que nos dois grupos de plântulas rebrotadas.

De uma forma geral, as plântulas dos diferentes tratamentos apresentaram um padrão similar de contribuição de massa relativa das diferentes partes de seu corpo, todas com uma maior contribuição de carbono em parte aérea. As reservas acumuladas inicialmente no

hipocótilo, cuja massa contribuiu em 28,89% da massa total da plântula no dia 0 dos tratamentos, foram utilizadas posteriormente pelos três grupos (Fig. 5a e 7), porém em quantidades diferentes. Aos 70 dias após o dano, as plântulas do tratamento D mantiveram um acúmulo significativo no hipocótilo em relação aos outros tratamentos. Observando-se a figura 7c, nota-se a tendência das plântulas rebrotadas de apresentar um padrão de distribuição parecido com o do grupo controle no decorrer dos dias, ou seja, com as maiores contribuições em parte aérea e raízes laterais.

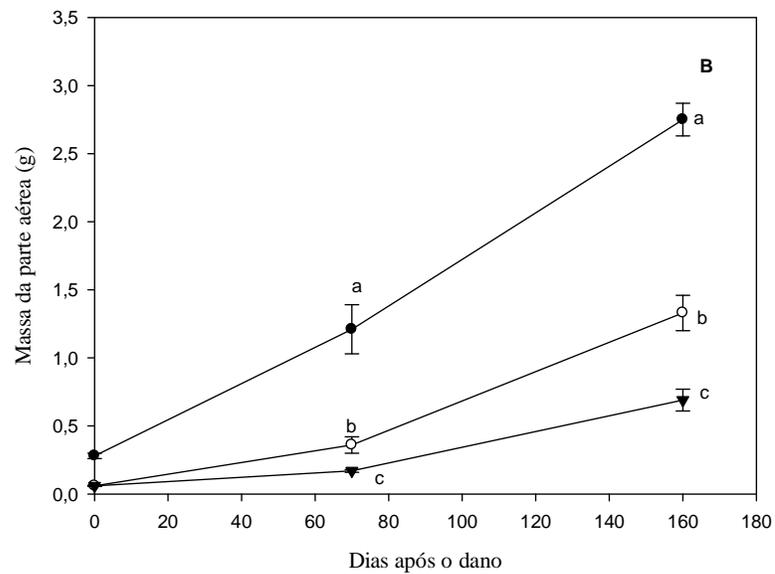
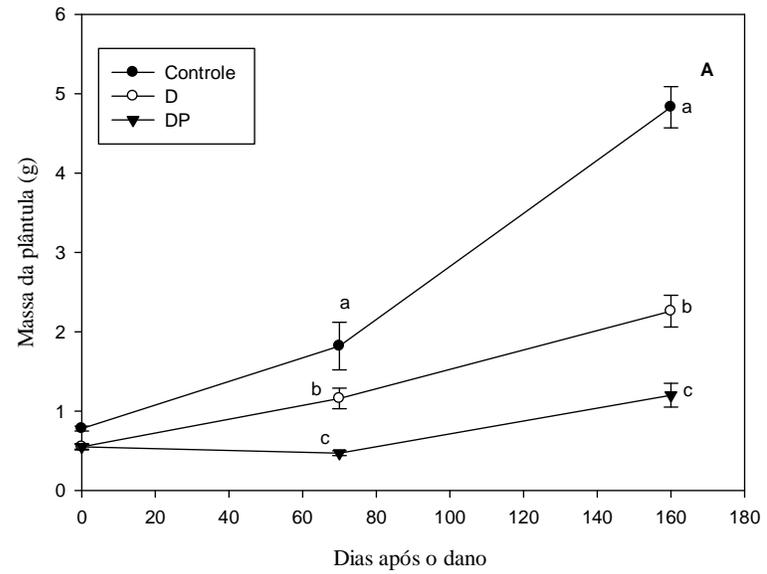


Figura 4. Variações na massa seca total de plântulas (A) e na massa seca da parte aérea (B) de *A. angustifolia* ao longo do experimento. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($n = 6-7$, $P \leq 0.05$).

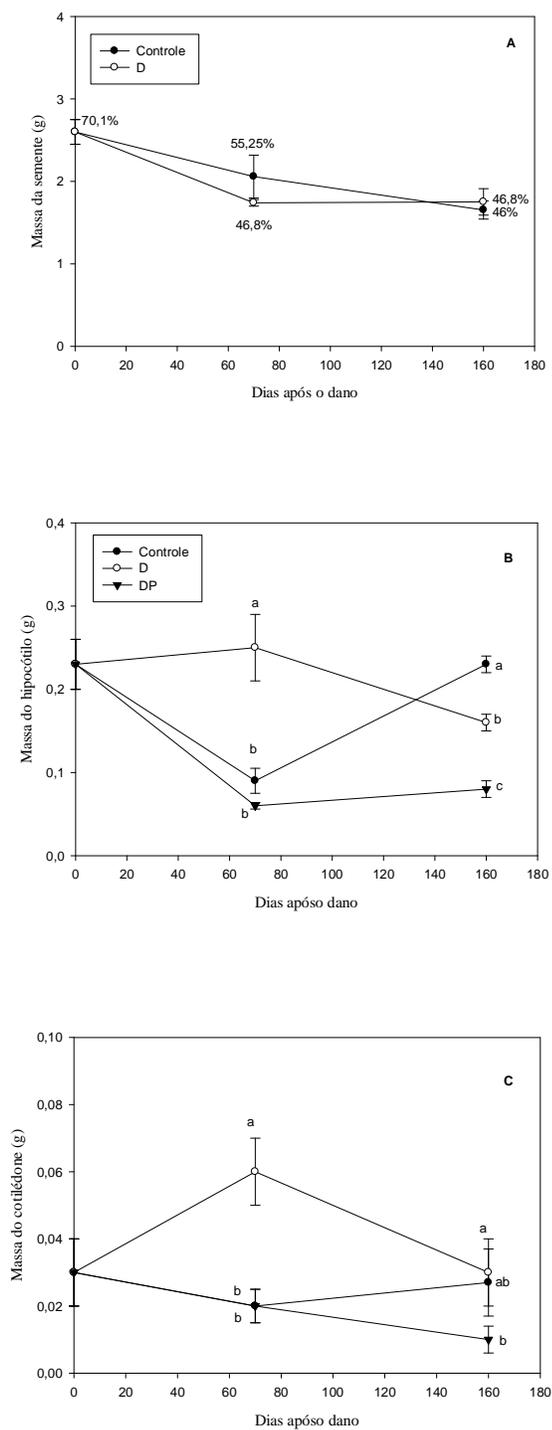


Figura 5. Variações na massa seca da semente (A), na massa seca do hipocótilo (B) e na massa seca dos cotilédones (C) de *A. angustifolia* ao longo do experimento. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($n = 6-7$, $P \leq 0.05$). Valores percentuais em relação à massa inicial da semente são mostrados em A.

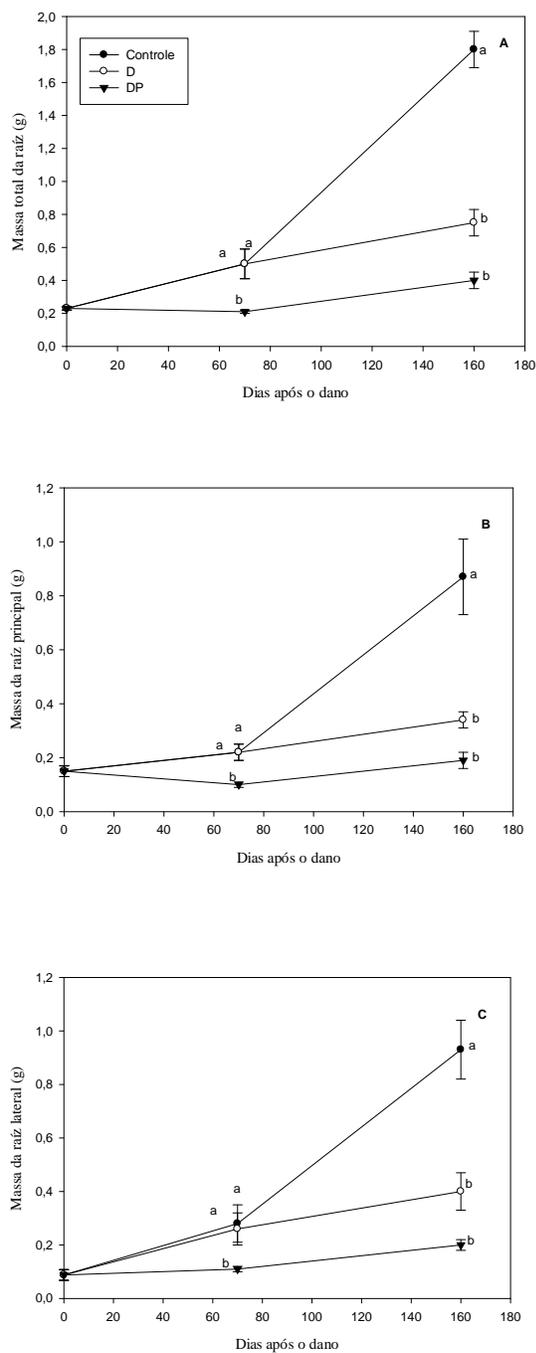


Figura 6. Variações na massa seca total da raiz (A), na massa seca da raiz principal (B) e na massa seca das raízes laterais (C) de *A. angustifolia* ao longo do experimento. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($n = 6-7$, $P \leq 0.05$).

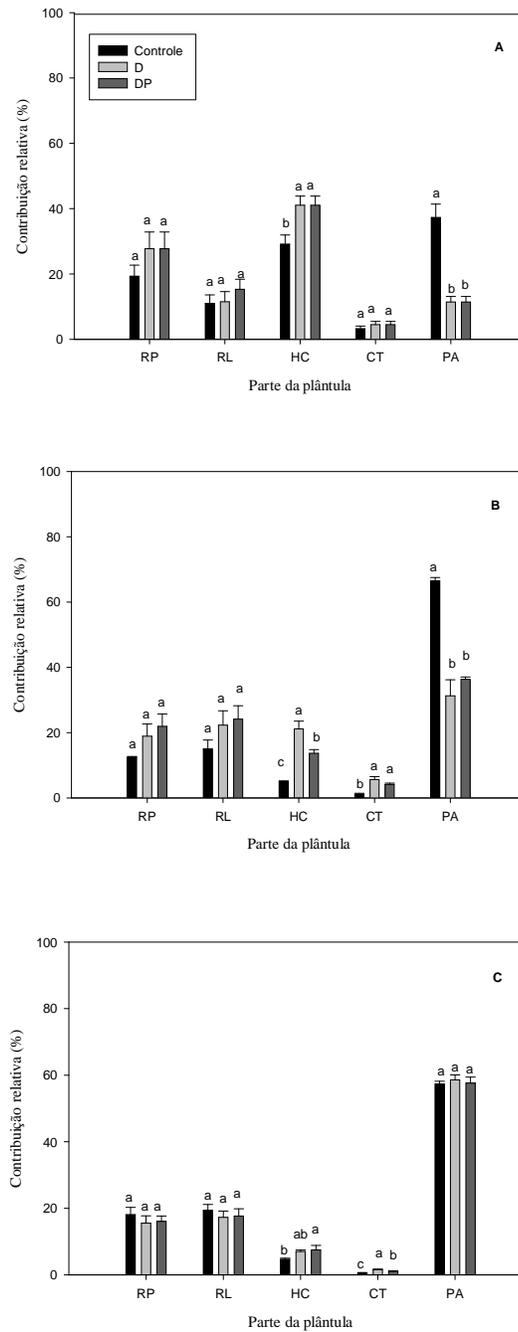


Figura 7. Contribuição relativa das diferentes partes quanto à massa total das plântulas de *A. angustifolia*, aos 0 (A), 70 (B) e 160 (C) dias após a aplicação dos tratamentos. RP – Raíz principal; RL – Raíz lateral; HC – Hipocótilo; CT – Cotilédones; e PA – Parte aérea. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($n = 6-7$, $P \leq 0.05$).

Discussão

Todas as plantas que sofreram remoção da parte aérea sobreviveram através da formação de rebrotes, e esta capacidade de rebrotar não dependeu do tempo de vínculo ao pinhão, ou seja, se mostrou independente do acesso pleno às reservas da semente. Este resultado nos leva a rejeitar a hipótese 1, de que a capacidade de rebrote da plântula depende do seu vigor. A maioria das coníferas tem uma capacidade limitada de produzir brotos epicórmicos após um evento de perturbação, porém espécies dos gêneros *Agathis*, *Araucaria* e *Wollemia* (Araucariaceae) apresentam uma estrutura axilar única, consistindo de meristemas axilares indiferenciados que não têm nem primórdios foliares nem conexões vasculares (BURROWS, 2003). BOND & MIDGLEY (2003) afirmam que, além das reservas de carbono presentes na planta, outro importante fator que afeta a capacidade de rebrote de uma espécie é a atividade meristemática. Neste estudo, sugerimos que *A. angustifolia* possui capacidade de rebrote e esta capacidade se dá devido à presença dos meristemas axilares encontrados nesta espécie, descritos por FINK (1983). Esses meristemas permanecem em estado indiferenciado por um tempo indefinido, até que a árvore sofra um dano. Estudos com *A. cunninghamii* revelaram que esta espécie também possui meristemas axilares e que ao sofrer dano na parte aérea, são formados brotos a partir destes meristemas (BURROWS, 1986; BURROWS, 1989). VEILLON (1978) observou a capacidade que *A. humboldtensis* possui em rebrotar a partir da base do caule após sofrer danos severos. Portanto, a ativação destes meristemas axilares presentes tanto na *A. angustifolia* quanto nas outras coníferas da família Araucariaceae não se deve ao estado nutricional e ao vigor da planta, mas sim a atividades endógenas. De acordo com FINK (1983) os meristemas podem se desenvolver em brotos quando é dado um estímulo hormonal apropriado. Quando um tecido com gemas apicais é removido, a dominância apical é suprimida (Torrey, 1976) e esta quebra induz a ativação de meristemas axilares, dormentes na condição anterior, levando a planta a retomar o crescimento, segundo uma nova orientação espacial que modifica o padrão arquitetural. Sob esta circunstância, a planta emite novos ramos como forma de repor o tecido perdido.

A intensidade ou vigor do rebrote de uma planta foi aqui avaliada pelo número de rebrotes formados e pela altura e massa dos mesmos. Neste estudo observamos que, para *A. angustifolia*, o número e a altura dos rebrotes não diferiu em função da permanência do vínculo com o pinhão. Porém a massa total dos rebrotes por plântula foi significativamente maior nas plântulas que permaneceram vinculadas à semente, sendo que esta maior massa

deveu-se provavelmente a um maior diâmetro dos rebrotes. As plântulas D e DP sofreram remoção da parte aérea e este dano mecânico induziu as plântulas de ambos os tratamentos à direcionarem o acúmulo de suas reservas ao ápice caulinar para a recomposição dos tecidos da parte aérea via rebrote, sendo esta reposição significativamente menor no grupo das plântulas que perderam seu vínculo com o pinhão precocemente. Desta forma, é aceita a segunda hipótese inicialmente proposta, a de que a intensidade do rebrote depende do vigor da plântula. SAKAI et al. (1995) afirmam que o rebrote é um mecanismo eficiente de reposição imediata de massa de parte aérea após perturbação. No entanto, plântulas rebrotadas dependem das reservas de carboidrato para manter o crescimento e a respiração até que esta tenha recuperado uma área foliar suficiente para manter ativamente estes custos novamente (CHAPIN et al., 1990).

As principais fontes de reservas de carboidratos nas plântulas de *A. angustifolia* são suas sementes grandes (pinhões) e seu intumescido hipocótilo. Alguns estudos têm observado que plântulas de sementes grandes podem rebrotar e tolerar a desfolhação melhor que plântulas de sementes pequenas (ARMSTRONG e WESTOBY, 1993). Sementes grandes armazenam mais compostos energéticos e nutrientes durante seu desenvolvimento conferindo à plântula maior vigor e/ou sobrevivência em condições de escassez de recursos, além da substituição de tecidos fotossintéticos perdidos através de herbivoria ou danos mecânicos (KIDSON e WESTOBY, 2000). Desta forma, podemos inferir a importância que a reserva da semente possui no sucesso do rebrote. A habilidade que uma plântula apresenta em se recuperar após sofrer dano por herbívoros ou por dano físico pode estar ligada à quantidade e utilização da reserva de sua semente (FOSTER et al., 1985). Sementes grandes, como o pinhão, estão associados a altos níveis de investimento em componentes químicos de defesa ou podem aumentar a tolerância da plântula contra herbivoria fornecendo energia para reposição do tecido perdido (FOSTER, 1986). A maioria das espécies de sementes grandes sofrem ataques de insetos ou vertebrados predadores de sementes, incluindo aquelas com sementes de casca dura. Além disso, os pinhões que escapam da predação estão sujeitas a outras causas de mortalidade como patógenos. A regeneração da Araucária é fortemente influenciada pelos ataques aos pinhões, porém esta espécie demonstra uma estratégia pela qual ela transfere de forma relativamente rápida as reservas do pinhão para um órgão subterrâneo.

DILLENBURG et al. (2010) já haviam documentado que a araucária possui um dreno inicial de reservas, localizado abaixo do solo, representado pelo hipocótilo subterrâneo. O significativo acúmulo inicial de massa no hipocótilo das plântulas neste estudo corroboram a importância do hipocótilo como dreno inicial das reservas do pinhão. BURROWS (1992) verificou que, em *A. bidwillii*, na terceira semana após sua germinação, as reservas do pinhão são estocadas no hipocótilo, sendo que este mesmo padrão também foi observado em *A. araucana* (CARDEMIL e REINERO, 1982). Essa rápida transferência das reservas do pinhão para o hipocótilo torna-se uma grande estratégia de sobrevivência e estabelecimento das plântulas, uma vez que o estoque de reservas em órgãos subterrâneos são comumente utilizados para a reposição da parte aérea após um evento de desfolhação (SCHUTZ et al., 2009). Este padrão apresentou grande importância para a sobrevivência das plântulas que perderam seu vínculo com o pinhão precocemente, mas que já haviam drenado parte das reservas do mesmo para o hipocótilo. Elas utilizaram este órgão como única fonte de reserva para repor o tecido fotossintético perdido e, ao investir toda energia para esta reconstrução, sacrificaram o investimento de massa em raízes. No caso de plântulas de *A. angustifolia* virem a sofrer predação de seus pinhões e ainda desfolhação por ataque de herbívoros, estas podem se regenerar via rebrote devido às reservas contidas no hipocótilo, um órgão subterrâneo e protegido contra perturbações. GARWOOD (1996) ressalta que as reservas energéticas, recurso heterotrófico de energia que permite à plântula permanecer independente de suprimentos externos para seu desenvolvimento, algumas vezes são estocadas no hipocótilo. KABEYA e SAKAI (2005) observaram que as reservas das sementes de *Quercus crispula* são alocadas e estocadas nas raízes no estágio inicial de desenvolvimento da plântula. A realocação dessas reservas para as raízes neste estágio pode reduzir o risco de se perder todas as reservas pela perda da parte aérea. BOWEN e PATE (1993) também concluem que, após um evento de perturbação, o surgimento de rebrotes se dá pelas reservas armazenadas em órgãos subterrâneos.

Mesmo que as plântulas com maior e menor vigor tenham diferido em relação à reposição de massa de parte aérea e em relação ao tipo de órgão de reserva utilizado, ainda assim, o padrão de distribuição de massa nos diferentes órgãos foi similar entre estes grupos. Dessa forma, nossa terceira hipótese é aceita, a de que a distribuição de massa não dependeria do vigor da planta. Cinco meses após o dano infligido às plântulas, observa-se que, apesar de esperadamente terem acumulado menos massa que as plantas controle, elas exibiam padrão de

distribuição de massa muito semelhante às outras. Estes resultados mostram a capacidade da espécie de restabelecer o balanço funcional entre suas partes após um severo dano sofrido. Segundo MIHALIAK & LINCOLN (1989), a desfolhação favorece um aumento de alocação à parte aérea até que seja alcançada novamente a mesma razão raiz/parte aérea da plântula antes da desfolhação, ou seja, a mesma razão de uma plântula controle.

Rebrote é uma estratégia de sobrevivência para muitas espécies lenhosas. BOND & MIDGLEY (2001) descreveram o rebrote como sendo uma forma de manter a atual geração de um indivíduo, o chamado nicho persistente. Eles também argumentam que este nicho persistente é uma estratégia alternativa que possibilita às espécies de plantas coexistirem em um ecossistema. É uma estratégia particularmente importante para a espécie em estudo e para seu ecossistema. No Planalto Sul-brasileiro, a floresta com *A. angustifolia* constitui a principal formação florestal e ocorre tanto em forma contínua quanto em manchas isoladas (capões) nos campos, formando um mosaico na paisagem. Em áreas com exclusão de fogo e pastejo, o processo de expansão florestal sobre áreas campestres ocorre a partir de bordas de floresta contínua ou de capões inseridos no campo (PILLAR, 2003). Nestas mesmas condições de exclusão, a expansão pode ocorrer pela colonização “aos saltos” de indivíduos florestais na matriz campestre, como observado na região nordeste do Rio Grande do Sul, onde indivíduos de *A. angustifolia* que se estabelecem no campo, posteriormente facilitam o recrutamento de outras espécies florestais (KLEIN, 1960). Porém, o fogo e a herbivoria intensa, orientados pelo homem, têm papel fundamental na manutenção do campo entremeado por floresta na região dos campos de altitude. O que se observa são indivíduos de *A. angustifolia* que, ao colonizar áreas mais abertas, são submetidas a estes distúrbios e após sofrerem o dano, se mantêm num mecanismo de persistência emitindo novos ramos, por vezes, multicaulinares. Com esta visão, o pinheiro-brasileiro pode colonizar áreas abertas e servir como poleiro para dispersores e facilitadora para outras espécies de plantas endêmicas da FOM restaurando, assim, a vegetação original deste ecossistema (DUARTE et al, 2006).

Considerações finais

As plântulas de *A. angustifolia* possuem capacidade de rebrote, e esta capacidade independe do vigor da plântula. Em relação às reservas contidas nos pinhões, as plântulas com maior vigor são capazes de produzir rebrotes mais intensos e, assim, apresentam maiores chances de colonizar e se restabelecer em seu ecossistema.

Trabalhos futuros deverão enfatizar a importância das interações bióticas, tais como tamanho do pinhão, e abióticas, como luz e sombra, na capacidade de rebrote do pinheiro brasileiro.

Referências bibliográficas

ARSMSTRONG, D.P. & WESTOBY, M. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology*, **74**: 1092-1100.

BARCHUK A.H.; CAMPOS, E.B.; OVIEDO, C. & DÍAZ,M.P. 2006. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecologia Austral*, **16**: 47-61.

BAZZAZ, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, **10**: 351-371.

BOND, W.J. & MIDGLEY, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Ecology & Evolution*, **16**: 45-51.

BOND, W.J. & MIDGLEY, J.J. 2003. The evolutionary ecology of sprouting. *International Journal of Plant Sciences*, **164**: 103-114.

BOWEN, B.J. & PATE, J.S. 1993. The significance of root starch in post-fire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia* R.Br. (Proteaceae). *Annals of Botany*, **72**, 7-16.

BURROWS, G.E. 1986. Axillary meristem ontogeny in *Araucaria cunninghamii* Aiton ex D. Don. *Australian Journal of Botany* **34**: 357-375.

BURROWS, G.E. 1987. Leaf axil anatomy in the Araucariaceae. *Australian Journal of Botany*, **35**: 631-640.

BURROWS , G. E. 1989 . Developmental anatomy of axillary meristems of *Araucaria cunninghamii* released from apical dominance following shoot apex decapitation *in vitro* and *in vivo*. *Botanical Gazette*, **150**: 369-377 .

- BURROWS, G.E. 1990. The role of axillary meristems in coppice and epicormic bud initiation in *Araucaria cunninghamii*. *Botanical Gazette*, **151**: 293-301.
- BURROWS, G.E.; BOAG, T.S. & STOCKEY, R.A. 1992. A morphological investigation of the unusual cryptogeal germination strategy of bunya pine (*Araucaria bidwillii*) – 21 an Australian rain forest conifer. *International Journal of Plant Sciences*, **153**: 503-512.
- BURROWS, G.E.; OFFORD, C. A.; MEAGHER, P. F. & ASHTON, K. 2003. Axillary meristems and the development of epicormic buds in Wollemi pine (*Wollemia nobilis*). *Annals of Botany* **92** : 835-844 .
- CARDEMIL, L. & REINERO, A. 1982. Changes of *Araucaria araucana* seed reserve during germination and early seedling growth. *Canadian Journal of Botany*, **60**: 1629-1638.
- CASTELLA, P. R. & BRITEZ, R. M. 2004. A floresta com araucária no Paraná: conservação e diagnóstico dos remanescentes florestais. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 233 p.
- CHAPIN, F.S. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **21**: 423-447.
- DILLENBURG, L.B.; ROSA, L.M. & MÓSENA, M. 2010. Hypocotyl of seedlings of the large-seeded species *Araucaria angustifolia*: an important underground sink of the seed reserves. *Trees*, **24**: 705-711.
- DILLENBURG, L. R. et al. Aspectos ecofisiológicos da regeneração de *Araucaria angustifolia*. In: Dutra, T.L.; Souza, A.F.; Backes, A., Zanchet, A.M.L.; Fonseca, C.R.; Ganade, G.. (Org.). Floresta de Araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável. Ribeirão Preto, 2009 , p. 57.

DUARTE, L.S. & DILLENBURG, L.R. 2000. Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany*, **48**: 531-537.

DUARTE, L.S. A importância da luz na regeneração de populações de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze na Floresta Nacional de São Francisco de Paula, RS, Brasil. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2001 (Dissertação de mestrado). 120p.

DUARTE, L.S. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology*, **31**: 520-528.

FERREIRA, A.G. & HANDRO, W. 1979. Aspects of seed germination in *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Revista Brasileira de Botânica*, **2**: 7-13.

FERREIRA, A.G. & IRGANG, B.E. Regeneração natural de *Araucaria angustifolia* nos Aparados da Serra-RS. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 30, Rio de Janeiro, 1979. Anais. Rio de Janeiro : UFRRJ, 1979. p.225-230.

FINK, S. 1983. The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. *American Journal of Botany*, **70**: 532-542.

FOSTER, A.S. & JANSON, C.H. 1985. The relationship between seed mass and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, **66**: 773-780.

FOSTER, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review*, **52**: 260-299.

GARWOOD, N.C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: Swaine MD (ed) The ecology of tropical forest tree seedlings. UNESCO, Paris, p.59-125.

GEORGE, L. O. & BAZZAZ, F. A. 1999. The Fern Understorey as an Ecological Filter: Emergence and Establishment of Canopy-tree Seedlings. *Ecology*, **80**: 833-845.

GUERRA, M. P. *et al.* Exploração, manejo e conservação da Araucária (*Araucaria angustifolia*). In: Simões, L. L.; Lino, C. F. (Org.). Sustentável Mata Atlântica: a exploração de seus recursos florestais. São Paulo: Editora SENAC São Paulo, 2002. p.85-101.

HAIG, D. & WESTOBY, M. 1991. Seed size, pollination casts and angiosperm success. *Evolutionary Ecology*, **5**: 231-247.

HUECK, K. 1972. As florestas da América do Sul. Ed. UnB- Ed.Polígono, São Paulo, pp. 206-239.

INOUE, M.T. & TORRES, D.V. 1980. Comportamento do crescimento de mudas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em dependência da intensidade luminosa. *Revista Floresta*, **11**: 7-11.

IUCN Red List of Threatened Species. Disponível em: www.iucnredlist.org. Acessado em 22 de junho de 2010.

KABEYA, D. & SAKAI, S. 2005. The relative importance of carbohydrate and nitrogen for the resprouting ability of *Quercus crispula* seedlings. *Annals of Botany*, **96**: 479-488.

KIDSON, R. & WESTOBY, M. 2000. Seed mass and seedling dimensions in relation to seedling establishment. *Oecologia*, **125**: 11-17.

KLEIN, R.M. 1960. O aspecto dinâmico do pinheiro - brasileiro. *Sellowia*. **12**(12): 17 - 44.

KRUGER, L.M. *et al.* 1997. Resprouters vs reseeders in South African forest trees; a model based on forest canopy height. *Funct. Ecol.* **11**, 101-105.

LAHOREAU, G.; BAROT, S., GIGNOUX, J.; HOFFMANN, W.A.; SETTERFIELD, S.A. & WILLIAMS, P.R. 2006. Positive effect of seed size on seedling survival in fire-prone savannas of Australia, Brazil and West Africa. *Journal of Tropical Ecology*, **22**: 719-722.

- LEISHMAN, M.R., WRIGHT, I.J., MOLES, A.T. & WESTOBY, M. The evolutionary ecology of seed size. In: *Seeds – Ecology of Regeneration in Plant Communities* (ed. M. Fenner). CAB International, Wallingford, 2000. p.31–57.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores Brasileiras – Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Ed. Plantarum, São Paulo, p.35.
- MACHADO, S.A. & SIQUEIRA, J.D.P. 1980. Distribuição natural da *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. In: *Problemas florestais do gênero Araucaria (Forestry Problems of Genus Araucaria)*, Fundação de pesquisas florestais do Paraná (FUPEF), pp. 4-9.
- MARTÍNKOVÁ, J.; M KOEVAROVÁ & J KLIME.OVÁ. 2004. Resprouting after disturbance in the short-lived herb *Rorippa palustris* (Brassicaceae): an experiment with juveniles. *Acta Oecologia*, **25**: 143-150.
- MATTOS, J. R. O pinheiro brasileiro. 2a. ed. Lages: Artes Gráficas Princesa, 1994. 225 p.
- MIHALIAK, C.A. & LINCOLN, D.E. 1989. Plant biomass partitioning and chemical defense: Response to defoliation and nitrate limitation. *Oecologia*, **80**: 122-126.
- NOBLE, I.R. & SLATYER, R.O. 1977. Post-fire succession of plants in Mediterranean ecosystems. In: Mooney, H.A. & Conrad, C.E. (eds.) *Proceedings of the Symposium on the Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems*. Pp. 27-36. USDA Forest Service, General Technical Report WO-3.
- OHKUBO, T. 1992. Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio*, **101**: 65-80.
- PACIOREK, C.J.; CONDIT, R.; HUBBELL, P. & FOSTER, R. B. 2000. The demographics of resprouting in tree and shrub species of a moist tropical forest. *Journal of Ecology*, **88**: 765-777.

PANZA, V.; LÁINEZ, V.; MARODER, H.; PREGO, I.; MALDONADO, S. 2002. Storage reserves and cellular water in mature seeds of *Araucaria angustifolia*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **140**: 273-281.

PILLAR, V. D. 2003. Dinâmica da expansão florestal em mosaicos de floresta e *Campos* no sul do Brasil. In: *Ecosistemas Brasileiros: Manejo E Conservação* (ed. V. Claudino-Sales) pp. 209–16. Expressão Gráfica, Fortaleza.

SAKAI, A.; OHSAWA, T. & OHSAWA, M. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *J. Plant Res.*, **108**: 377-386.

SCHUTZ, A.E.N., BOND, W.J. & CRAMER, M.D. 2009. Juggling carbon: allocation patterns of a dominant tree in a fire-prone savanna. *Oecologia*, **160**: 235-246.

SURLES, S.E. et al. 1993. Relationships among seed weight components, seedling growth traits, and predicted field breeding values in slash pine. *Canadian Journal Forest Research*, **23**: 1550-1556.

STEFENON, V.M; NODARI, R.O. & GUERRA, M.P. 2004. Genética e conservação de *Araucaria angustifolia*: III. Protocolo de extração de DNA e capacidade informativa de marcadores RAPD para análise da diversidade genética em populações naturais. *Biotemas*, **17**: 47–63.

STEUTER, A.A. & McPHERSON, G.R. Fire as a physical stress. In: BEDUNAH, D.J., SOSEBEE, R.E. Wildland plant physiological ecology and developmental morphology. Denver: Society for Range Management, 1995. p.550-579.

TORREY, J.G. 1976. Roots hormones and plant growth. *Annual Review of Plant Physiology*, **27**: 435-459.

VEILLON, J.-M. 1978 . Architecture of the New Caledonian species of *Araucaria*. In P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann [eds.], *Tropical trees as living systems*, 233 – 245. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R.R. & LIMA, J.C.A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, 1991. 124p.

VERDAGUER, D.; GARCIA-BERTHOU, E.; PASCUAL, G. & PUIGDERRAJOLS, P. 2000. Sprouting of seedlings of three *Quercus* species in relation to repeated pruning and the cotyledonary node. *Australian Journal of Botany*, **49**: 67-74.

WESTOBY, M.; LEISHMAN, M.R. & LORD, J.M. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **351**: 1309-1318.

ZANDAVALLI, R.B. Importância da competição durante o estabelecimento e crescimento inicial da *Araucaria angustifolia*, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2006 (Tese de doutorado). 167p.