

Alison Paulo Bernardi

**ESTRUTURA GENÉTICA E DEMOGRÁFICA DE *Podocarpus
lambertii* KLOTZCH EX ENDL. EM UMA PAISAGEM DE
CAMPO**

Dissertação apresentada no Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais da Universidade Federal de Santa Catarina como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Ciências, área de concentração: Recursos Genéticos Vegetais.
Orientador: Prof. Dr. Maurício Sedrez dos Reis

Florianópolis

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Bernardi, Alison Paulo
Estrutura Genética e Demográfica de *Podocarpus
lambertii* Klotzch Ex Endl. em uma paisagem de campo /
Alison Paulo Bernardi ; orientador, Maurício Sedrez dos
Reis - Florianópolis, SC, 2015.
128 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Agrárias. Programa de Pós-
Graduação em Recursos Genéticos Vegetais.

Inclui referências

1. Recursos Genéticos Vegetais. 2. Pinho-bravo. 3.
Paisagem de campo. 4. Conservação in situ. 5. Conservação
pelo uso. I. Reis, Maurício Sedrez dos. II. Universidade
Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em
Recursos Genéticos Vegetais. III. Título.

Alison Paulo Bernardi

**ESTRUTURA GENÉTICA E DEMOGRÁFICA DE *Podocarpus
lambertii* KLOTZCH EX ENDL. EM UMA PAISAGEM DE
CAMPO**

Esta Dissertação foi julgada em 24/02/2015 para obtenção do Título de “Mestre em Ciências”, e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais.

Florianópolis, 24 de Fevereiro de 2015.

Prof. Dr. Rubens Onofre Nodari

Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Maurício Sedrez dos Reis
(Presidente/Orientador)

Prof. Dr. Adelar Mantovani
(CAV-UDESC/Membro Externo)

Prof. Dr. Rubens Onofre Nodari
(RGV-UFSC/Membro Interno)

Dr. Juliano Zago da Silva
(RGV-UFSC/Membro Interno)

*Dedico este trabalho a minha família:
Luciana Bernardi, Paulino Bernardi,
Neusa Bernardi e Paula Bernardi.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Deus.

A minha esposa Luciana pela confiança, pelo amor, pelo companheirismo, pela amizade, pela coragem de enfrentar os bons e maus momentos juntos e principalmente pela paciência em me aguentar.

Aos meus pais, Paulino Bernardi e Neusa Bernardi, pelo apoio incondicional em todos os momentos desde sempre. A minha irmã Paula Bernardi que quebrou alguns galhos nas saídas de campo em Lages. Aos meus sogros Ronei Mores e Elci Mores, que se tornaram segundos pais.

Ao Professor Dr. Maurício Sedrez dos Reis pela disposição e orientação pessoal e profissional. Obrigado também pela confiança, respeito, pelo exemplo, pela amizade e conhecimento compartilhado.

Aos colegas do NPFT que passaram e aos que continuam, pela força em todos os trabalhos, pelas conversas de todo o dia, pelas discussões, pela amizade, pelo chimarrão e pelo café. O trabalho só foi realizado porque trabalhos em grupo: Montagna, Juliano, Márcia, Carol, Andréa, Victor, Willian, Miguel, Glauco, Samantha, Rafa, Alison.

Aos colegas do LFDGV, pela ajuda, amizade e pelas inúmeras conversas. Ao UCRF, especialmente ao Newton pela parceria de anos nos trabalhos.

Ao Professor Dr. Adelar Mantovani, incentivador na pesquisa desde a graduação e sempre disposto a ajudar. Obrigado também pela confiança, respeito e amizade.

Aos professores do RGV pelas discussões, conversas e exemplo de dedicação na formação pessoal e profissional de cada aluno do curso. À Bernadete pela amizade, disposição e exemplo de profissionalismo.

À José A. R. Ribeiro por ceder a área para realização do estudo.

À FAPESC Projeto TR 2013-3558 e ao PRONEX Projeto 2780/2012-4 pelo apoio financeiro.

À CAPES pela concessão da bolsa de Mestrado.

À UFSC e ao RGV pela possibilidade de realizar o Mestrado.

*“Independentemente das
circunstâncias, devemos ser sempre
humildes, recatados e despidos de
orgulho”.*

Dalai Lama

RESUMO

O *Podocarpus lambertii* Klotzch ex. Endl., comumente conhecido como pinho-bravo, é uma conífera nativa, dioica e endêmica no Brasil. Ocorre em duas áreas disjuntas e está presente na categoria “Quase ameaçada” da IUCN. O objetivo do trabalho foi de gerar informações sobre a estrutura genética e demográfica da espécie, para auxiliar no desenvolvimento de estratégias que visem a conservação pelo uso da espécie. Para tanto, os estudos demográficos e genéticos foram conduzidos em uma área amostral permanente (9 ha) em paisagem de campo da Floresta Ombrófila Mista, que apresentou histórico de exploração de espécies para uso madeireiro. No estudo demográfico, todos os indivíduos de *P. lambertii* acima de 0,1 m foram mensurados em 2013 e reavaliados em 2014 quanto a sua altura, diâmetro altura do peito (DAP) e localizados dentro das parcelas com coordenadas espaciais x e y . A população foi estratificada em cinco classes demográficas (Plântulas, Jovens, Imaturos, Masculinos e Femininos) e verificada a presença de estruturas reprodutivas nos Adultos (Masculinos e Femininos). Foram calculadas as estatísticas descritivas, o padrão espacial e a independência espacial. Para o estudo genético, foram coletadas acículas dos indivíduos de *P. lambertii* em todas as classes demográficas propostas. Foram utilizados 11 sistemas isoenzimáticos para caracterização da diversidade genética, além disso, foram estimadas as estatísticas F de Wright, verificada a estrutura genética espacial e o tamanho efetivo populacional. A população apresentou capacidade de regeneração, capacidade de colonização em ambientes de sucessão, baixa taxa de mortalidade e padrão espacial agregado para todas as classes demográficas. Além disso, foi encontrada uma baixa diversidade genética, índices de fixação positivos e significativos e divergência genética entre classes de indivíduos. A população apresentou grau de parentesco a distância de até 24 m e a conservação da espécie a longo prazo necessitaria de uma área aproximada de 34 ha. As informações geradas são importantes para conservação da espécie, reforçam a necessidade de manutenção e conservação dos capões e abre oportunidade para novos estudos com a espécie, tratando de aspectos como a biologia reprodutiva, estudo com progênes, dispersão e polinização. A continuidade e abrangência dos estudos permitirão efetivar a conservação pelo uso da espécie.

Palavras-chave: pinho-bravo, paisagem campo, conservação *in situ*, conservação pelo uso.

ABSTRACT

The *Podocarpus lambertii* Klotzch ex. Endl., generally known as pinho-bravo, is a native conifer, dioecious and endemic in Brasil. It occurs in two disjoint areas and is under the category “Almost threatened” of IUCN. The purpose of the work was to generate information about the genetic and demographic structure of the species, to help in the development of strategies that aim for the conservation by the use of the species. For this purpose, the demographic and genetic studies were conducted in a permanent sample area (9 ha) in a field landscape of Mixed Ombrophilous Forest, that showed historic of exploitation of species for lumber use. In the demographic study, all the individuals of *P. lambertii* over 0,1 m were measured in 2013 and reevaluated in 2014 for its height, diameter at breast height (DBH) and mapped inside of plots with spatial coordinates x and y . The population was stratified in five demographic classes (Seedling, Young, Immature, Male and Female) and verified for the presence of reproductive structures in Adults (Male and Female). The descriptive statistics, the spatial pattern and spatial independency were calculated. For the genetic study, needles of the individuals of *P. lambertii* were collected in all of demographic classes proposed. Eleven isozymes systems were used for the characterization of the genetic diversity, also, the statistics F of Wright were estimated, the spatial genetic structure and the effective population size were verified. The population showed capacity to regenerate, colonization capacity in succession environment, low mortality rate and an aggregate spatial pattern for all demographic classes. Beyond that, a low genetic diversity, significant positive fixation indexes, and genetic divergence between the individual's classes were found. The population showed kinship relationship up to 24 m and the species conservation for the long term would need an approximate area of 34 ha. The information generated is important for the species conservation, as it reinforces the need of maintenance and conservation of small forest patches and opens opportunity for new studies with the species dealing with aspects such reproductive biology, studies with progenies, dispersion and pollination. The continuing and wide range of the studies will let the conservation by the use of the species use turn effective.

Keywords: pinho-bravo, field landscape, *in situ* conservation, conservation by use.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Distribuição geográfica do gênero <i>Podocarpus</i> segundo Farjon (2013).....	31
Figura 2: Distribuição geográfica das espécies do gênero <i>Podocarpus</i> no Brasil: <i>P. acuminatus</i> (A); <i>P. aracensis</i> (B); <i>P. barretoii</i> (C); <i>P. brasiliensis</i> (D); <i>P. celatus</i> (E); <i>P. lambertii</i> (F); <i>P. roraimae</i> (G) e <i>P. sellowii</i> (H).....	32
Figura 3: Estrutura reprodutiva masculina (esquerda) e estrutura reprodutiva feminina (direita) de indivíduos adultos de <i>P. lambertii</i> . Fonte: Alison Paulo Bernardi.....	35
Figura 4: Área de estudo localizada em uma paisagem de campo com presença de capões na localidade da Coxilha Rica, Santa Catarina. Fonte: Alison Paulo Bernardi.....	47
Figura 5: Área amostral e suas respectivas dimensões utilizadas para obtenção e levantamento dos dados demográficos. A área em preto apresenta nove hectares e a área em vermelho 2,56 ha.	49
Figura 6: Áreas amostrais e suas respectivas dimensões utilizadas para caracterização da diversidade genética do <i>P. lambertii</i> na paisagem de campo.	51
Figura 7: Distribuição dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> nas cinco classes demográficas estabelecidas em função da altura e respectivas avaliações em 2013 e 2014.	57
Figura 8: Fluxograma da dinâmica populacional dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> para os anos de 2013 e 2014, sendo: Ind.: indivíduos; Pl.: plântulas; Jo.: jovens; Ima.: imaturos; Mas.: masculinos; Fem.: femininos; Mo.: mortos; Ne.: não encontrados, Ex.: excluídos; Ing.: ingressantes.....	59
Figura 9: Distribuição em classes de altura para os indivíduos da classe Plântulas de <i>P. lambertii</i> em uma área de 2,56 ha. **Diferenças significativas ($p < 0,01$) de acordo com o teste χ^2	60
Figura 10: Distribuição em classes de altura para os indivíduos da classe Jovens de <i>P. lambertii</i> em uma área de 2,56 ha. *Diferenças significativas ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2	61
Figura 11: Distribuição em classes de altura para os indivíduos da classe Imaturos de <i>P. lambertii</i> em uma área de nove hectares. *Diferenças significativas ($p < 0,01$) e ** diferenças significativas de ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2	62

Figura 12: Distribuição em classes de altura para os indivíduos das classes Masculinos e Femininos de <i>P. lambertii</i> em uma área de nove hectares.	63
Figura 13: Distribuição em classes de diâmetros (DAPs) para os indivíduos da classe Imaturos de <i>P. lambertii</i> em uma área de nove hectares. *Diferenças significativas ($p < 0,01$) e ** diferenças significativas de ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2	64
Figura 14: Distribuição em classes de diâmetros (DAPs) para a categoria Adultos (Masculinos e Femininos) de <i>P. lambertii</i> em uma área de nove hectares. *Diferenças significativas ($p < 0,01$) e ** diferenças significativas de ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2	65
Figura 15: Distribuição da porcentagem estimada de cobertura do dossel na parcela de nove hectares. A resolução utilizada para representação foi de 10 x 10 m (Adaptado de Paludo, 2013).	66
Figura 16: Distribuição espacial (esquerda) dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos, Masculinos e Femininos e indivíduos Mortos. Análise do padrão espacial (direita) dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> pela função K de Ripley para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos, Masculinos e Femininos e Mortos. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE).	68
Figura 17: Análise da independência espacial dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> da classe Plântulas em relação aos indivíduos adultos (Classe Masculinos e Femininos) pela função K bivariada de Ripley. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Independência Espacial (CIE).	68
Figura 18: Análise da independência espacial dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> da classe Plântulas em relação as plântulas de <i>A. angustifolia</i> e dos indivíduos da classe Plântulas em relação aos adultos de <i>A. angustifolia</i> (Masculinos e Femininos) pela função K bivariada de Ripley. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Independência Espacial (CIE).	69
Figura 19: Distribuição espacial (esquerda) dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> Mortos vs Plântulas e Mortos vs Femininos. Análise da independência espacial dos indivíduos de <i>P. lambertii</i> Mortos vs Plântulas e Mortos vs Femininos pela função K bivariada de Ripley. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Independência Espacial (CIE).	70

Figura 20: Estrutura genética espacial para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos, categoria Adultos (Masculinos e Femininos) e toda a População de *P. lambertii*. A linha contínua refere-se a estimativa do coeficiente de coancestria médio e as linhas pontilhadas referem-se ao intervalo de confiança (95%) construído a partir de 1000 reamostragens *bootstraps* em relação à hipótese de ausência de coancestria ($H_0: \theta_{xy} = 0$)..... 75

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Sistemas isoenzimáticos utilizados na caracterização de indivíduos de <i>P. lambertii</i> . Adaptado de Alfenas (1998). Fonte: NPFT-UFSC, 2011.....	53
Tabela 2: Frequências alélicas para 11 sistemas alozímicos em uma população de <i>P. lambertii</i> para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e categoria Adultos (Masculinos e Femininos).	71
Tabela 3: Índices de diversidade genéticas para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e categoria Adultos (Masculinos e Femininos) de uma população de <i>P. lambertii</i> . N = tamanho da amostra; $n^{\circ} Al.$ = número total de alelos da amostra; $P_{(99\%)}$ =porcentagem de locos polimórficos; A =número de alelos por loco; Ap = número de alelos por loco polimórfico; H_E = heterozigosidade esperada; H_o = heterozigosidade observada; f =índice de fixação; $Ar.$ = alelos raros; $Ex.$ = alelos exclusivos e S =desvio padrão. $*p<0,05$	73
Tabela 4: Divergência intrapopulacional entre as classes demográficas estipuladas de <i>P. lambertii</i> . $*p<0,05$	74
Tabela 5: Tamanho efetivo populacional (N_e) para valores de referência de 500 e 1000 indivíduos para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e categoria Adultos (Masculinos e Femininos) de uma população de <i>P. lambertii</i> . Onde n = número de indivíduos amostrados; f = índice de fixação; N_e = tamanho efetivo populacional e S = desvio padrão.....	76
Tabela 6: Área para conservação (ha) da diversidade genética encontrada em cada classe demográfica de uma população de <i>P. lambertii</i> em paisagem de campo, tendo como referência tamanhos efetivos de 500 e 1000 indivíduos.	77

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

- \hat{A} – Alelos por Loco
 \hat{A}_p – Alelos por Loco Polimórfico
 \hat{F}_{IS} – Índice de Fixação Individual
 \hat{F}_{IT} – Índice de Fixação Total
 \hat{F}_{ST} – Divergência Genética
 \hat{H}_E – Heterozigosidade Esperada
 \hat{H}_O – Heterozigosidade Observada
 $\hat{P}_{(99\%)}$ – Porcentagem de Locus Polimórficos
 \hat{f} – Índice de Fixação
♀ - Feminino
♂ - Masculino
6PGDH – 6-Fosfogluconato Desidrogenase
APPs – Áreas de Preservação Permanentes
Ae – Alelos Efetivos
Ar – Alelos Raros
C° - Graus Celsius
CAE – Completa Aleatoriedade Espacial
cal AP – Idade em anos radiocarbono calibrados antes do presente
Cfb – Mesotérmico subtropical úmido sem estação seca
CIE – Completa Independência Espacial
DAP – Diâmetro Altura do Peito
DIA – Diaforese
EHW – Equilíbrio Hardy-Weinberg
Ex – Alelos Exclusivos
FED – Floresta Estacional Decidual
FESD – Floresta Estacional Semidecidual
FLONA – Floresta Nacional
FOA – Floresta Ombrófila Aberta
FOD – Floresta Ombrófila Densa
FOM – Floresta Ombrófila Mista
Fstat – Software Estatístico Genético
G2DH – Glicerato-2 Desidrogenase
G6PDH – Glucose 6-Fosfato Desidrogenase
GDA – Software Estatístico Genético
GTDH – Glutamato Desidrogenase
ha – Hectares
 \hat{H}_{EI} – Heterozigosidade Esperada Média entre as Populações
 \hat{H}_{ET} – Heterozigosidade Esperada Total

\hat{H}_{OT} – Heterozigosidade Observada Total
IDH – Isocitrato Desidrogenase
ind.ha⁻¹ – Indivíduos por Hectare
IUCN – União Internacional de Conservação da Natureza
k – Número de Alelos nos Locos
LFDGV – Laboratório de Fisiologia do Desenvolvimento e Genética Vegetal
MDH – Malato Desidrogenase
ME – Enzima Máfica
MFA – Massa Foliar por Área
MMA – Ministério do Meio Ambiente
 n_{ij} – Número de ocorrência do alelo i na população j
 n_j - Número total de alelos amostrados na população j
 N_e – Tamanho Efetivo Populacional
 \hat{p}_{ij} - Frequência do alelo i na população j
PGI – Fosfogluco Isomerase
PGM – Fosfoglucomutase
PRX – Peroxidase
PVPP – Polivinilpolipirrolidona
RGV – Recursos Genéticos Vegetais
RPM – Rotações Por Minuto
S – Desvio Padrão
SPAGEDI – Software de Análise do Padrão Espacial e Diversidade Genética
TC – Tris-Citrato
UDESC – Universidade Estadual de Santa Catarina
UFSC – Universidade Federal de Santa Catarina
UR – Umidade Relativa
V – Volts
 θ_{xy} – Coeficiente de Coancestria
 χ^2 – Qui-quadrado

1. INTRODUÇÃO

O alto grau de riqueza e endemismo torna os biomas brasileiros grandes centros de biodiversidade, abrigando uma significativa porção da biodiversidade mundial, como é o caso da Mata Atlântica, um dos complexos vegetacionais mais singulares do mundo. Historicamente esse bioma vem sofrendo as consequências do processo de fragmentação, apresentando condições ambientais bastante heterogêneas (Ribeiro et al., 2009) e remanescentes de vegetação deteriorados. Atualmente a área coberta por florestas na Mata Atlântica varia de 11,4% a 16,0% e da vegetação original resta apenas 1% (Ribeiro et al., 2009).

O estado de Santa Catarina está inserido no bioma Mata Atlântica e apresenta três tipologias florestais predominantes, a Florestas Ombrófila Mista (FOM), Florestas Ombrófila Densa (FOD) e a Floresta Estacional Decidual (FED). Hoje os remanescentes florestais da FOM, FOD e FED em Santa Catarina estão estimados em 24,4%, 40,5% e 16,1% da área de cobertura original, respectivamente (Vibrans et al., 2012). A FOM é uma das formações florestais mais notáveis do bioma Mata Atlântica, entretanto a supressão da maior parte desta floresta devido ao processo de colonização e das atividades antrópicas (Sanquetta et al., 2010) culminou em paisagens fragmentadas com áreas reduzidas e que podem comprometer consideravelmente a sustentabilidade das espécies nesses locais.

O *Podocarpus lambertii* Klotzh Ex. Endl. é uma espécie nativa, endêmica e característica da FOM. Devido à exploração madeireira, expansão agropecuária e silvicultural com espécies exóticas, o *P. lambertii* está presente na categoria “Quase ameaçada” da Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas da IUCN (Bachman et al., 2012). Segundo Carvalho (2004) a espécie ocorre em duas áreas disjuntas, da Bahia ao Rio Grande do Sul. É uma espécie dioica que pode atingir 27 m de altura e 1,20 m de diâmetro, os indivíduos jovens apresentam tronco reto, crescimento monopodial e copa cônica (Marchiori, 1996). Segundo Inoue; Roderjan & Kuniyoshi (1984) a espécie apresenta usos madeireiros similares aos da araucária, suas características físico-mecânicas são de qualidade, podendo ser utilizada para diversos fins (Lorenzi, 1992; Carvalho, 2004). A polinização é realizada principalmente por abelhas (Carvalho, 2004) e a dispersão das sementes é preferencialmente ornitocórica (Kuniyoshi, 1983). As populações da espécie estudadas em Santa Catarina apresentaram baixa diversidade genética, altos índices de fixação, presença de alelos raros e alta divergência genética (Reis et al., 2012).

A falta de informações de ordem geral sobre algumas espécies nativas da FOM, como é o caso do *P. lambertii*, principalmente em paisagens de campo, reforça a necessidade de estudos genéticos e demográficos para gerar informações que caracterizem o seu estado atual de conservação. Estudos de diversidade e estrutura genética de espécies (Reis, 1996; Quiroga & Premoli, 2010) associados a estudos ecológicos, como por exemplo, a dinâmica e estrutura demográfica, podem gerar informações extremamente importantes nesse contexto, sugerindo por exemplo, um número de indivíduos que seja ecologicamente e geneticamente viável para conservação de uma espécie (Kageyama et al., 1998).

Além disso, os estudos demográficos podem trazer indicações sobre tendências de declínio ou aumento populacional (Peres et al., 2003; Wright et al., 2003) e o conhecimento do padrão espacial pode ser uma ferramenta importante para entender o comportamento de diversos fenômenos de uma espécie, sendo um ponto decisivo em várias teorias ecológicas (Legendre & Fortin, 1989). Estudos relacionados à genética de populações possibilitam ainda inferências importantes com relação a estratégias de conservação e regeneração de florestas (Kitamura & Rahman 1992; Bawa 1992; Petit et al. 1998; Nason & Hamrick 1997), bem como para a elaboração de estratégias de manejo (Bawa et al. 1993; Reis et al. 2000).

Inúmeros são os estudos relacionados à genética de populações e suas aplicações práticas em espécies florestais (Reis et al. 2000; Mariot et al. 2002; Mantovani et al. 2006; Bittencourt, 2011; Sant'Anna, 2011; Cristofolini, 2013; Montagna, 2014), permitindo inferir sobre o fluxo gênico, tamanho efetivo das populações, diversidade genética e estrutura interna das populações. Informações desta natureza podem assegurar uma melhor utilização dos recursos genéticos disponíveis, maximizando o potencial de resposta de coleções de germoplasma ou de populações naturais conservadas (Petit et al. 1998).

O conhecimento gerado até o momento, relacionando aspectos biológicos, ecológicos e genéticos ao *P. lambertii* são escassos, além disso a atual situação de conservação em que a espécie se encontra em Santa Catarina, de baixa diversidade genética e os altos índices de fixação, merecem atenção especial. Nos remanescentes florestais e nas paisagens de campo existem as últimas fontes de reposição desta espécie, o que os torna importantes para a conservação. O grau de organização e dinâmica da variabilidade genética da espécie, bem como o entendimento da dinâmica e estrutura demográfica são fundamentais para o

delineamento de estratégias de conservação pelo uso, possibilitando a continuidade do processo evolutivo da espécie.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 MATA ATLÂNTICA

A Mata Atlântica é um dos 25 *hotspots* de biodiversidade reconhecidos no mundo e contempla diferentes formações florestais, tais como a Floresta Ombrófila Densa (FOD); Floresta Ombrófila Mista (FOM), também denominada de Mata de Araucárias; Floresta Ombrófila Aberta (FOA); Floresta Estacional Semidecidual (FESD); e Floresta Estacional Decidual (FED), bem como os manguezais, as vegetações de restingas, campos de altitude (CA), brejos interioranos e encaves florestais do Nordeste (MMA, Lei nº 11.428, de 22 de Dezembro de 2006). Este bioma cobriu originalmente cerca de 150 milhões de hectares, abrangendo uma grande diversidade de condições ambientais (Riberio et al., 2009).

Em função da constante ação antrópica, hoje a Mata Atlântica encontra-se extremamente reduzida, com grande parte de sua vegetação remanescente presente em pequenos fragmentos, isolados entre si e compostos por espécies florestais secundárias em estádios iniciais ou médios de sucessão (Metzger et al., 2009). Ribeiro et al. (2009) estimam que 80% dos remanescentes do bioma Mata Atlântica possuem menos de 50 ha e que a distância média entre os mesmos é de 1440 m. Tal estimativa evidencia um elevado grau de fragmentação e distanciamento dos remanescentes da Mata Atlântica.

O estado de Santa Catarina está completamente inserido no bioma Mata Atlântica e o território catarinense é ocupado por três tipologias florestais predominantes, a FOM que cobria originalmente 42,5% de todo território catarinense, FOD com cobertura original de 30% e a FED com 8% de cobertura original (Klein, 1979). Atualmente esses remanescentes florestais apresentam áreas de cobertura estimadas em 24,4% para a FOM, 40,5% para a FOD e 16,1% para a FED da vegetação original que cobria o estado (Vibrans et al., 2012).

A fisionomia da FOM é marcada pela presença da *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, recebendo denominações diversas: floresta de pinheiros, pinhais, mata de araucária, entre outras. No início do século XX aproximadamente 35% da cobertura vegetal dos estados do sul do Brasil estavam representados pela FOM. Atualmente, devido as ações antrópicas, os remanescentes florestais estão sob a forma de fragmentos e em sua grande maioria, cobertos por formações secundárias em fase inicial ou intermediária de sucessão (Guerra et al., 2002; Ribeiro et al., 2009; Vibrans et al., 2012).

A maior parte dos remanescentes está em terras privadas (Kanieski, 2010), muitos destes remanescentes pertencem a indústrias madeireiras, os quais foram submetidos à constante exploração, o que contribuiu significativamente na aceleração do empobrecimento genético das espécies. O efeito mais claro desse processo de exploração e fragmentação é a perda de habitats. Adicionalmente a isto a fragmentação resulta em três outros efeitos: aumento do número de fragmentos, diminuição do tamanho dessas áreas e aumento no isolamento dos fragmentos (Fahrig, 2003). Estes efeitos podem provocar uma redução populacional a níveis tão baixos que podem culminar em extinção local de diversas espécies (Gaines et al., 1997).

Nesse contexto os recursos genéticos vêm sendo destruídos de modo irreversível, antes mesmo de serem conhecidos e a exploração desses recursos tem levado a uma destruição dos ecossistemas, com alterações profundas e consequências desastrosas ao meio ambiente (Kageyama 1987; Guerra et al., 1998).

2.2 PAISAGEM DE CAMPO

A paisagem de campo é formada predominantemente por uma vegetação em forma de mosaico campo-floresta. As manchas de florestas são popularmente conhecidas como capões, nome de origem guarani “*caapuan*” que significa mata-redonda (*caa*= mata, *puan*= redondo) (Mattos, 1994). Essas paisagens podem ser encontradas em certo aspecto natural em algumas regiões menos degradadas, apesar das massivas alterações na paisagem que têm ocorrido pela conversão dos habitats para agricultura e silvicultura (Behling et al., 2009). Além disso, os campos no sul do Brasil, incluindo sua origem, desenvolvimento, distribuição, composição e biodiversidade, assim como o papel do fogo e do impacto humano, têm sido estudados apenas recentemente (Behling et al., 2009).

Rambo (1956 a, b) e Klein (1975), baseando-se principalmente em evidências fitogeográficas, sugerem que os campos são o tipo de vegetação mais antigo e que a expansão da floresta seria um processo mais recente, decorrente principalmente das mudanças no clima para condições mais úmidas. Alguns estudos palinológicos têm sido realizados durante as últimas décadas na região campestre sul-brasileira (Behling, 2001) e a dominância de uma vegetação de campos é atribuída às condições glaciais frias e secas e também às condições climáticas quentes e secas do Holoceno superior. Uma estação anual seca, em média de três meses, era característica para os períodos do Holoceno Inferior e Médio (Behling, 1997, 2001).

A expansão da floresta com araucária sobre áreas de vegetação campestre teve início no planalto em torno de 3210 anos cal AP, começando a partir da migração das matas de galeria ao longo de rios. A partir dessas condições, no Holoceno Superior a floresta atingiu os campos mais elevados, com as atuais condições climáticas úmidas (Behling et al., 2009). Na região do planalto, os campos ainda dominavam a paisagem durante o Holoceno Inferior e Médio (11.500 até 4320 anos cal AP), as espécies relacionadas à floresta com araucária aumentaram um pouco, porém continuavam sendo raras, indicando que tais populações migraram para estas áreas possivelmente por meio de estreitos corredores (Behling et al., 2009).

Somente durante a primeira parte do Holoceno Superior, a floresta com araucária se expandiu, formando uma rede de florestas de galeria, embora a vegetação campestre ainda dominasse regionalmente. Klein (1978) relata que nessas áreas de vegetação campestre, predominavam agrupamentos herbáceos de Ciperaceae e Verbenaceae, com a presença de espécies mais frequentes, como o *Baccharis gaudichaudiana* DC. (carqueija-do-campo), *Baccharis uncinella* DC. (vassoura-lajeana) e *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (samambaia-das-taperas). Além disso, essa expansão incluía populações de *Myrsine* sp. (capororoca) e com menor frequência, indivíduos de *Mimosa scabrella* Benth. (bracatinga), espécies de *Myrtaceae*, *Podocarpus* sp. e *Ilex* sp. (Behling et al., 2009). Durante o Holoceno Superior até o presente, a floresta com araucária continuou a se expandir, o que reduziu a área de campo.

Nesse contexto, a história da paisagem de campo, principalmente nos últimos 10 mil anos, sempre esteve associada a algum grau de interferência antrópica, tanto as comunidades da flora quanto da fauna, por povos indígenas e colonizadores europeus. Além disso, a paisagem de campo vem sofrendo uma seleção natural ao longo do tempo e provavelmente se encontram adaptadas às atuais pressões de pastejo e de fogo (Pillar et al., 2009b).

Nas últimas décadas a remoção da floresta e a alteração da paisagem, por meio da agricultura, pastoreio e plantios de *Pinus* e *Eucalyptus*, têm mudado claramente a vegetação original (Behling et al., 2009) e vastas áreas originalmente cobertas com os campos foram transformadas em outros usos. Esse processo aconteceu sem que limites tenham sido efetivamente estabelecidos e aplicados nem pelo poder público nem pela sociedade (Pillar et al., 2009b). Além disso, a legislação ambiental a respeito é ainda pouco difundida e os campos estão

pobrememente representados nos sistemas de áreas protegidas (Overbeck et al., 2006).

2.3 CARACTERÍSTICAS DO GÊNERO E ESPÉCIE

As floras da América do Sul, Antártica e Austrália apresentam descendentes de Gondwana, entre elas as “coníferas do Sul” como as Podocarpaceae, Araucariaceae e Cupressaceae, que cobriam inicialmente a região periférica da Antártica (Cox & Moore, 2009). As coníferas sul-americanas apresentam afinidade neotropical e subantártica, presentes desde regiões tropicais, subtropicais até médias e altas latitudes temperadas (Veblen, 2005).

A família Podocarpaceae apresenta registros fósseis que sugerem sua origem no Triássico de Gondwana, espalhando-se para os Hemisférios Norte e Sul na era Mesozóica e estendendo-se com maior frequência nas regiões sul na era Cenozóica (Hill & Brodribb, 1999). A distribuição da família ocorre desde ambientes tropicais até subtropicais de altitude sendo considerada uma família pantropical (Farjon & Page, 1999; Farjon, 2013).

A filogenia da família Podocarpaceae é pouco conhecida e ainda existem muitos conflitos quanto às informações morfofisiológicas (Kelch, 1997) e moleculares (Coran et al., 2000; Sinclair et al., 2002) relacionadas à classificação das espécies, mesmo sendo a segunda maior família de coníferas (Farjon, 2001). Originalmente a família foi classificada em dois gêneros: *Podocarpus* e *Dacrydium*, tendo como base o tipo e estrutura da folha (Endlicher, 1847). Atualmente a família conta com 19 gêneros, 194 espécies e nove variedades, resultado de investigações detalhadas de gênero e família (Page, 1988, 1990), embriogênese e citologia (Quinn, 1966a), bioquímica (Quinn & Gadek, 1981), anatomia (Buchholz & Gray, 1948a, 1948b, 1948c; Gray & Buchholz, 1951a, 1951b; Gray, 1955, 1956, 1958; Gaussen, 1973), morfologia (Tomlinson & Takaso, 1989a) e moleculares (Coran et al., 2000; Sinclair et al., 2002).

O gênero *Podocarpus* foi descrito em 1807 pelo botânico francês Charles Louis L’Héritier de Brutelle, baseando-se na espécie Sul Africana *Podocarpus elongatus* (Aiton) L’Hérit. Ex Pers (Pilger, 1926). Geograficamente o gênero *Podocarpus* ocupa três grandes regiões, são elas: I) Região Sul do Japão e China, Nepal, Sumatra, Austrália, Nova Zelândia, Tasmânia, Ilhas Fiji e Filipinas; II) Região Sul da África e Madagascar, estendendo-se para o norte e III) América Central e América

do Sul, incluindo as Antilhas até o Trópico de Câncer (Figura 1) (Farjon, 2013).

As espécies desse gênero ocorrem naturalmente nas florestas tropicais higrófilas perenifólias, também conhecidas como “florestas pluviais”, situadas em altitudes que variam de 800 m a 3100 m (Lamprecht, 1990). Segundo Ledru et al. (2007) o gênero pode apresentar populações esparsas restritas a refúgios como altas elevações em cadeias de montanhas, florestas de galeria no cerrado e caatingas. Lamprecht (1990) destacando ainda as florestas pluviais, relata que estas florestas apresentam um volume pluviométrico estável durante o ano e elevada umidade do ar, que atua como um fator determinante do sítio, além da presença frequente de coníferas dos gêneros *Araucaria* e *Agathis*.

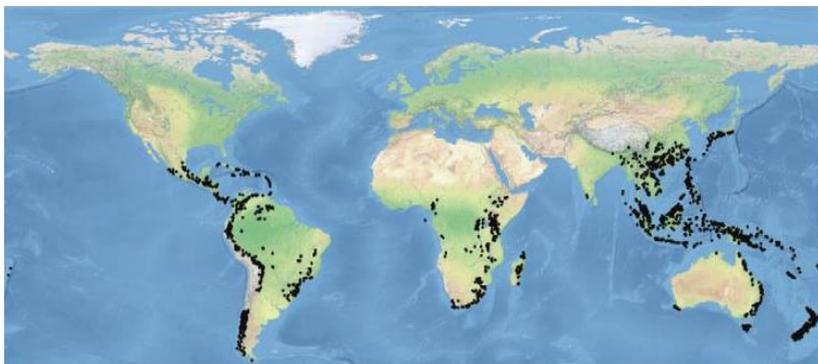


Figura 1: Distribuição geográfica do gênero *Podocarpus* segundo Farjon (2013).

Ocorrem em território brasileiro quatro espécies endêmicas do gênero *Podocarpus*: *P. lambertii* Klotzch ex Endl., *P. sellowii* Klotzch ex Endl., *P. brasiliensis* Laubenfels (Ledru et al., 2007) e *P. barretoii* Laubenfels & Silba (Souza et al., 2013). Ainda Souza et al. (2013) destaca a ocorrência de mais quatro espécies do gênero no Brasil (*P. roraimae* Pilger, *P. acuminatus* Laubenfels, *P. aracensis* Laubenfels & Silba e *P. celatus* Laubenfels (Figura 2).

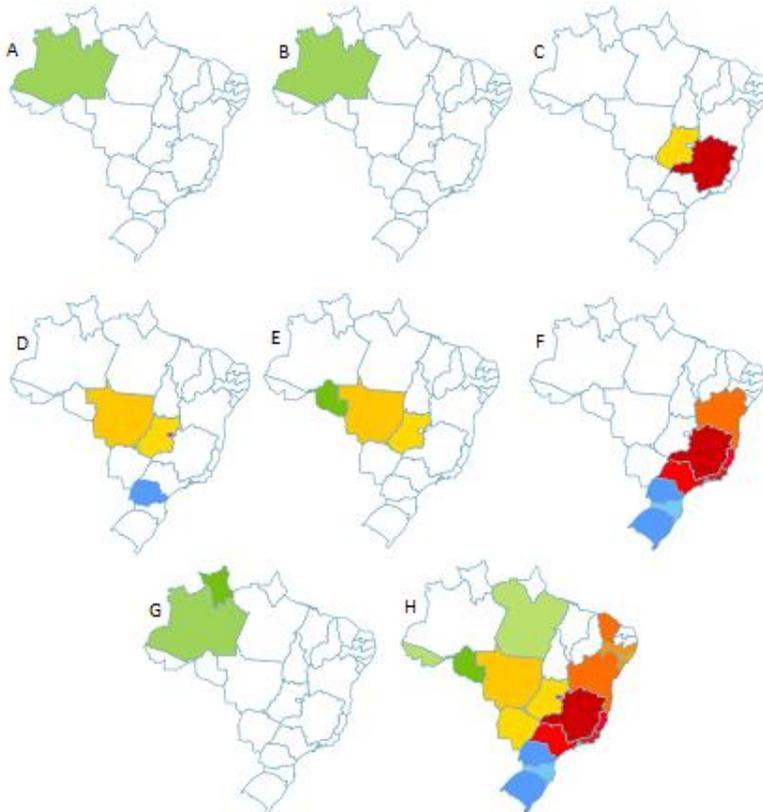


Figura 2: Distribuição geográfica das espécies do gênero *Podocarpus* no Brasil: *P. acuminatus* (A); *P. aracensis* (B); *P. barretoii* (C); *P. brasiliensis* (D); *P. celatus* (E); *P. lambertii* (F); *P. roraimae* (G) e *P. sellowii* (H).

O *P. lambertii* é uma espécie característica da Floresta Ombrófila Mista (FOM), apresenta-se associada à *A. angustifolia*, *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L.B. Sm. & Downs, *Cedrela fissilis* Vell., *Ilex paraguariensis* A. St-Hil (Ribeiro et al., 2007) e devido a exploração madeireira sofrida pela espécie, ela está presente na categoria “Quase ameaçada” da Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas da IUCN (Bachman et al., 2012). Segundo Carvalho (2004), essa espécie ocorre em duas áreas disjuntas: a primeira na Bahia, mais especificamente na Floresta Estacional Decidual Montana, na Região Central da Bahia, nos campos rupestres ou de altitudes (Stannard, 1995) entre as latitudes de 10°30’ S e 11°35’ S; e a segunda, entre Minas Gerais (19°10’ S) e o Rio

Grande do Sul (31°20'S), nas as formações Aluvial (galeria), Montana e Alto-Montana (Oliveira & Rotta, 1982; Silva & Marconi, 1990), na Floresta Estacional Decidual, na Depressão Central Gaúcha e na Estepe Gramíneo-Lenhosa, área de início da formação dos capões de floresta (Ziller, 1993).

O *P. lambertii* é uma árvore de porte médio, com 10-15 m de altura e diâmetro de até 1 m (Mattos, 1979). Lorenzi (1992) relata que a espécie pode variar em altura de 8 a 14 m e apresentar diâmetro de 0,3 a 1 m. Carvalho (2004) afirma que essa espécie pode atingir 27 m de altura e 1,20 m de diâmetro, quando adulta na Floresta com araucária. Marchiori (1996) relata que os indivíduos jovens apresentam tronco reto, crescimento monopodial e copa cônica. Na fase adulta, verifica-se uma tendência à tortuosidade, à inclinação e ramificação do tronco, bem como, formação de copa arredondada e, quando completamente desenvolvida, alcança o segundo estrato arbóreo da floresta. Segundo Backes (1973), quando cresce isolada, essa espécie ramifica-se muito e quando cresce no interior da floresta, perde quase sempre os ramos inferiores, cresce em altura, e o tronco se apresenta mais uniforme assumindo um hábito bastante distinto daquele que possui quando cresce isoladamente.

Mattos (1979) relata que *P. lambertii* é uma espécie que praticamente não se encontra em maciços puros, e sim, associada a outras espécies, como *A. angustifolia*. Para Inoue; Roderjan & Kuniyoshi (1984) o *P. lambertii* pode ser encontrado compondo maciços puros, com elevado número de indivíduos por unidade de área (alta densidade), razão da formação de árvores altas, com ramificação monopodial, também encontrada associada à araucária. Para os mesmos autores a espécie é nitidamente pioneira, com capacidade de iniciar a formação de pequenos capões puros, em elevações suaves em meio aos campos.

Galvão (1986) define a espécie como heliófila na fase juvenil, podendo suportar perfeitamente plantios a céu aberto, ou em condições similares que permitam uma boa disponibilidade de luz. Contudo, salienta que esta espécie, devido ao baixo ponto de compensação lumínico, pode também ser usada em condições de baixa luminosidade inicial. Andrae & Krapfiebauer (1983) consideram o *P. lambertii* uma espécie da floresta com araucária, onde geralmente ocorre no segundo estrato arbóreo, crescendo muitas vezes junto às copas das araucárias.

Longhi et al. (2006) visando a identificar e caracterizar diferentes estágios sucessionais de remanescentes da FOM localizada na FLONA de São Francisco de Paula (RS), caracterizou o *P. lambertii* como pertencente à formação secundária em adiantado estágio de desenvolvimento, ainda com muitas espécies pioneiras e com espécies da

floresta primária. Longhi et al (2009) destaca ainda que a espécie prefere locais pouco pedregosos, pouco inclinados, relativamente úmidos, com alta frequência de indivíduos e alta densidade do sub-bosque, indicando ser esta uma espécie secundária tardia e tolerante a sombra.

Carvalho (1982), pesquisando o comportamento de várias espécies nativas (ex.: *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart; *Cedrela fissilis* Vell.; *Ilex paraguariensis* A. St. Hil; *Ocotea porosa* (Nees & Mart.) Barroso; *Prunus brasiliensis* (Cham. & Schltld.) D.Dietr. e *Podocarpus lambertii*) em plantios em linhas numa capoeira, constatou que *P. lambertii* foi a espécie com maior taxa de sobrevivência, resistência a geadas, bem como o melhor comportamento em altura, aos sete anos de idade. Segundo Corvello (1983) a espécie tem valor comprovado para plantios florestais, caracterizada pela facilidade de regeneração natural e relativa dificuldade de produção de mudas em viveiro. Garcia et al. (2006), também relatam a facilidade de regeneração natural da espécie, a qual deve ser investigada a possibilidade de seu manejo. Para Reitz; Klein & Reis (1983) esta espécie pode ser utilizada em plantios às margens de reservatórios de hidrelétricas, por atrair pássaros, propiciando assim a dispersão da espécie, e também se desenvolve tanto em solos férteis, quanto em solos pobres, rasos e rochosos.

Com relação ao uso da madeira, Inoue; Roderjan & Kuniyoshi (1984) relatam que a espécie pode ser empregada em usos finais similares aos da araucária, porém com algumas restrições. Maixner & Ferreira (1976) afirmam que as características físico-mecânicas da madeira são de qualidade, por vezes, superior às da araucária e em quase todos os aspectos, superiores às de *Pinus elliottii* Engelm. Segundo Longhi et al. (1992) o *P. lambertii* é muito apreciado pela qualidade do seu lenho, e por isso desperta grande interesse entre os madeireiros. A madeira do *P. lambertii* é pouco densa (0,43 a 0,54 g.cm³) com albúrneo e cerne não diferenciados, de coloração bege clara a uniformidade amarelada. Pode ser utilizada para celulose e papel, lenha, marcenaria e instrumentos musicais (Carvalho, 2004), além de servir para forros, molduras, ripas, confecção de cabos de vassoura, caixotaria, brinquedos, estrutura de móveis, palitos de fósforo, pás de sorvete, lápis, carretéis e utensílios domésticos (Lorenzi, 1992).

Quanto à biologia reprodutiva, o *P. lambertii* é uma espécie dioica, com estróbilos femininos solitários, axilares, localizados na região basal da folha e são sustentados por um pedúnculo de 5 a 15 mm (Figura 3). Segundo Garcia; Nogueira & Alquin (2006) na fase inicial de desenvolvimento da semente é possível observar o epimácio com bráctea aderida, já em um estágio mais desenvolvido da semente, a bráctea se

desprende do epimácio. A mudança de coloração verde do epimácio, quando no início de formação e fase de desenvolvimento, para a cor roxa é um importante indicativo no processo de maturação da semente, nas duas espécies estudadas, segundo os mesmos autores.



Figura 3: Estrutura reprodutiva masculina (esquerda) e estrutura reprodutiva feminina (direita) de indivíduos adultos de *P. lambertii*. Fonte: Alison Paulo Bernardi.

A semente de *P. lambertii* possui tegumento com estrutura espessa, de consistência tênue, constituído de três camadas celulares que, morfologicamente, podem ser descritas como: uma externa coriácea, lignificada, e com canais resiníferos, denominada exotesta; uma intermediária e delgada aderida à primeira, chamada mesotesta, e uma terceira, também delgada, denominada endotesta, envolve o endosperma primário (Garcia; Nogueira & Alquin, 2006). O embrião é do tipo linear e cotiledonar, se encontra anatomicamente desenvolvido, na fase final de maturação da semente, com ápice arredondado, dois cotilédones e eixo hipocótilo-radícula bem definidos (Garcia; Nogueira & Alquin, 2006).

Segundo Carvalho (2004) os epimácios amadurecem de dezembro a fevereiro no Paraná; em janeiro no estado de Santa Catarina; de janeiro a março no Rio Grande do Sul; de fevereiro a março no estado do Rio de Janeiro e de abril a maio no estado de São Paulo. O processo reprodutivo inicia a partir dos oito anos de idade, em plantios. A dispersão de epimácios e sementes é zoocórica, principalmente ornitócorica (Kuniyoshi, 1983). Os principais vetores de polinização são as abelhas, seguidos de pequenos insetos (Carvalho, 2004), sendo que o vento pode ter importante papel na polinização da espécie (observação pessoal).

Sobre a germinação e viabilidade das sementes, no gênero *Podocarpus* foi identificado que o ponto de maturação fisiológica da semente ocorreu com 32% de umidade, registrando-se 81% de germinação (Barbosa, 2002). De acordo com Siqueira & Ferreira (1987),

as sementes desta espécie possuem elevado conteúdo de água por ocasião da colheita dos epimácios maduros, em torno de 47,5%, causando redução rápida da viabilidade quando armazenadas em ambiente de laboratório. Medeiros & Zanon (1998) verificaram que a percentagem de germinação decresceu consideravelmente com o aumento do período de armazenamento em sala e sem controle do ambiente e embalagem permeável. Marchetti (1984) encontrou valores de 50% de germinação em sementes semeadas logo após a colheita. Kuniyoshi (1983) registrou 32,3% de germinação em sementes recém colhidas. Medeiros & Zanon (1998) recomendam a conservação dessa espécie em câmara fria ($4\text{ C}^\circ \pm 1\text{ C}^\circ$ e $84\% \pm 2\%$ de UR), em embalagem semipermeável, por 360 dias.

2.4 DINÂMICA POPULACIONAL

Um dos elementos que representa a estrutura da população é a distribuição de tamanhos (de DAP ou de altura), sendo este um importante descritor para a compreensão do ciclo de vida de uma planta. O estudo da estrutura de tamanhos pode trazer indicações sobre tendências de declínio ou aumento populacional (Peres et al., 2003; Wright et al., 2003) e também inferências sobre o sucesso reprodutivo dos indivíduos.

Por sua vez, os padrões de distribuição interna, chamados de padrões espaciais, também fazem parte da estrutura da população (Odum, 2004). Conhecer o padrão espacial de espécies é vital para entender como os recursos disponíveis são utilizados, o quanto esse recurso é importante e a sua função no estabelecimento e reprodução desta espécie (Condit et al., 2000). Duas das teorias mais importantes em ecologia florestal, abordam a biodiversidade tropical com ênfase na questão espacial: os conceitos formulados por Janzen (1970) e Connell (1978), na chamada hipótese de fuga, e a teoria proposta por Hubbell (1979).

Os conceitos englobam processos ecológicos da dinâmica de florestas, como a dispersão de sementes, processos dependentes da densidade - principalmente relacionados à competição interespecífica e intraespecífica -, a herbivoria, a dinâmica de clareiras e o recrutamento (Clark & Clark, 1984; Condit et al., 1992; Barot et al., 1999; Grau, 2000; Harms et al., 2001). Além disso, aspectos abióticos também são discutidos para explicar a biodiversidade de florestas, e entre esses aspectos observa-se a disponibilidade de nutrientes e água no solo, o relevo, a disponibilidade de habitats, a incidência de luz, dentre outros (Getis & Franklin, 1986; Harms et al., 2001).

O estudo do padrão espacial não é recente (Clark & Evans, 1954; Pielou, 1959) e segundo Anjos et al. (1998), trata-se de uma importante

ferramenta para entender o comportamento de diversos fenômenos de uma espécie, sendo um ponto decisivo em várias teorias ecológicas (Legendre & Fortin, 1989). Trata-se de um aspecto natural da vegetação, crucial porque tem a capacidade de afetar os processos futuros (Dale, 1999) e também pode revelar a história e processos contemporâneos que afetam a população (Pielou, 1977; Diggle, 1983). Um padrão pode ser resposta à heterogeneidade ambiental, à dispersão, ao crescimento, à senescência, à mortalidade e à reprodução, além de interações intraespecíficas e interespecíficas, como a competição e a predação (Janzen, 1970; Barot et al., 1999; Dale, 1999; Perry et al., 2002; Aiba et al., 2004; Rodrigues et al., 2007).

Os padrões podem seguir três tipos básicos: aleatório ou ao acaso, uniforme ou regular e agregado (Hay & Bizerril, 2000). E são formados por dois processos demográficos, a mortalidade e o recrutamento. O estágio de vida que promove o recrutamento na população é o estágio de plântula, geralmente marcado por alta densidade, indivíduos pequenos e altas taxas de mortalidade (Córdova-Casillas, 1985, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos, 1992). As informações geradas pela dinâmica do padrão espacial podem ajudar a definir estratégias de manejo e conservação, auxiliar em processos de amostragem ou elucidar a estrutura espacial de uma espécie (Anjos et al., 1998). E para gerar essas informações faz-se necessário o uso da estatística para quantificar um padrão espacial (Ripley, 1981), pois o mesmo é complexo para ser descrito de forma precisa (Clark & Evans, 1954).

Para detectar e descrever o padrão espacial de uma espécie ou de uma população, dois métodos têm sido mais utilizados. O primeiro envolve amostragens em parcelas ou unidades amostrais de área definida onde os dados obtidos são comparados a probabilidades ou distribuições matemáticas. O segundo, não usa amostragem de parcelas e sim medidas de distância entre plantas, pontos aleatórios a partir de mapas espaciais (Silva et al., 2011).

No caso de parcelas ou unidades amostrais, a detecção do padrão espacial pode ser realizada: a) pela razão entre a variância e a média em uma população, tendo como base a distribuição de Poisson; b) método da variância entre blocos de parcelas (Hay et al., 2000); c) método da variância entre parcelas pareadas (Grieg-Smith, 1991) e d) índice de dispersão de Morisita. Para análise do padrão espacial por medidas de distâncias, os padrões podem ser identificados a partir de pontos aleatórios até o indivíduo mais próximo e também de indivíduos aleatórios até o seu vizinho mais próximo. Para isso pode-se utilizar: a) o

teste de aleatoriedade de Hopkins (1954); b) índice de padrão espacial T^2 (Krebs, 1999); c) método do vizinho mais próximo (Clark & Evans, 1954) e d) função K de Ripley (1977).

A análise pela função K de Ripley (1977) é uma abordagem descritiva do padrão espacial, também conhecida como “análise de segunda ordem reduzida”, pois está baseada em medidas de segunda ordem (Ripley, 1981). Capretz (2004) considera essa ferramenta estatística a mais apropriada para análises do padrão espacial, principalmente, quando os dados são apresentados em forma de mapas de vegetação, onde todas as árvores apresentam coordenadas conhecidas. O método permite a detecção do padrão espacial em diferentes escalas de distância simultaneamente, permite a comparação com outros modelos conhecidos, permite investigar o nível de independência espacial entre dois grupos de árvores e também possibilita investigar o padrão espacial segundo a altura, diâmetro ou identificação botânica, pela função K “marcada” (Capretz, 2004).

A função K de Ripley (1981) é um método por medidas de distância (Diggle et al., 1976), de natureza cumulativa (Perry et al., 2006) que computa todas as distâncias entre todas as árvores em um mapa para investigar seu padrão (Capretz, 2004). A análise é feita graficamente, facilitando assim a visualização dos desvios em relação a hipótese nula, onde graficamente as abcissas representam s e as ordenadas a função transformada $L(s)$ da função K (Ripley, 1979; Pélissier, 1998).

2.5 DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA

2.5.1 Fluxo Gênico

O fluxo gênico em populações de plantas ocorre durante as gerações gametofítica e esporofítica, portanto por meio da dispersão do pólen e da semente (Levin & Kerster, 1974). Segundo Richards (1997) qualquer movimento de genes (alelos) pelo pólen ou sementes no interior, bem como entre as populações é apropriadamente chamado de fluxo gênico.

Como as plantas apresentam grande diversidade de sistemas reprodutivos, desde aqueles envolvendo reprodução assexuada até os sistemas com endogamia completa e alogamia (Solbrig, 1979), o fluxo de genes tanto dentro como entre populações dependerá, obviamente, da estrutura reprodutiva, estando praticamente impedida no caso de populações que se reproduzem assexuadamente, e ocorrendo de diferentes modos e graus no caso de populações com reprodução sexuada.

Nesse sentido conhecer as taxas de migração torna-se um ponto importante e segundo Levin (1984) a taxa de migração trata da relação entre o número de pólen e sementes migrantes e o número total de pólen e sementes produzidos pela população receptora, sendo que quanto maior for à produção local de pólen e de semente, menor será essa taxa.

Além da taxa de migração, é importante estimar também as distâncias de dispersão, tanto do pólen como das sementes. Assim, o comportamento dos polinizadores exerce forte influência no fluxo de pólen, e as formas como as plantas se adaptaram a essas características comportamentais desempenham um papel primordial na dispersão de genes, e na estrutura genética das populações, a qual é controlada pela interação entre sistema de reprodução das plantas e seleção natural (Richards, 1997).

A importância do fluxo gênico está em contrapor os efeitos da deriva genética, endogamia e seleção, podendo ser quantificado através de medidas indiretas e diretas. Segundo Reis (1996) os métodos indiretos fundamentam-se na relação entre a taxa de migração e a divergência entre populações, indicando uma relação inversa entre a divergência e a migração. Os métodos diretos estimam o fluxo gênico contemporâneo e são baseados em observações no movimento dos vetores de pólen e sementes, na marcação do pólen e sementes, ou na identificação de alelos ou genótipos migrantes, fazendo o uso de corantes, marcadores morfológicos e análise de paternidade (Reis, 1996).

Reis et al. (2012) estudando 12 populações de indivíduos adultos de *P. lambertii* no estado de Santa Catarina, encontraram forte estruturação para o conjunto dessas populações, indicando que o fluxo gênico ocorrido entre as mesmas foi baixo, fazendo com que mais de 20% da diversidade genética encontrada nas populações seja decorrente da divergência genética entre as mesmas. Bittencourt (2011) também estudando 12 populações de *P. lambertii* em Santa Catarina, encontrou para as populações da microrregião de Curitiba alta divergência genética ($\hat{F}_{ST} = 0,424$) e para a microrregião dos Campos de Lages reduzida divergência genética ($\hat{F}_{ST} = 0,038$). Para as populações dos Campos de Lages, estruturação encontrada é fraca, sugerindo nesse caso que o fluxo gênico pode estar atuando fortemente contra os efeitos da deriva genética ou que a fragmentação florestal nessa região ainda não afetou drasticamente o fluxo gênico entre as populações analisadas.

Nesta perspectiva, o entendimento da distribuição da variabilidade genética bem como a conectividade entre os fragmentos florestais são aspectos básicos para que se possa definir estratégias de

conservação, recomposição e restabelecimento das conexões para a manutenção do fluxo gênico (Bittencourt, 2007).

2.5.2 Tamanho Efetivo Populacional

Wright (1931) define o tamanho efetivo da população como sendo o número de indivíduos que participam na reprodução da próxima geração. Habitualmente a caracterização do tamanho efetivo populacional (N_e) tem sido uma abordagem empregada para estimar o número mínimo de indivíduos requerido para sustentação de uma população, ou população mínima viável (Eguiarte et al., 1993; Reis, 1996).

O tamanho efetivo populacional comumente não é equivalente ao número de indivíduos em uma população e o motivo é que o número de indivíduos reprodutivamente ativos é raramente igual ao número total de indivíduos na população. Os fatores que causam essa disparidade incluem flutuações temporais no número de indivíduos, cruzamentos preferenciais, diferentes níveis de fertilidade, diferentes razões sexuais, estrutura etária e fluxo gênico entre as populações (Barret & Khon, 1991). A intensificação dos efeitos de deriva genética e o aumento dos efeitos da endogamia são consequências de um reduzido tamanho populacional.

A deriva genética é a mudança aleatória nas frequências gênicas e à medida que ela ocorre, a variação entre as populações aumenta de geração a geração (Futuyama, 1992). A deriva genética muda a distribuição da variabilidade genética de duas formas: a perda de variação de populações e o aumento da divergência genética entre populações (Bittencourt, 2011). Toda população finita sofre efeitos de deriva genética, tornando-se mais pronunciados conforme o tamanho populacional diminui (Ellstrand & Elam, 1993). De acordo com Young, Boyle & Brown (1996), a perda de variabilidade está normalmente ligada à formação de gargalos genéticos no momento da fragmentação e à subsequente endogamia nas populações pequenas, do que aos efeitos de contínua deriva genética.

Os efeitos da endogamia (eg.: fixação de alelos) normalmente ocorrem quando populações são pequenas ou quando elas apresentam estrutura genética espacial, e a estrutura genética normalmente ocorre quando a dispersão de genes (alelos) via pólen ou sementes é espacialmente restrita (Ellstrand & Elam, 1993). A continuidade de cruzamentos endogâmicos, associados ao pequeno tamanho populacional deve resultar na perda de diversidade genética intrapopulacional, aumentando a homozigose nas populações (Ellstrand & Elam, 1993; Dudash & Fenster, 2000).

Para fins de conservação existem valores de tamanho efetivo (N_e) que teoricamente consideram a prevenção da depressão endogâmica e a manutenção do potencial evolutivo da espécie (Souza, 2006). Nunney & Campbell (1993) sugerem um tamanho efetivo de 100 a 150 para a conservação em curto prazo e de 1.000 a 1.500 para a conservação em longo prazo. Frankel & Soulé (1981) sugerem que para conter os efeitos da endogamia, um N_e de 50 seria o suficiente considerando 10 gerações.

O tamanho efetivo populacional mostra-se de grande importância para delimitar uma área mínima viável para conservação *in situ* (Sebbenn, 1997) e *ex situ* de forma a capturar o máximo de representatividade genética para manter as populações ao longo do tempo (Sebbenn, 2001).

3. HIPÓTESES DE TRABALHO

Com base em indicadores ecológicos e genéticos já descritos para o *Podocarpus lambertii*, aliados ao histórico de exploração existente na sua área de ocorrência natural, especialmente nas paisagens de campo, o trabalho foi realizado com as seguintes hipóteses:

- a) Considerando a existência de histórico com corte seletivo na área de estudo e as características morfofisiológicas do *P. lambertii*, espera-se encontrar estruturação distinta da esperada para populações naturais (J invertido), apresentando uma lacuna de indivíduos entre a classe Plântulas e a categoria Adultos (indivíduos masculinos e femininos);
- b) Considerando as formas predominantes de polinização e dispersão, aliadas a facilidade de regeneração natural da espécie, espera-se encontrar distribuição espacial agregada para a classe Plântulas e distribuição espacial aleatória na categoria Adultos;
- c) As espécies polinizadoras e dispersoras de *P. lambertii* ainda não são bem conhecidas, mas considerando que a espécie é dioica, espera-se que grande parte dos indivíduos cruzem entre si resultando em uma alta diversidade genética intrapopulacional e populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg (EHW);
- d) A redução do tamanho efetivo populacional devido ao histórico de exploração da espécie deve gerar uma menor diversidade genética na classe Plântulas comparada à categoria Adultos;
- e) Considerando a baixa diversidade genética encontrada para o *P. lambertii* em populações no estado de Santa Catarina, o histórico de exploração, a diocia e a existência de polinizadores de voo curto, espera-se encontrar estrutura genética espacial na classe Plântulas;
- f) O histórico de exploração e a baixa diversidade genética já conhecidos para o *P. lambertii*, devem proporcionar um tamanho efetivo populacional superior ao tamanho efetivo de referência para a conservação da diversidade genética da espécie a médio e longo prazo.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GERAL

Gerar conhecimento sobre a estrutura genética e demográfica do *Podocarpus lambertii* em uma paisagem de campo no estado de Santa Catarina, para auxiliar no desenvolvimento de estratégias que visem a conservação pelo uso de espécies da flora nativa.

4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Avaliar a dinâmica populacional e estrutura demográfica de uma população de *P. lambertii* em uma paisagem de campo;
- b) Avaliar o padrão de distribuição espacial da população e de classes demográficas do *P. lambertii* em uma paisagem de campo;
- c) Caracterizar a diversidade e estrutura genética de uma população de *P. lambertii*;
- d) Obter estimativas do tamanho efetivo populacional (N_e) para a população e para as classes demográficas do *P. lambertii*, para auxiliar na fundamentação de estratégias para conservação da espécie;
- e) Coligir com base nos indicadores demográficos e genéticos sobre a situação de ameaça da espécie em Santa Catarina;
- f) Gerar conhecimento que auxilie no desenvolvimento de estratégias de conservação pelo uso do *P. lambertii* em paisagem de campo em Santa Catarina.

5. MATERIAIS E MÉTODOS

5.1 ÁREA DE ESTUDO

O trabalho foi realizado em Lages, Santa Catarina, na localidade da Coxilha Rica (28°02'34" S e 50°17'38" O), que se estende do Rio Pelotinhas ao Rio Lava-Tudo a leste, até encontrar as florestas que permeiam o vale do Rio Pelotas. A Coxilha Rica faz parte do Planalto Catarinense e é considerada uma das áreas do estado de Santa Catarina que apresenta as menores alterações nas suas características naturais predominantes. Essa microrregião alcança altitudes de 1500 m, temperatura média anual inferior a 18 C°, ocorrências de geada e precipitação pluvial média anual de 1600 mm.

A área de estudo propriamente dita está situada nessa paisagem de campo, apresentando manchas de florestas conhecidas popularmente como “capões” (Figura 4). Trata-se de uma área privada, com altitude aproximada de 1033 m e o clima segundo a classificação de Köppen é do tipo Cfb, mesotérmico subtropical úmido sem estação seca e apresentando verões frescos (Kottek et al., 2006).



Figura 4: Área de estudo localizada em uma paisagem de campo com presença de capões na localidade da Coxilha Rica, Santa Catarina. Fonte: Alison Paulo Bernardi

Reitz & Klein (1966) relatam que essas manchas de vegetação arbustiva e arbórea (capões) são comuns em todos os campos do planalto sul-brasileiro com origem nas pequenas depressões do terreno,

brotamento de fontes e outros pontos favoráveis no solo. Os mesmos autores descrevem ainda que os capões podem estar situados em campos secos e campos úmidos, sendo que nas encostas secas dos campos predominam espécies como o *P. lambertii* (pinheiro-bravo), *Ilex dumosa* Reissek (caúna), *Lithraea brasiliensis* Marchnd (pau-de-bugre), *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira-vermelha), *Clethra scabra* Pers. (guaraperê) e *Gomidesia sellowiana* O. Berg. (guamirim).

A propriedade apresentou um ciclo de corte em 1971 para fins madeireiros e contou com a presença do fogo nas áreas de campo até aproximadamente 12 anos. Além disso, a propriedade apresenta criação de gado nas áreas de campo, onde muitas vezes os animais têm acesso aos capões, na propriedade também é realizado o incremento de nutrientes (adubação e calagem) nas áreas de campo, rotação de pastagens e roçada de arbustos e arvoretas na área de campo.

5.2 ESTUDO DEMOGRÁFICO

5.2.1 Levantamento e Obtenção dos Dados Demográficos

Para o levantamento e obtenção dos dados demográficos na área de estudo das classes Imaturos, Masculinos e Femininos, foi utilizada uma área amostral permanente com dimensões de 300 x 300 m, dividida em 900 parcelas de 10 x 10 m, abrangendo uma área total de nove hectares. Para as classes Plântulas e Jovens, foi determinada uma área de 160 x 160 m a partir do centro da parcela maior, também dividida em parcelas de 10 x 10 m, totalizando uma área amostral de 2,56 ha. Em ambas as áreas amostrais, todos os indivíduos de *P. lambertii* pertencentes as classes estipuladas foram mensurados quanto a sua altura, diâmetro altura do peito (DAP) para indivíduos maiores que 1,5 m de altura e localizados dentro das parcelas com coordenadas espaciais x e y (Figura 5).

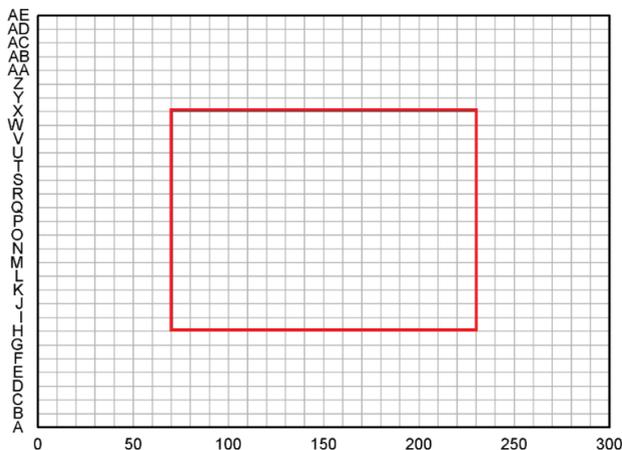


Figura 5: Área amostral e suas respectivas dimensões utilizadas para obtenção e levantamento dos dados demográficos. A área em preto apresenta nove hectares e a área em vermelho 2,56 ha.

A população foi estratificada em cinco classes demográficas: *i*) Plântulas (indivíduos com altura $\geq 0,1$ m e $\leq 0,5$ m); *ii*) Jovens (indivíduos com altura $> 0,5$ m e $\leq 1,5$ m); *iii*) Imaturos (indivíduos $> 1,5$ m e sem presença de estrutura reprodutiva); *iv*) Masculinos (indivíduos com altura $> 1,5$ m e presença de estrutura reprodutiva masculina) e *v*) Femininos (indivíduos com altura $> 1,5$ m e presença de estrutura reprodutiva feminina). A presença de estruturas reprodutivas nos indivíduos foi observada em Setembro de 2013 e no decorrer de 2014, com auxílio de binóculos quando necessário.

As informações utilizadas da espécie *A. angustifolia* para realização dos testes de independência espacial foram extraídas dos trabalhos realizados pelo Núcleo de Pesquisas em Florestas Tropicais (NPFT) realizados na mesma área de estudo e com mesmo desenho amostral, sendo que esses dados também foram utilizados por Paludo (2013).

5.2.2 Análise dos Dados Demográficos

Nas diferentes classes demográficas foi calculado o número total de indivíduos, densidade de indivíduos por hectare e a média das alturas e DAPs. Foram testadas para todas as classes demográficas, tanto para altura quanto para DAPs, a hipótese de diferenças de frequências entre as

classes por meio do teste qui-quadrado (χ^2). Para as classes Masculinos e Femininos foram testadas as médias de DAPs por meio do teste de t para dados não pareados.

A cobertura do dossel avaliada por Paludo (2013) foi utilizada nesse estudo para verificar a correlação entre a cobertura do dossel e a presença dos indivíduos em cada parcela de 10 x 10 m. A cobertura foi avaliada com densiômetro convexo esférico (Lemon, 1956). No centro de cada uma das 900 parcelas de 10 x 10 m foram realizadas quatro leituras nas orientações norte, sul, leste e oeste. Em cada leitura foram contados os pontos do densiômetro que apresentavam cobertura e o valor obtido foi multiplicado por 1,04. Após as quatro leituras, foi realizada uma média dos valores encontrados para se obter um valor (%) de cobertura para cada parcela avaliada. Os coeficientes de correlação obtidos entre as variáveis foram calculados no programa RStudio (R Core Team, 2013), fazendo uso da função *cor.test* pelo método de Spearman.

O padrão espacial foi avaliado para as cinco classes demográficas e para os indivíduos mortos da coorte 2013, pela Função K Univariada (Ripley, 1977), a qual permite detectar o padrão espacial em diferentes escalas simultaneamente (Batista & Maguire, 1998). O raio (h) utilizado para obter o K (h) foi de um metro, com distância máxima de 150 m para as classes Imaturos, Masculinos e Femininos, e 80 m para as classes Plântulas, Jovens e indivíduos Mortos, considerada a metade do menor lado da parcela. Os valores obtidos de K (h) foram transformados pela da função L (h), para facilitar a interpretação dos dados. Foram testados os desvios em relação a Completa Aleatoriedade Espacial (CAE) através de envelopes de confiança construídos a partir de 1000 simulações de Monte Carlo, resultando em envelopes de confiança de 99%.

A independência espacial foi avaliada pela Função K Bivariada (Ripley, 1977; Batista, 1994; Barot et al., 1999). Para os indivíduos de *P. lambertii* foi testada a Completa Independência Espacial (CIE) entre as classes Plântulas vs Adultos (Masculinos e Femininos) e Plântulas vs Femininos. Para os indivíduos de *P. lambertii* e *A. angustifolia* foi testada a CIE entre as classes Plântulas vs Plântulas de Araucária e Plântulas vs Adultos de Araucária. Para os indivíduos Mortos de *P. lambertii*, foi testada a CIE entre os Mortos vs Plântulas e Mortos vs Femininos. Foram testados os desvios em relação CIE a partir de 1000 simulações de eventos completamente aleatórios que construíram o envelope de confiança de 99%. As Funções K Univariada e K Bivariada foram realizadas aplicando algoritmos escritos no programa RStudio (R Core Team, 2013), fazendo uso do pacote *splanncs* (Rowlingson & Diggle, 1993).

5.3 ESTUDO GENÉTICO

5.3.1 Coleta do Material Vegetal

A coleta do material vegetal (acículas) dos indivíduos de *P. lambertii* foi realizada na mesma área amostral onde foi realizado o levantamento e obtenção dos dados demográficos, porém, para cada classe demográfica foi definida uma área específica para coleta. Para definição da área a ser amostrada dentro da parcela de nove hectares, foi levado em consideração um número mínimo de 100 indivíduos de *P. lambertii* em cada classe demográfica, iniciando com uma área maior para os indivíduos das classes Masculinos e Femininos e terminando com uma área menor para a classe Plântulas, sempre tendo como base o centro da parcela de nove hectares.

Os indivíduos das classes Masculinos e Femininos foram coletados em toda área de 300 x 300 m, totalizando 174 indivíduos masculinos e 135 femininos; os indivíduos da classe Imaturos foram coletados em uma área de 160 x 160 m, totalizando 138 amostras; os indivíduos da classe Jovens foram coletados em uma área 110 x 130 m, totalizando 148 amostras e os indivíduos da classe Plântulas foram coletados em uma área de 90 x 90 m, totalizando 164 amostras. Todas as áreas de coletada incluíram área de campo e capão (Figura 6).

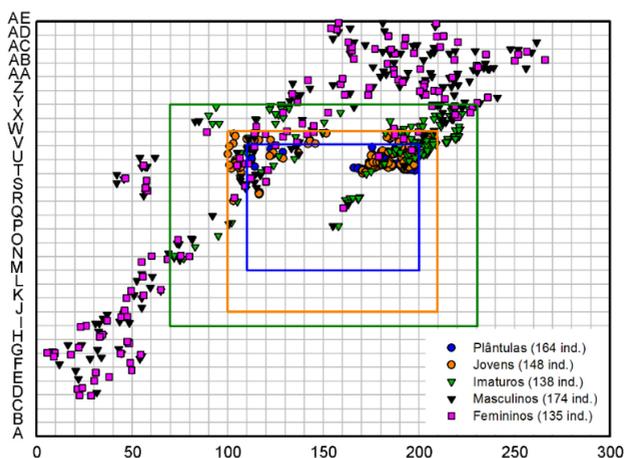


Figura 6: Áreas amostrais e suas respectivas dimensões utilizadas para caracterização da diversidade genética do *P. lambertii* na paisagem de campo.

Após coletadas as acículas foram colocadas em sacos plásticos, devidamente identificadas e acondicionadas em caixa térmica, visando minimizar ao máximo a degradação do material vegetal. As amostras foram transportadas ao Laboratório de Fisiologia do Desenvolvimento e Genética Vegetal (LFDGV) da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC) onde todos os processos laboratoriais foram realizados. No laboratório as amostras foram armazenadas em geladeira ($\pm 5\text{ }^{\circ}\text{C}$) até o processo de extração das enzimas.

5.3.2 Eletroforese de Isoenzimas

Para realizar a solubilização das enzimas foram utilizadas aproximadamente 50 mg de material vegetal, cinco a sete esferas de aço inoxidável “beads”, 0,5 ml de solução de extração n° 1 (Alfenas, 1998) e cerca de 10 mg de polivinilpolipirrolidona (PVPP), que foram acondicionadas em tubos específicos para maceração (Hard tissue grinding MK28) em macerador automático Precellys® 24. No macerador, os tubos foram agitados por 10 segundos a 6000 RPM e o líquido resultante foi acomodado em cadinhos com doze poços contendo tiras de papel cromatográfico (Whatman n°3) com dimensão de 2 x 20 mm de tamanho “wicks”.

Os wicks contendo as amostras solubilizadas, mais dois wicks contendo azul de bromofenol (1%) e dois wicks contendo amostras como testemunhas, foram dispostos em gel de amido (penetrose 30 a 13%) e submetido a corrente elétrica.

O sistema tampão-eletródo utilizado para o *P. lambertii* foi o Tris-Citrato (TC) pH 7,5 (27 g/l de Tris e 16,52 g/l de ácido cítrico) e as voltagens utilizadas foram respectivamente: 100 V por 20 min; 140 V por 20 min e 180 V por um período de 3 a 4 h.

Terminado o processo de eletroforese, os géis foram cortados em sete fatias e a primeira fatia de todos os géis foi descartada por não apresentar qualidade para revelação dos zimogramas. Todas as fatias obtidas foram dispostas em cubas de porcelana já identificadas com o nome dos sistemas isoenzimáticos utilizados e levadas a estufa em temperatura aproximada de 40 °C, onde permaneceram por aproximadamente 20 min. Foram utilizados 11 sistemas isoenzimáticos, dez propostos por Reis et al. (2012), além da Peroxidase (PRX) (Tabela 1). Após a completa revelação dos zimogramas, os géis foram interpretados e fotografados para conferências e reavaliações posteriores.

Tabela 1: Sistemas isoenzimáticos utilizados na caracterização de indivíduos de *P. lambertii*. Adaptado de Alfenas (1998). Fonte: NPFT-UFSC, 2011.

Enzima	Código	Sigla
Peroxidase	EC 1.11.1.7.	PRX
Fosfoglucomutase	EC 5.4.2.2.	PGM
Diaforase	EC 1.8.1.4.	DIA
Fosfogluco Isomerase	EC 5.3.1.9.	PGI
Enzima Málica	EC 1.1.1.40	ME
6-Fosfogluconato Desidrogenase	EC 1.1.1.44	6PGDH
Glucose 6-Fosfato Desidrogenase	EC 1.1.1.49	G6PDH
Glicerato-2 Desidrogenase	EC 1.1.1.29	G2DH
Glutamato Desidrogenase	EC 1.4.1.3	GTDH
Isocitrato Desidrogenase	EC 1.1.1.42	IDH
Malato Desidrogenase	EC 1.1.1.37	MDH

5.3.3 Análise dos Dados Genéticos

A partir da interpretação dos zimogramas, foram estimadas para a população estudada e suas respectivas classes demográficas, as frequências alélicas e os índices de diversidade genéticos, dentre eles, a porcentagem de locos polimórficos ($\hat{P}_{(99\%)}$), número de alelos, número médio de alelos por loco (\hat{A}), número médio de alelos por loco polimórfico (\hat{A}_p), heterozigosidade esperada (\hat{H}_E) e observada (\hat{H}_O) e o índice de fixação (\hat{f}). Também foram calculadas as estatísticas F de Wright (Wright, 1951), número de alelos raros (Ar) e número de alelos exclusivos (Ex).

Para realização do cálculo das frequências alélicas, foi utilizado o programa Fstat (Goudet, 2001), que leva em consideração para obtenção das frequências alélicas a abordagem:

$$\hat{p}_{ij} = n_{ij} / n_j$$

Onde: \hat{p}_{ij} = frequência do alelo i nas classes demográficas j ; n_{ij} = número de ocorrência do alelo i nas classes demográficas j ; e n_j = número total de alelos amostrados nas classes demográficas j .

Os índices de diversidade ($\hat{P}_{(99\%)}$, n° de alelos, \hat{A} , \hat{A}_p , \hat{H}_E , \hat{H}_O e \hat{f}) foram estimados por meio do programa GDA (Lewis & Zaykin, 2002) e o número de alelos raros (Ar) e número de alelos exclusivos (Ex) foram calculados manualmente. A porcentagem de locos polimórficos foi obtida

levando em consideração o número de locos que apresentaram o alelo mais frequente com ocorrência inferior a 99% em relação ao total de locos, seguindo a fórmula:

$$\hat{P}_{(99\%)} = (n^\circ \text{ de locos polimórficos} / n^\circ \text{ total de locos}) * 100$$

O número de alelos foi obtido pelo somatório de todos os alelos encontrados na população e a média de alelos por loco (\hat{A}) foi estimada pela divisão do total de alelos da população pelo total de locos da mesma. A média de alelos por loco polimórfico ($\hat{A}p$) foi estimada pela divisão do total de alelos na população pelo total de locos polimórficos da mesma. O número médio de alelos efetivos (Ae) em cada classe demográfica foi obtido pela média dos alelos efetivos encontrados em cada loco para cada classe demográfica.

A heterozigiosidade esperada (\hat{H}_E) foi estimada empregando-se o estimador não viesado de Nei (1978), seguindo a fórmula:

$$\hat{H}_E = 2n(1 - \sum p_i^2) / (2n - 1)$$

Em que, p_i = frequência do alelo i ; e n = número de indivíduos amostrados.

A heterozigiosidade média observada (\hat{H}_O) foi obtida pela média entre os locos do número de indivíduos heterozigotos divididos pelo número de indivíduos amostrados, como segue:

$$\hat{H}_O = [(\sum P_{ij}) / n] / l$$

Onde, $(\sum P_{ij})$ = somatório dos heterozigotos ($i \neq j$), n = número de indivíduos totais e l = número de locos.

Os índices de fixação (\hat{f}) foram estimados pelos desvios da heterozigiosidade esperada (\hat{H}_E) e a significância dos valores encontrados foi obtida pelo programa Fstat (Goudet, 2001) pela construção de um intervalo de confiança de 95%.

$$\hat{f} = (\hat{H}_E - \hat{H}_O) / \hat{H}_E$$

A contabilização dos alelos raros foi realizada por meio do somatório dos alelos que apresentaram frequência de ocorrência menor que 5% dentro de cada classe demográfica. Os alelos exclusivos foram

determinados a partir da ocorrência restrita a apenas uma classe demográfica da população.

As estatísticas F de Wright (Wright, 1951) foram estimadas pelo programa Fstat (Goudet, 2001), tendo como base o método descrito por Weir & Cockerham (1984). Segue as fórmulas descritas por Nei (1977) para gerar as estatísticas:

$$\begin{aligned}\hat{H}_{ET} &= 1 - [(\sum_l \sum_k x_{lk}) / s]^2 / l \\ \hat{H}_{EI} &= 1 - (\sum_i \sum_l \sum_k x_{ilk}^2) / ls \\ \hat{H}_{OT} &= 1 - (\sum \sum X_{il}) / ls\end{aligned}$$

Onde: \hat{H}_{ET} = heterozigiosidade esperada total; \hat{H}_{EI} = heterozigiosidade média entre as populações; \hat{H}_{OT} = heterozigiosidade observada total; X_{il} = frequência de heterozigotos dos locos l na população i ; x_{ilk} = frequência do alelo k do loco l na população i ; s = número de repetições e l = número de locos.

Utilizando as fórmulas propostas por Nei (1977) foi possível estimar:

$$\begin{aligned}\hat{F}_{IS} &= (1 - \hat{H}_{OT}) / \hat{H}_{EI} \\ \hat{F}_{IT} &= (1 - \hat{H}_{OT}) / \hat{H}_{ET} \\ \hat{F}_{ST} &= (1 - \hat{H}_{EI}) / \hat{H}_{ET}\end{aligned}$$

A significância das estatísticas F foram obtidas por meio de 1000 reamostragens geradas pelo Fstat (Goudet, 2001), resultando em um intervalo de confiança significativo de 95%.

A análise da estrutura genética espacial foi realizada para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e a categoria Adultos (Masculinos e Femininos). A caracterização da distribuição espacial dos genótipos dentro da população foi realizada a partir das estimativas dos coeficientes de coancestria (θ_{xy}) entre pares de plantas dentro de classes de distância previamente determinadas, utilizando o estimador de coancestria proposto por Loiselle et al. (1995), conforme descrito por Bittencourt e Sebbenn (2007), com auxílio do programa SPAGEDI (Hardy & Vekemans, 2003).

$$\hat{\theta}_{xy} = \sum_l \sum_k (p_{xlk} - \bar{P}_{lk})(p_{ylik} - \bar{P}_{lk}) / \sum_l \sum_k (1 - \bar{P}_{lk}) \bar{P}_{lk} + [\sum_l 1 / (2n_l - 1)]$$

Sendo: p_{xlk} e p_{ylik} = frequências do alelo k no loco l nos indivíduos x e y (assumindo valores de 0, 0.5 e 1 em indivíduos homozigotos para alelo

alternativo, heterozigotos e homozigotos para o alelo sob consideração, respectivamente) e \bar{P}_{lk} = média da frequência do alelo k no loco l na subpopulação com n_i (número de genes) no loco l . A significância estatística foi obtida comparando os limites do intervalo de confiança a 95% de probabilidade da estimativa média θ_{xy} para cada classe de distância, calculado por 1000 reamostragens *bootstraps*, em relação à hipótese de ausência de coancestria ($H_0: \theta_{xy} = 0$).

O tamanho efetivo populacional (N_e) foi estimado com base na fórmula proposta por Li (1976) onde:

$$N_e = n / (1 + f)$$

Sendo: n = número de indivíduos da população e f = índice de fixação da população. As estimativas de N_e para valores de referência de 500 (Franklin & Frankham, 1998) e 1000 (Lynch & Lande, 1998) foram obtidos pela multiplicação dos valores de referência pelos valores obtidos de n/N_e .

6. RESULTADOS

6.1 DEMOGRAFIA

6.1.1 Dinâmica Populacional

No primeiro ano de avaliação (2013) foram encontrados na área de estudo 2387 indivíduos de *Podocarpus lambertii*, dos quais, 1275 pertenciam à classe Plântulas (498,0 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha), 421 a classe Jovens (164,4 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha), 383 a classe Imaturos (42,5 ind.ha⁻¹; área 9 ha), 171 a classe Masculinos (19,0 ind.ha⁻¹; área 9 ha) e 137 a classe Femininos (15,2 ind.ha⁻¹; área 9 ha) (Figura 7). Os indivíduos Imaturos, Masculinos e Femininos foram avaliados em uma parcela permanente de nove hectares, já os indivíduos pertencentes às classes Plântulas e Jovens foram avaliados na mesma parcela, entretanto em uma área de 2,56 ha (Figura 5).

Satisfazendo as mesmas condições de avaliação que o ano anterior, ao final do segundo ano de avaliação (2014), foi encontrado na área de estudo 2778 indivíduos de *P. lambertii* (Figura 7), dos quais, 1576 pertenciam à classe Plântulas (615,6 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha), 490 a classe Jovens (191,4 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha), 401 a classe Imaturos (44,5 ind.ha⁻¹; área 9 ha), 174 a classe Masculinos (19,3 ind.ha⁻¹; área 9 ha) e 137 a classe Femininos (15,2 ind.ha⁻¹; área 9 ha).

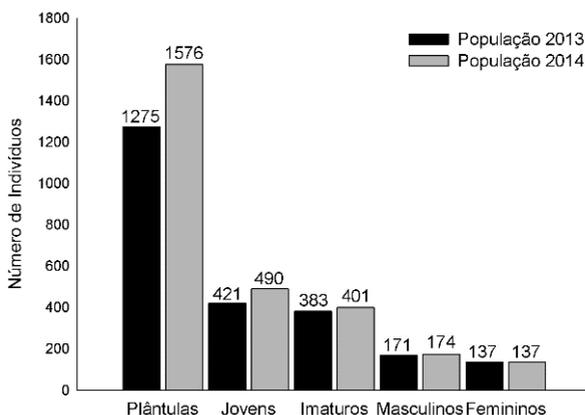


Figura 7: Distribuição dos indivíduos de *P. lambertii* nas cinco classes demográficas estabelecidas em função da altura e respectivas avaliações em 2013 e 2014.

Ao final do segundo ano de avaliação (Figura 8), das 1275 plântulas avaliadas em 2013, 55 (21,5 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) estavam mortas, 35 (13,7 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) não foram encontradas, possivelmente pela ação da chuva, vento, presença do gado no local e/ou erro amostral e um (0,4 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) indivíduo foi excluído da avaliação por apresentar valor discrepante no segundo ano de avaliação. Dos 421 indivíduos jovens avaliados em 2013, quatro (1,5 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) estavam mortos, dois (0,8 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) não foram encontrados e três (1,2 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) indivíduos foram excluídos da avaliação, por apresentarem inconsistência nas informações. Na classe Plântulas houveram 469 ingressos (183,2 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha), onde 328 (128,1 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) desses indivíduos apresentaram altura entre 0,1-0,2 m, e na classe Jovens, houveram apenas 22 (8,6 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) ingressos. Ainda, 77 (30 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) indivíduos da classe Plântulas passaram para a classe Jovens e 21 (8,2 ind.ha⁻¹; área 2,56 ha) indivíduos jovens passaram para a classe Imaturos.

A classe Imaturos apresentou o ingresso dos 21 (2,3 ind.ha⁻¹; área 9 ha) indivíduos oriundos da classe Jovens e três (0,3 ind.ha⁻¹; área 9 ha) indivíduos imaturos apresentaram estrutura reprodutiva masculina, ingressando assim na classe Masculinos. A classe Femininos não apresentou nenhuma alteração.

Considerando que apenas os indivíduos mortos foram identificados (encontrada a placa), houve uma mortalidade de apenas 4,62% para todas as classes. Na classe Plântulas, foi observado uma mortalidade de 4,3%, sendo que 67,2% dessa mortalidade ocorreu na classe de altura 0,1-0,2 m. Nas alturas subsequentes a mortalidade observada foi 16,36% (0,2-0,3 m); 9,1% (0,3-0,4 m) e 7,3 % (0,4-0,5 m). A classe Jovens apresentou mortalidade de 1%.

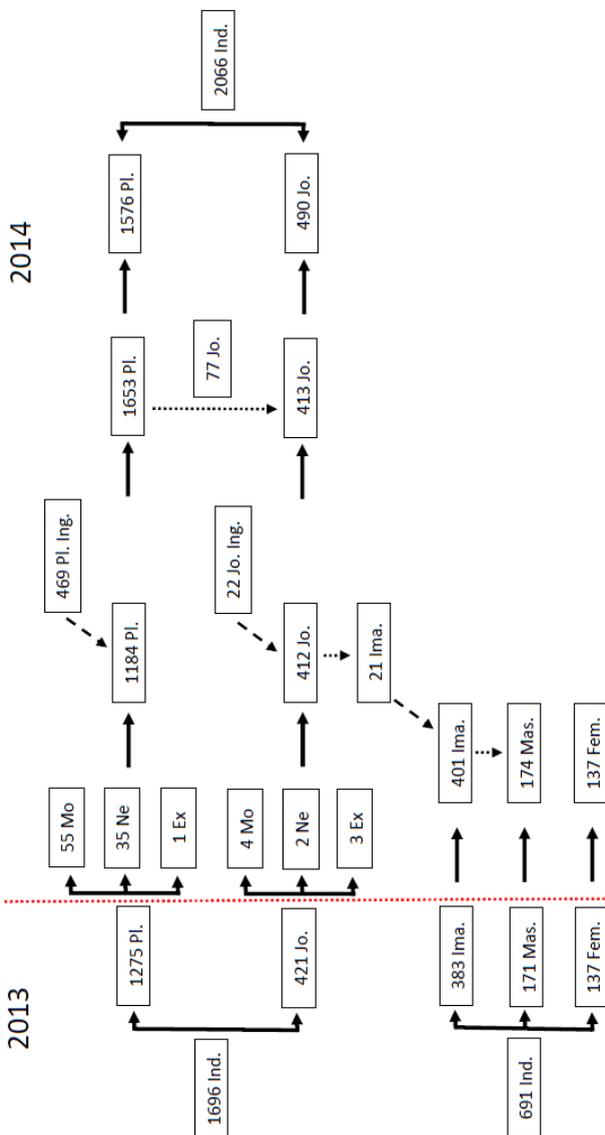


Figura 8: Fluxograma da dinâmica populacional dos indivíduos de *P. lambertii* para os anos de 2013 e 2014, sendo: Ind.: indivíduos; Pl.: plântulas; Jo.: jovens; Ima.: imaturos; Mas.: masculinos; Fem.: femininos; Mo.: mortos; Ne.: não encontrados, Ex.: excluídos; Ing.: ingressantes

Na classe Plântulas (Figura 9), os indivíduos apareceram com maior frequência nas menores alturas, decrescendo à medida que a altura aumenta. Foi observada redução significativa de indivíduos da primeira para a segunda classe de altura (665:409; $\chi^2 = 30.51$; $p < 0.01$) e da segunda para terceira classe (409:265; $\chi^2 = 15.38$; $p < 0.01$). A altura média na classe Plântulas foi de 0,25 m ($\pm 0,11$ m).

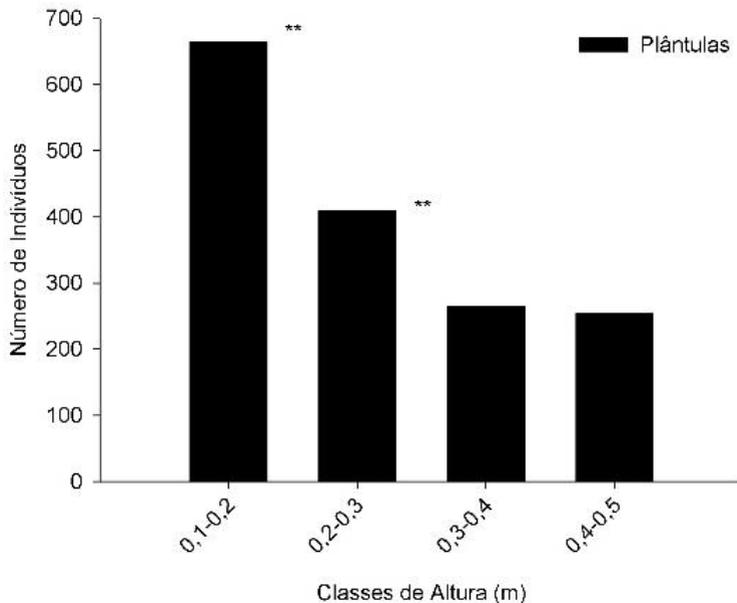


Figura 9: Distribuição em classes de altura para os indivíduos da classe Plântulas de *P. lambertii* em uma área de 2,56 ha. **Diferenças significativas ($p < 0,01$) de acordo com o teste χ^2 .

Na Figura 10, os indivíduos jovens também apresentaram maior frequência de ocorrência nas menores classes de altura, decrescendo em número de indivíduos até a classe 1-1,1 m de altura, a qual foi significativamente diferente da classe 1,1-1,2 m (42:19; $\chi^2 = 4.33$; $p < 0.05$). A classe Jovens apresentou média de altura de 0,82 m ($\pm 0,26$ m).

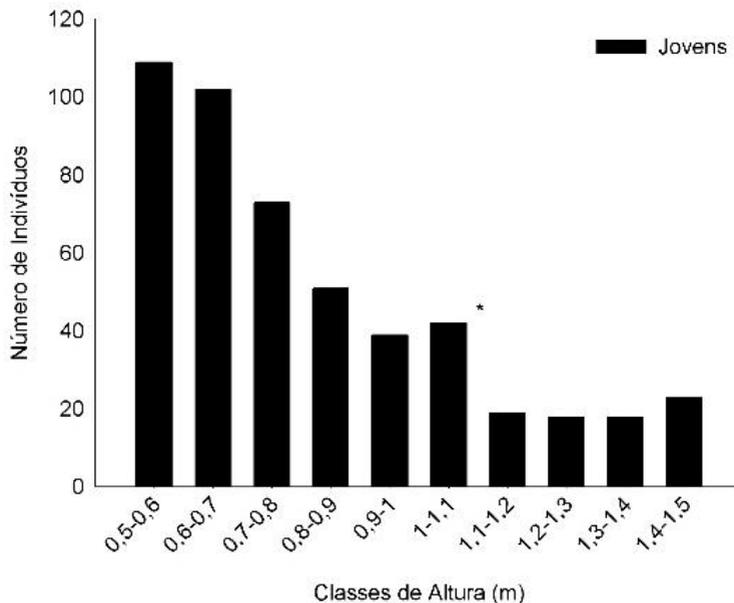


Figura 10: Distribuição em classes de altura para os indivíduos da classe Jovens de *P. lambertii* em uma área de 2,56 ha. *Diferenças significativas ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2 .

A classe Imaturos (Figura 11) apresentou maior ocorrência de indivíduos entre as alturas 1,5-3 m, que foi significativamente diferente da segunda classe (182:66; $\chi^2 = 27.12$; $p < 0.01$). As classes de altura 6-7,5 m (55:29; $\chi^2 = 4.02$; $p < 0.05$) e 7,5-9 m (29:9; $\chi^2 = 5.26$; $p < 0.05$) também apresentaram diferenças significativas. A altura média dos indivíduos da classe Imaturos foi 4,2 m ($\pm 2,4$ m).

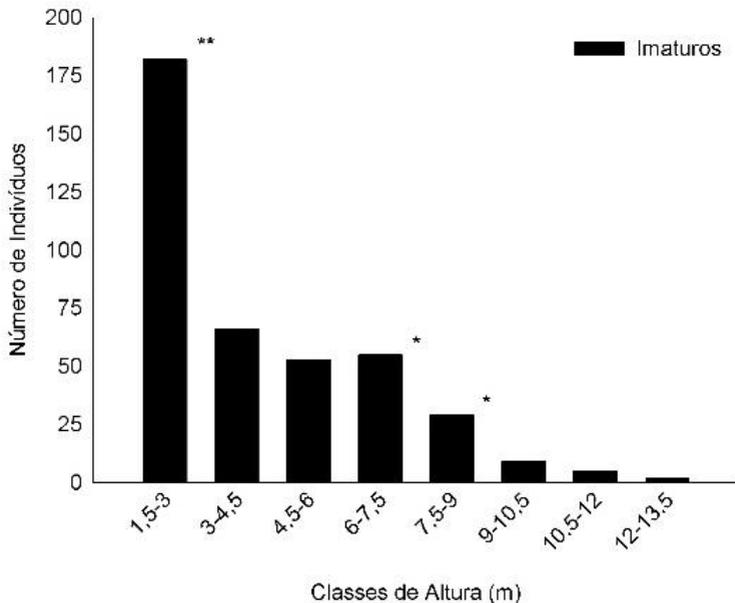


Figura 11: Distribuição em classes de altura para os indivíduos da classe Imaturos de *P. lambertii* em uma área de nove hectares. *Diferenças significativas ($p < 0,01$) e ** diferenças significativas de ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2 .

Os indivíduos masculinos e femininos não apresentaram diferenças de altura significativas e a média das alturas foram respectivamente 7,8 m ($\pm 2,7$ m) e 7,5 m ($\pm 2,5$ m) (Figura 12).

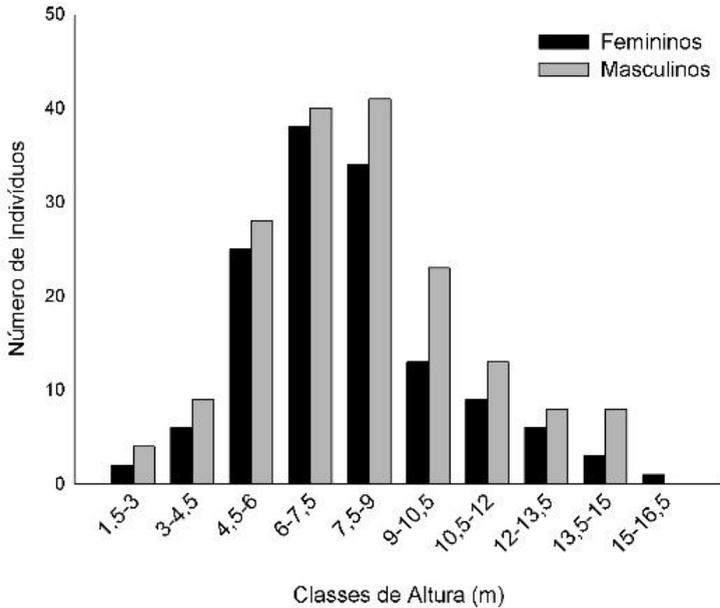


Figura 12: Distribuição em classes de altura para os indivíduos das classes Mascullinos e Femininos de *P. lambertii* em uma área de nove hectares.

A distribuição diamétrica para os indivíduos imaturos assemelhou-se a distribuição J invertido, esperada para populações naturais e inequidêneas, com maior presença de indivíduos nas menores classes diamétricas e menor presença de indivíduos à medida que o diâmetro aumenta (Figura 13). Foi observada redução significativa de indivíduos da primeira para a segunda classe (257:88; $\chi^2 = 41.39$; $p < 0.01$), segunda para a terceira classe (88:25; $\chi^2 = 17.56$; $p < 0.01$) e terceira para a quarta classe (25:7; $\chi^2 = 5.06$; $p < 0.05$). A altura e diâmetro médio para os indivíduos imaturos foram respectivamente 4,2 m ($\pm 2,4$ m) e 4,6 cm (± 4 cm).

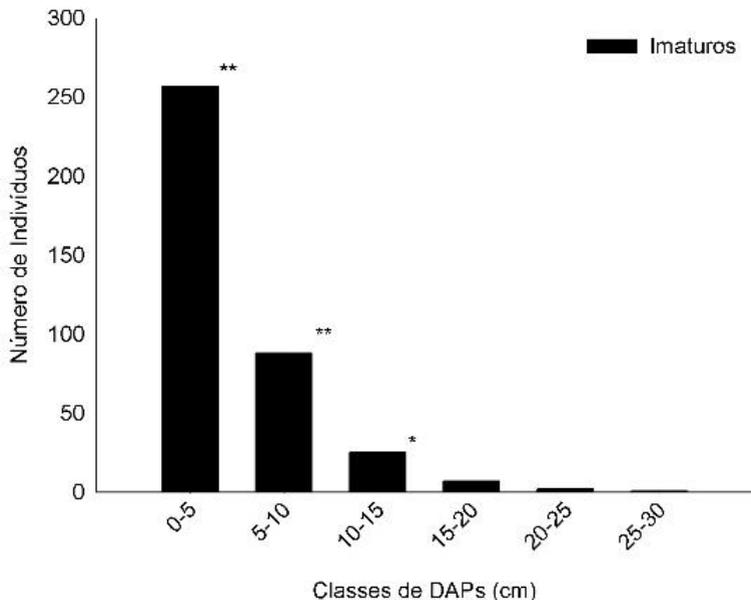


Figura 13: Distribuição em classes de diâmetros (DAPs) para os indivíduos da classe Imaturos de *P. lambertii* em uma área de nove hectares. *Diferenças significativas ($p < 0,01$) e ** diferenças significativas de ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2 .

Considerando os indivíduos masculinos e femininos como Adultos (Figura 14), a média dos diâmetros foi de 15,0 cm, e os masculinos apresentaram média dos diâmetros significativamente menor do que os femininos (σ 14,0 cm e $n=174$; f 16,3 cm e $n=137$; $t=2,44$; $p < 0,01$). Foi possível observar diferença significativa nas frequências de indivíduos por classes de DAPs a favor dos indivíduos masculinos, sendo elas: 0-5 cm (6:12; $\chi^2 = 4,0$; $p < 0,05$), 5-10 cm (34:48; $\chi^2 = 5,27$; $p < 0,05$) e 10-15 cm (32:50; $\chi^2 = 8,45$; $p < 0,01$). Nessa mesma distribuição, nota-se também que a frequência de indivíduos femininos é maior nas classes acima de 30 cm de DAP. A razão sexual (proporção masculinos.femininos⁻¹) foi de 1,27, não diferindo significativamente do esperado 1:1 (174:137; $\chi^2 = 2,2$; $p > 0,05$).

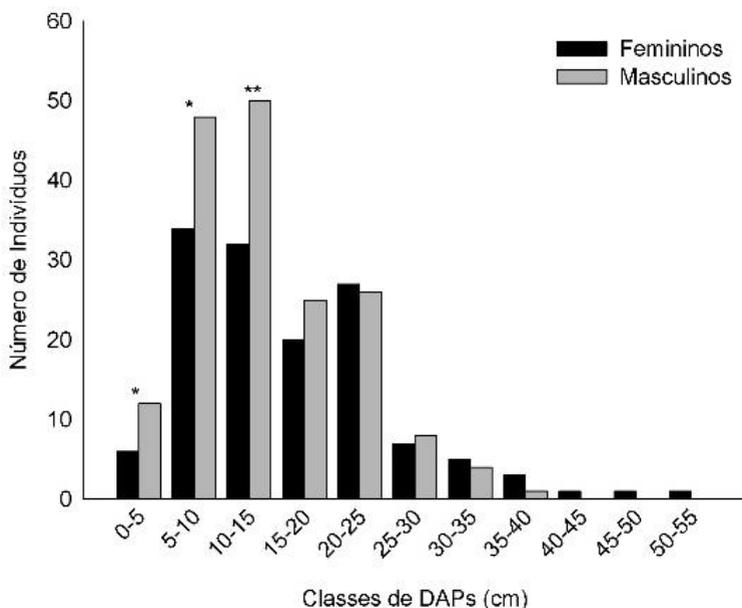


Figura 14: Distribuição em classes de diâmetros (DAPs) para a categoria Adultos (Masculinos e Femininos) de *P. lambertii* em uma área de nove hectares. *Diferenças significativas ($p < 0,01$) e ** diferenças significativas de ($p < 0,05$) de acordo com o teste χ^2 .

O valor médio de cobertura do dossel encontrado na parcela de nove hectares foi de 14,62%. Distribuindo os valores médios de cobertura do dossel em classes, foi observado que 752 parcelas (83,4%) apresentam cobertura entre 0-20 %, 27 parcelas (3%) apresentam cobertura entre 20-40%, 13 parcelas (1,4%) apresentam cobertura entre 40-60%, 37 parcelas (4,1%) apresentam cobertura entre 60-80% e 72 parcelas (8%) apresentam cobertura entre 80-100% (Figura 15).

A correlação de Spearman entre as variáveis cobertura do dossel e a frequência de ocorrência de indivíduos das classes Imaturos, Masculinos e Femininos não foi significativa ($r = 0,097$; $p = 0,089 > 0,05$). Para cobertura do dossel e as classes Plântulas e Jovens, a correlação foi significativa ($r = 0,35$; $p = 0,00095 > 0,05$), porém reduzida.

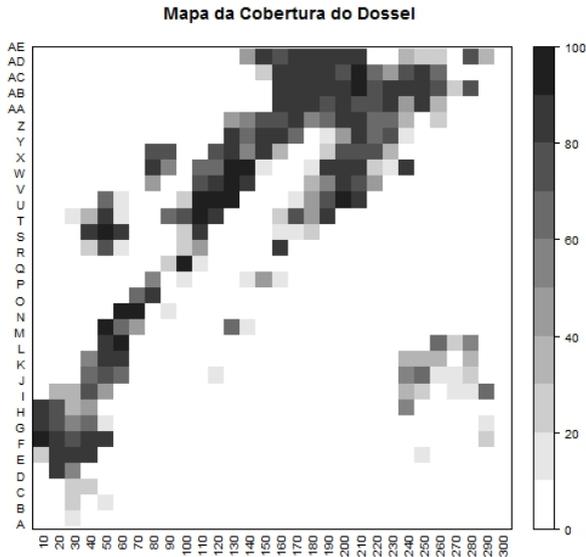
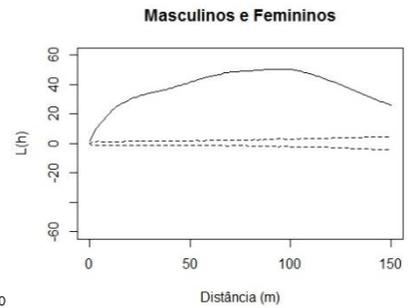
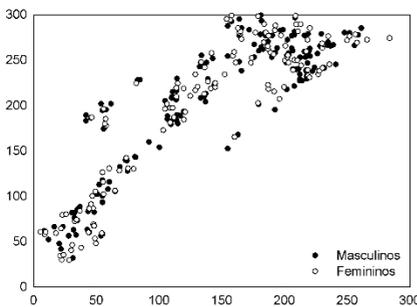
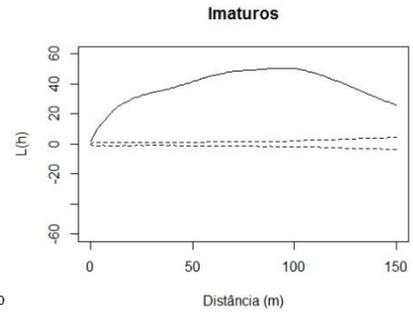
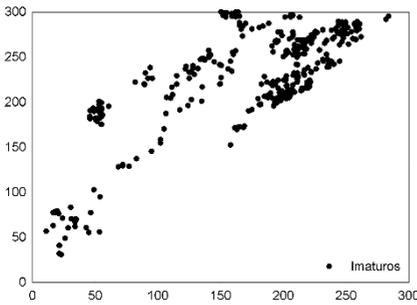
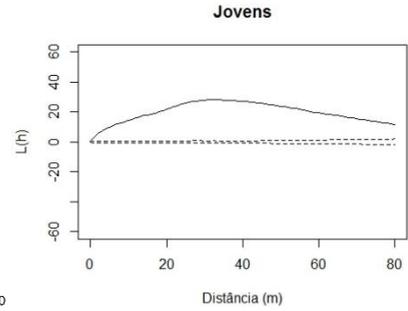
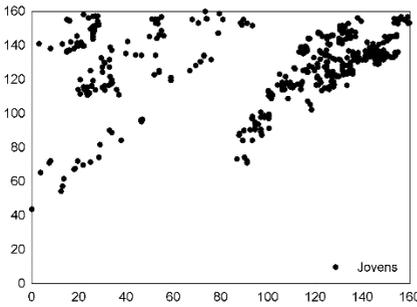
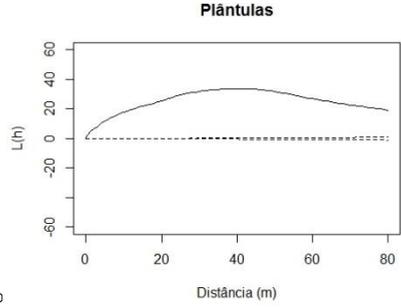
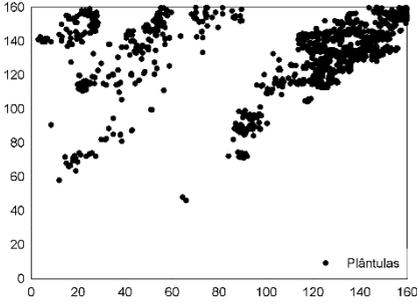


Figura 15: Distribuição da porcentagem estimada de cobertura do dossel na parcela de nove hectares. A resolução utilizada para representação foi de 10 x 10 m (Adaptado de Paludo, 2013).

6.1.2 Padrão e Dependência Espacial

Os desvios em relação a Completa Aleatoriedade Espacial (CAE) resultaram no padrão agregado para todas as classes demográficas estabelecidas. Mesmo o padrão agregado se mantendo constante para todas as classes, os picos de intensidade na função $L(h)$ que determinam a distância de agregação foram distintos (Figura 16).

Para as classes Plântulas e Jovens, a intensidade de agregação foi maior a uma distância de ~ 40 m e ~ 32 m respectivamente. Nas classes Imaturos, Masculinos e Femininos os picos de intensidade de agregação ocorreram a ~ 100 m. Para os indivíduos Mortos, a agregação foi observada com maior intensidade em ~ 47 m. Para todas as classes estabelecidas, a distribuição espacial dos indivíduos ajuda a entender a formação do padrão agregado, uma vez que nas áreas onde os indivíduos estão localizados são observadas manchas de floresta (capão) e nas áreas onde não aparecem indivíduos, são áreas com predomínio de campo.



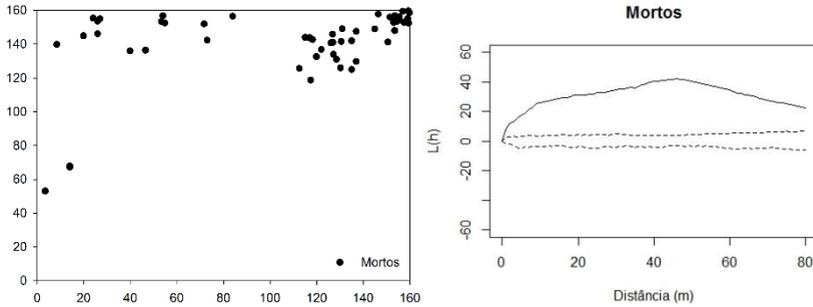


Figura 16: Distribuição espacial (esquerda) dos indivíduos de *P. lambertii* para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos, Masculinos e Femininos e indivíduos Mortos. Análise do padrão espacial (direita) dos indivíduos de *P. lambertii* pela função K de Ripley para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos, Masculinos e Femininos e Mortos. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Aleatoriedade Espacial (CAE).

Os desvios em relação CIE, resultaram em um padrão de independência espacial da classe Plântulas em relação a classe Femininos, entretanto, a classe Plântulas apresentou dependência espacial em relação aos indivíduos adultos (Masculinos e Femininos) entre as distâncias de ~32 m a ~38 m (Figura 17).

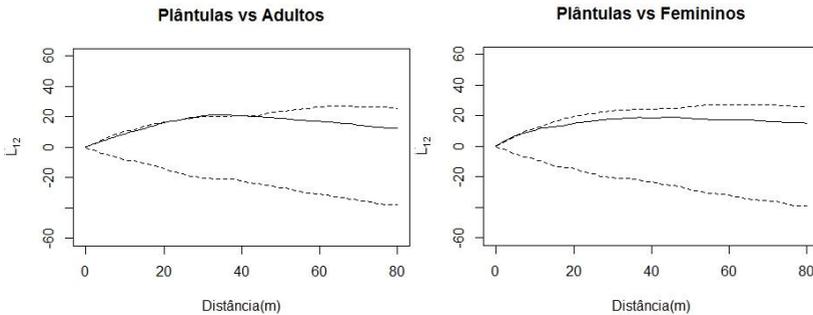


Figura 17: Análise da independência espacial dos indivíduos de *P. lambertii* da classe Plântulas em relação aos indivíduos adultos (Classe Masculinos e Femininos) pela função K bivariada de Ripley. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Independência Espacial (CIE).

Os desvios em relação a CIE entre as espécies *P. lambertii* e *A. angustifolia* resultaram em um padrão de independência espacial da

classe Plântulas em relação as Plântulas de *A. angustifolia*. Entretanto, a classe Plântulas apresentou dependência espacial em relação aos indivíduos adultos (Mascullinos e Femininos) de *A. angustifolia* a partir da distância de ~16 m, mantendo o padrão até a distância de 80 m (Figura 18).

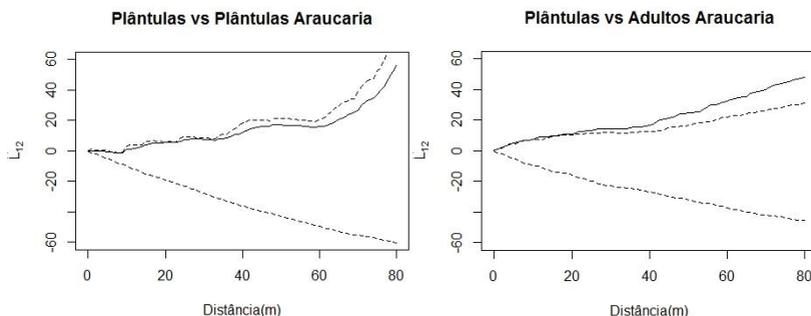


Figura 18: Análise da independência espacial dos indivíduos de *P. lambertii* da classe Plântulas em relação as plântulas de *A. angustifolia* e dos indivíduos da classe Plântulas em relação aos adultos de *A. angustifolia* (Mascullinos e Femininos) pela função K bivariada de Ripley. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Independência Espacial (CIE).

Os desvios em relação a CIE para os indivíduos Mortos de *P. lambertii* e a classe Plântulas, resultaram em um padrão predominante de dependência espacial. A dependência foi observada em três momentos, até ~17 m, entre ~30 m a ~47 m e a partir dos ~60 m. Entre os indivíduos Mortos e a classe Femininos, predominou a independência espacial, exceto entre as distâncias de ~7 m a ~10 m, onde foi observada dependência espacial (Figura 19).

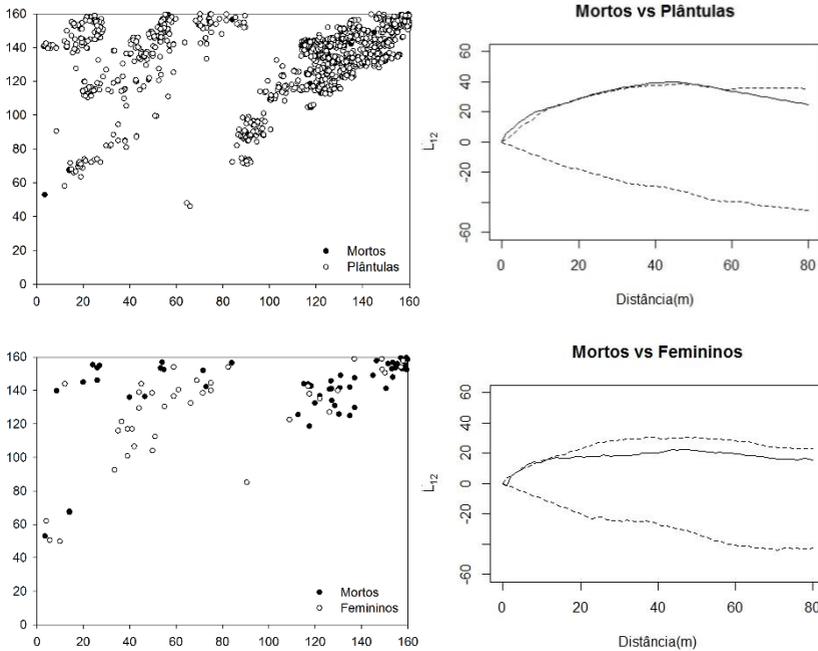


Figura 19: Distribuição espacial (esquerda) dos indivíduos de *P. lambertii* Mortos vs Plântulas e Mortos vs Femininos. Análise da independência espacial dos indivíduos de *P. lambertii* Mortos vs Plântulas e Mortos vs Femininos pela função K bivariada de Ripley. Linhas pontilhadas representam os intervalos de confiança construídos com 1000 simulações de Completa Independência Espacial (CIE).

6.2 GENÉTICA

6.2.1 Diversidade e Estrutura Genética

Foram genotipados 759 indivíduos de *Podocarpus lambertii*, dos quais 164 estavam presentes na classe Plântulas, 148 na classe Jovens, 138 na classe Imaturos e 309 na categoria Adultos, composta pelas classes Masculinos (174 indivíduos) e Femininos (135 indivíduos).

Para caracterização da diversidade genética foram utilizados 11 sistemas isoenzimáticos e foram obtidos 13 locos possíveis de interpretação.

A PGI apresentou um loco dimérico, com dois alelos sendo que o alelo um apresentou em todas as classes demográficas frequência de

ocorrência inferior ao alelo dois (Tabela 2). A IDH apresentou um loco dimérico com dois alelos, sendo que o alelo dois esteve ausente nas classes Plântulas, Jovens e Imaturos. A PGM apresentou dois locos monoméricos, revelando quatro alelos em cada loco, PGM1 e PGM2. Na PGM1 os alelos um, três e quatro ocorreram sempre em baixa frequência e na PGM2 destaca-se o alelo quatro que apareceu somente na categoria Adultos e em baixa frequência. A PRX revelou três alelos em um loco monomérico, sendo que o alelo um não foi encontrado nas classes Jovens e Imaturos, porém reapareceu na categoria Adultos, já e o alelo três esteve ausente na classe Plântulas, porém foi encontrado nas demais classes da população. A 6PGDH apresentou três alelos em um loco dimérico, sendo que o alelo um apresentou baixa frequência de ocorrência. A MDH apresentou um loco dimérico com quatro alelos. Na MDH os alelos um, dois e três ocorreram sempre em baixa frequência, destacando-se o alelo três que estava ausente nas classes Plântulas e Jovens e foi encontrado somente na classe Imaturos e categoria Adultos. A ME mostrou um loco dimérico com dois alelos, sendo que o alelo dois ocorreu sempre em baixa frequência. A GTDH apresentou um loco monomérico com dois alelos, onde o alelo um foi encontrado somente na categoria Adultos. A G6PDH apresentou um loco dimérico com dois alelos, onde foram encontradas baixas frequências de ocorrência para o alelo dois. A DIA revelou dois locos, ambos monoméricos, entretanto a DIA2 revelou quatro alelos e a DIA3 dois alelos. Na DIA1 e DIA2 o alelo dois apresentou maior frequência de ocorrência, os demais alelos apareceram em baixa frequência e algumas vezes ausentes nas classes demográficas estudadas. O único sistema monomórfico foi a G2DH, que apresentou somente um alelo (Tabela 2).

Tabela 2: Frequências alélicas para 11 sistemas alozímicos em uma população de *P. lambertii* para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e categoria Adultos (Masculinos e Femininos).

Loco	Alelo	Plântulas	Jovens	Imaturos	Adultos	Total
PGI	N	162	148	138	309	
	1	0,019	0,017	0,043	0,028	0,026
	2	0,981	0,983	0,957	0,972	0,974
IDH	N	164	148	138	309	
	1	1	1	1	0,998	0,999
	2	0	0	0	0,002	0,001
PGM1	N	162	148	138	309	
	1	0,019	0,02	0,014	0,006	0,013

	2	0,969	0,97	0,946	0,987	0,972
	3	0,012	0	0,033	0,006	0,011
	4	0	0,01	0,007	0	0,003
PGM2	N	162	148	138	309	
	1	0,043	0,054	0,036	0,057	0,05
	2	0,91	0,902	0,942	0,909	0,914
	3	0,046	0,044	0,022	0,032	0,036
	4	0	0	0	0,002	0,001
PRX	N	164	148	138	283	
	1	0,006	0	0	0,034	0,014
	2	0,994	0,993	0,989	0,952	0,977
	3	0	0,007	0,011	0,014	0,009
6PGDH	N	161	148	138	309	
	1	0,012	0	0,004	0,011	0,008
	2	0,913	0,946	0,938	0,956	0,942
	3	0,075	0,054	0,058	0,032	0,05
MDH	N	164	148	138	309	
	1	0	0,003	0,022	0,013	0,01
	2	0,012	0,037	0,014	0,003	0,014
	3	0	0	0,004	0,003	0,002
	4	0,988	0,959	0,96	0,981	0,974
ME	N	164	148	138	309	
	1	0,997	1	0,989	0,992	0,994
	2	0,003	0	0,011	0,008	0,006
GTDH	N	164	148	138	299	
	1	0	0	0	0,012	0,005
	2	1	1	1	0,988	0,995
G2DH	N	164	148	138	309	
	1	1	1	1	1	1
G6PDH	N	163	148	138	309	
	1	0,985	0,98	0,975	0,984	0,982
	2	0,015	0,02	0,025	0,016	0,018
DIA2	N	163	148	138	309	
	1	0	0,003	0	0	0,001
	2	0,975	0,946	0,964	0,977	0,968
	3	0,006	0,003	0,018	0,006	0,008
	4	0,018	0,047	0,018	0,016	0,023
DIA3	N	164	148	138	309	
	1	0	0,003	0	0	0,001
	2	1	0,997	1	1	0,999

Um total de 35 alelos foram encontrados na população, cinco deles foram considerados exclusivos, três na categoria Adultos (classes Masculinos e Femininos) e dois na classe Jovens. Ainda, foram encontrados 11 alelos raros na classe Plântulas (42,3%), 12 na classe Jovens (44,4%), 15 na classe Imaturos (51,7%) e 17 na categoria Adultos (53,1%). Foram considerados alelos raros aqueles que apresentaram frequência de ocorrência $p < 0,05$.

A partir da alta quantidade de alelos raros encontrados na população como um todo, foi calculado o número de alelos efetivos (A_e) em cada classe. As classes Jovens e Imaturos apresentaram valor médio de $A_e = 1,06$ e a classe Plântulas e a categoria Adultos valor médio de $A_e = 1,05$.

Os índices de diversidade genética estimados para a população de *P. lambertii* estão sintetizados na Tabela 3. A população apresentou em média de 29 alelos entre as classes demográficas ($S=3$ alelos), sendo a categoria Adultos aquela que apresentou maior número de alelos. Ainda, apresentou em média 62% de locos polimórficos, bem como 2,19 alelos por loco e 2,74 alelos por loco polimórfico. A diversidade genética média foi baixa ($\hat{H}_E = 0,046$; $S=0,004$), a heterozigosidade observada média foi menor que \hat{H}_E ($\hat{H}_O = 0,043$; $S=0,005$) e o índice de fixação médio foi intermediário ($\hat{f} = 0,072$; $S=0,033$).

Entre as classes, as Plântulas apresentaram a menor diversidade genética ($\hat{H}_E = 0,042$) e índice de fixação negativo ($\hat{f} = -0,016$), já a classe Imaturos apresentou a maior diversidade genética ($\hat{H}_E = 0,051$) e maior heterozigosidade observada ($\hat{H}_O = 0,049$). A classe Jovens e a categoria Adultos apresentaram valores positivos e significativos de índice de fixação ($\hat{f} = 0,084$ e $\hat{f} = 0,191$, $p < 0,05^*$, respectivamente), além de desvio em relação ao esperado pelas proporções de EHW.

Tabela 3: Índices de diversidade genéticas para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e categoria Adultos (Masculinos e Femininos) de uma população de *P. lambertii*. N = tamanho da amostra; $n^\circ Al.$ = número total de alelos da amostra; $\hat{P}_{(99\%)}$ =porcentagem de locos polimórficos; \hat{A} =número de alelos por loco; \hat{A}_p = número de alelos por loco polimórfico; \hat{H}_E = heterozigosidade esperada; \hat{H}_O = heterozigosidade observada; \hat{f} =índice de fixação; $Ar.$ = alelos raros; $Ex.$ = alelos exclusivos e S =desvio padrão. * $p < 0,05$

População	N	$n^\circ Al.$	$\hat{P}_{(99\%)}$	\hat{A}	\hat{A}_p	\hat{H}_E	\hat{H}_O	\hat{f}	$Ar.$	$Ex.$
Plântulas	164	26	0,54	2,00	2,57	0,042	0,043	-0,016	11	0
Jovens	148	27	0,54	2,08	2,71	0,048	0,044	0,084*	12	2

Imaturos	138	29	0,69	2,23	2,78	0,051	0,049	0,030	15	0
Adultos	309	32	0,69	2,46	2,89	0,045	0,036	0,191*	17	3
Média	190	29	0,62	2,19	2,74	0,046	0,043	0,072		
S	80	3	0,09	0,20	0,13	0,004	0,005	0,033		

Em termos de estrutura genética entre as classes demográficas, a população apresentou índice de fixação total (\hat{F}_{IT}) significativo de 0,099 ($p < 0,05$) e índice de fixação dentro da população (\hat{F}_{IS}) de 0,095, também significativo ($p < 0,05$). A fixação proveniente da subdivisão (\hat{F}_{ST}) foi significativa e reduzida (0,004), indicando que 0,4% da variação alélica encontrada não é compartilhada por todas as classes da população devido a subdivisão (Tabela 4). Além disso, a divergência intrapopulacional (entre classes) demonstrou que o \hat{F}_{ST} só foi significativo entre as classes Plântulas vs Imaturos (0,002; $p < 0,05$) e Imaturos vs Adultos (0,005; $p < 0,05$).

Tabela 4: Divergência intrapopulacional entre as classes demográficas estipuladas de *P. lambertii*. * $p < 0,05$

Classes	\hat{F}_{IT}	\hat{F}_{ST}	\hat{F}_{IS}
Plântulas vs Jovens	0,036	0,001	0,035
Plântulas vs Imaturos	0,009	0,002*	0,007
Plântulas vs Adultos	0,125*	0,004	0,121*
Jovens vs Imaturos	0,059	0,003	0,057
Jovens vs Adultos	0,158*	0,004	0,154*
Imaturos vs Adultos	0,140*	0,005*	0,136*
População	0,099*	0,004*	0,095*

6.2.2 Estrutura Genética Espacial

A estrutura genética espacial foi realizada para toda a População de *P. lambertii* e para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e para categoria Adultos. As classes Plântulas, Imaturos e a categoria Adultos não apresentaram estrutura genética espacial. A classe Jovens apresentou estrutura genética espacial a distância média de 3,7 m e máxima de 7,1 m, com coeficiente de coancestria para esta distância de 0,0144. Considerando toda a População, foi encontrado estrutura genética

espacial a distância média de 18,4 m e máxima de 23,8, com coeficiente de coancestria de 0,0026 (Figura 20).

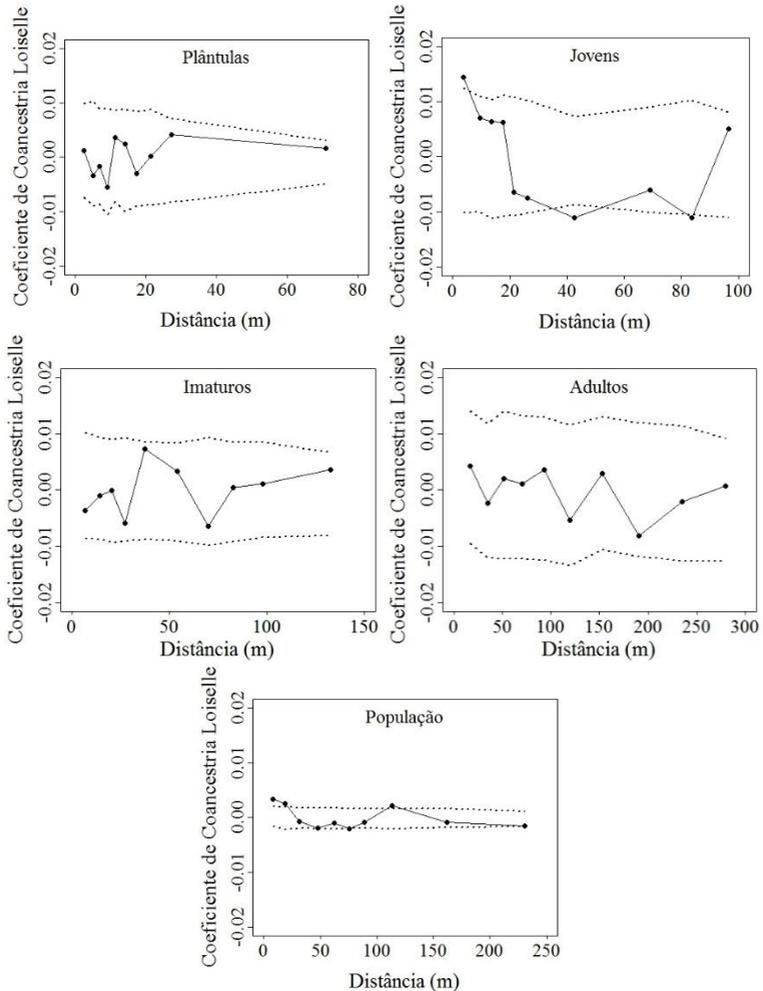


Figura 20: Estrutura genética espacial para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos, categoria Adultos (Mascullinos e Femininos) e toda a População de *P. lambertii*. A linha contínua refere-se a estimativa do coeficiente de coancestria médio e as linhas pontilhadas referem-se ao intervalo de confiança (95%) construído a partir de 1000 reamostragens *bootstraps* em relação à hipótese de ausência de coancestria ($H_0: \theta_{xy} = 0$).

6.2.3 Tamanho Efetivo Populacional

O tamanho médio amostral foi de 190 indivíduos e o tamanho efetivo amostral médio foi de 174 indivíduos. O menor valor médio observado para o N_e (500) foi na classe Plântulas (492) e na categoria Adultos foi observado o maior valor médio (596). As mesmas classes apresentaram respectivamente o menor e o maior valor para N_e (1000). Considerando o N_e médio para as referências de 500 e 1000 indivíduos, ambos os valores encontrados foram superiores as referências estipuladas (Tabela 5).

Tabela 5: Tamanho efetivo populacional (N_e) para valores de referência de 500 e 1000 indivíduos para as classes Plântulas, Jovens, Imaturos e categoria Adultos (Masculinis e Femininos) de uma população de *P. lambertii*. Onde n= número de indivíduos amostrados; \hat{f} = índice de fixação; N_e = tamanho efetivo populacional e S= desvio padrão.

Classes	<i>n</i>	\hat{f}	N_e	n/N_e	N_e 500	N_e 1000	Área (ha)	Dens. (n.ha ⁻¹)	Dens. na Área
Plântulas	164	-0,016	167	0,984	492	984	2,56	615,6	1576
Jovens	148	0,084*	137	1,084	542	1084	2,56	191,4	490
Imaturos	138	0,030	134	1,03	515	1030	9	44,5	401
Adultos	309	0,191*	259	1,191	596	1191	9	35	311
Média	190	0,072	174	1,072	536	1072	6	222	694
S	80	0	59	0,089	45	89	-	-	-

Tendo como base a diversidade genética encontrada nas classes demográficas e as informações da área avaliada e densidade de indivíduos por hectare nesse estudo (Tabela 5), seria necessário para um N_e (500) uma área aproximada 17 ha para conservação da diversidade genética da categoria Adultos (Masculinis e Femininos). Para a mesma categoria, porém para um N_e (1000) seria necessária uma área aproximada de 34 ha para conservação da diversidade genética encontrada (Tabela 6).

Tabela 6: Área para conservação (ha) da diversidade genética encontrada em cada classe demográfica de uma população de *P. lambertii* em paisagem de campo, tendo como referência tamanhos efetivos de 500 e 1000 indivíduos.

Classes	<i>N_e</i> de referência (ind.)		Área para conservação (ha)	
	<i>N_e</i> 500	<i>N_e</i> 1000	<i>N_e</i> 500	<i>N_e</i> 1000
Plântulas	492	984	0,8	1,6
Jovens	542	1084	2,8	5,7
Imaturos	515	1030	11,6	23,1
Adultos	596	1191	17	34

7. DISCUSSÃO

7.1 ESTRUTURA E DINÂMICA DA POPULAÇÃO

A distribuição da população em número de indivíduos e classes de altura foi semelhante a um J-invertido, com maior presença de indivíduos na classe Plântulas, reduzindo a quantidade de indivíduos nas classes Jovens e Imaturos, até uma menor frequência de ocorrência na categoria Adultos (Masculinos e Femininos). Tal resultado refuta a hipótese inicial de trabalho, que sugeria encontrar uma lacuna de indivíduos entre a classe Plântulas e a categoria Adultos, decorrente do histórico de exploração madeireira.

Em estudo realizado por Zimmer, Paz & Ganade (2010), que buscaram entender os efeitos de diferentes espécies pioneiras sobre a colonização de *P. lambertii* em uma área de restauração, a espécie esteve presente em todas as classes de tamanho, indicando a capacidade de colonizar naturalmente áreas em estágios iniciais e intermediários de restauração. A presença de indivíduos em todas as classes de altura observada em ambos os trabalhos, sugerem uma boa distribuição da espécie, principalmente nas classes de menor tamanho, diferente dos resultados encontrados por Paludo (2013) para outra conífera nativa, a araucária, onde o autor encontrou uma lacuna de indivíduos entre as alturas 1,0-1,5 m, tanto em uma área de floresta, como em área de campo.

Segundo Crawley & Ross (1990) a maior ou menor presença de indivíduos na classe Plântulas pode resultar da oferta de sementes, seja ela um fator limitante ou não. Nesse caso, a oferta de sementes parece não ser um fator limitante, uma vez que foram encontrados muitos indivíduos na classe Plântulas em relação às demais classes, além de não se ter conhecimento da coleta das sementes (epimácio) do *P. lambertii* pelo homem como realizado para a araucária (Souza, 2007; Sampaio et al., 2007), o que poderia ser um fator limitante para ocorrência de indivíduos nessa classe.

O grande número de indivíduos na classe Plântulas, também pode ser reflexo do ambiente adequando para o seu desenvolvimento, já que uma espécie pode requerer condições ambientais específicas para desenvolver-se em alguma etapa da sua vida, preferencialmente para completar seu processo de regeneração (Clark & Clark, 1987). Segundo Longhi et al. (2009) o *P. lambertii* prefere locais pouco pedregosos, pouco inclinados, relativamente úmidos, com alta frequência de indivíduos e sub-bosque adensado, e algumas dessas características são encontradas na área de estudo. Reitz, Klein & Reis (1983) relatam que a espécie se

desenvolve tanto em solos férteis, quanto solos pobres, rasos e rochosos. Corvello (1983) destaca ainda a facilidade de regeneração natural da espécie.

Um ponto relevante das condições ambientais específicas seria a própria presença de capões. Não foram observados indivíduos de *P. lambertii* nas áreas de céu aberto (pouca ou nenhuma cobertura de dossel) e a umidade em pontos específicos dos capões, atribuídos principalmente a presença de córrego d'água, podem ajudar a explicar a maior frequência de indivíduos na classe Plântulas em relação as demais. Segundo Longhi et al. (2009), a maior frequência de indivíduos Plântulas, pode estar relacionada ao solo relativamente úmido. Garcia & Nogueira (2008) estudando a resposta das sementes de *P. lambertii* e *P. sellowii* a dessecação, verificaram que o grau crítico de umidade das sementes de *P. lambertii* situa-se em nível inferior a 5,7% de umidade, permanecendo ainda viáveis após passar esse elevado estresse hídrico, caracterizando-a como uma espécie ortodoxa. Guimarães (1999) menciona que as sementes que suportam a dessecação, dispõem de mecanismos capazes de manter íntegras suas funções fisiológicas, assim que são submetidas a reidratação.

A partir dessa ótica, do grande número de indivíduos encontrados na classe Plântulas e das características da área de estudo, pode-se sugerir que o *P. lambertii* apresente como estratégia de manutenção populacional a formação de banco de sementes, teoricamente o esperado para espécies que apresentam sementes ortodoxas, e a formação de banco de plântulas, esperado para espécies que apresentam sementes recalcitrantes, implicando na formação de um estoque regenerativo, teoricamente a curto prazo com o banco de plântulas, e a médio prazo, com a formação do banco de sementes. Dessa forma, os potenciais indivíduos oriundos das sementes, e a formação do banco de plântulas, podem aumentar o número de indivíduos na classe Plântulas em relação as demais classes e manter de forma mais efetiva a população ao longo do tempo.

Outro ponto importante é a luminosidade. Apesar da baixa correlação encontrada entre as classes Plântulas e Jovens com a cobertura do dossel, ela foi significativa. Por sua vez, as informações na literatura quanto a tolerância ou não ao sombreamento são muitas vezes contraditórias (Fontoura et al., 2006; Handlich et al., 2009; Chiamolera et al., 2010). Segundo Carvalho (2003) e Longhi et al. (2010) a espécie é tolerante ao sombreamento. Galvão (1986) define a espécie como heliófita na fase juvenil, suportando plantios a céu aberto ou em condições que permitam uma boa disponibilidade de luz, porém a espécie pode ser encontrada em condições de baixa luminosidade inicial.

Fagundes (2010) estudando a tolerância do sombreamento em uma área de floresta na FLONA de São Francisco de Paula, sugere que o *P. lambertii* se enquadra como planta de sombra, por apresentar uma menor razão clorofila *a* / clorofila *b* e maior massa foliar por área (MFA), quando comparada a *A. angustifolia*. A partir de observações pessoais, nas áreas de céu aberto não foram encontrados indivíduos de *P. lambertii*, mesmo em áreas que sofreram roçadas frequentes, quanto em áreas que não apresentaram esse manejo. Os indivíduos foram encontrados com maior frequência nas bordas dos capões, avançando não mais que quatro ou cinco metros nas áreas de campo a céu aberto. Além disso, esses indivíduos foram encontrados na maioria das vezes sob a copa de matrizes femininas da espécie. De fato, a luminosidade deve ser melhor estudada, principalmente associada ao crescimento e mortalidade dos indivíduos.

O número de indivíduos encontrados na classe Plântulas nos dois anos de avaliação foi superior as demais classes. A maior frequência de indivíduos na classe Plântulas ocorreu nas menores alturas, principalmente entre 0,1-0,2 m. Chalwell & Ladd (2005) encontraram resultado semelhante ao estudar o *Podocarpus drouynianus* F. Muell. após a presença do fogo, onde uma alta proporção de indivíduos foi observada nas menores classes de altura, evidenciando um alto recrutamento.

Além do elevado número de indivíduos presentes na classe Plântulas, foram encontrados muitos ingressantes após o segundo ano de avaliação. Dos 491 (191,8 ind.ha⁻¹) ingressantes, 469 (183,2 ind.ha⁻¹) estiveram na classe Plântulas, dos quais 328 (128,1 ind.ha⁻¹) apresentaram altura entre 0,1-0,2 m, evidenciando um alto ingresso de indivíduos. Paludo et al. (2011) encontraram para a *A. angustifolia* em área de floresta 125 ingressantes (24,5 ind.ha⁻¹) e 56 ingressantes (11 ind.ha⁻¹) nos anos de 2008 e 2009 respectivamente. Os novos indivíduos podem resultar da grande disponibilidade de sementes no solo, principalmente pelo fato da oferta dos epimácios ser concentrada no mês de Janeiro em Santa Catarina (Carvalho, 2004). A existência ou não de variação entre anos na produção de epimácios para o *P. lambertii* não é conhecida como a produção de sementes para a *A. angustifolia* (Mantovani et al., 2004) e *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Montaldo, 1974), entretanto é um ponto que merece maior atenção.

Da mesma forma que os solos relativamente úmidos e a luminosidade podem colaborar na manutenção dos indivíduos da classe Plântulas, eles podem influenciar diretamente o ingresso de novas plantas. Nesse estudo, não foram encontrados indivíduos de *P. lambertii* nas áreas de campo, uma vez que o habitat nessas áreas seja de maior restrição

hídrica quando comparado a uma floresta ou capões. Também nessas áreas de campo o solo pode ser mais raso e apresentar menor cobertura vegetal. Os indivíduos de *P. lambertii* foram encontrados agregados sob os capões, que apresentam uma vegetação no sub-bosque e podem proporcionar um microclima adequado para a germinação das sementes, já que espera-se encontrar uma melhor manutenção da umidade do solo nesses locais. Além disso, a presença da luminosidade nos capões pode ser de melhor qualidade e intensidade, favorecendo positivamente a velocidade de germinação, como no caso da Araucariaceae *Wollemia nobilis* W.G. Jones, K.D. Hill & J.M. Allen (Offord & Meagher, 2001).

O grande número de ingressantes pode também ser reflexo da fauna presente na área. Segundo Kuniyoshi (1983) a dispersão dos epimácios é zoocórica, preferencialmente ornitocórica, entretanto não há relatos sobre as aves que as realizam. Os epimácios do *P. lambertii* são pequenos e a semente apresenta comprimento e diâmetro médios de 4,74 mm e 3,87 mm, respectivamente (Garcia et al., 2006). Possivelmente as pequenas dimensões do epimácio e da semente atuam na seleção do número de potenciais dispersores (Wheelwright, 1985). Como não são conhecidas as espécies dispersoras do *P. lambertii* no local de estudo, é possível sugerir que o alto número de ingressantes pode ser reflexo da aparente falta de dispersores especialistas para a espécie e a possível presença de aves frugívoras generalistas, que podem diminuir a predação dos epimácios e conseqüentemente das sementes. Frugívoros generalistas normalmente estão mais adaptados ao processamento e manipulação dos epimácios do que a dispersão em si (Jordano & Schupp, 2000). Também não são conhecidas as espécies responsáveis pela dispersão secundária, as quais seriam potenciais dispersores e predadores das sementes.

Willson et al. (1996) estudando a frugivoria e dispersão das sementes de *Podocarpus nubigena* Lindl. no Chile, observaram que a maior frequência de visitas nas árvores foi do *Turdus falcklandii* (austral thrush). O *T. falcklandii* foi responsável por depositar a maior quantidade de sementes perto da planta-mãe, enquanto os outros visitantes, que raramente foram observados, demonstraram o mesmo comportamento (Wilson et al., 1996). Além disso, os mesmos autores observaram que o *Phrygilus patagonicus* (patagonian-sierra-finch; Thraupidae), *Elaenia albiceps* (white-crested-elaenia; Tyrannidae), *Columba araucana* (chilean-pigeon; Columbidae) e *Curaeus curaesus* (austral-blackbird; Icteridae) acessaram os epimácios atacando-os (movimento “strike”) com grande frequência, fazendo com que as sementes fossem depositadas perto da planta-mãe e pouco predadas. Hubbell (1980) destaca ainda que,

em termos gerais, o recrutamento é maior perto da planta parental, pela abundância de sementes consideravelmente maior nesse local.

As classes Masculinos e Femininos apresentaram média dos diâmetros (DAPs) distintos, significativamente menor nos indivíduos masculinos. Nas três classes iniciais de DAPs, os indivíduos masculinos apresentaram maior ocorrência, em relação aos indivíduos femininos. A maior média dos diâmetros observada nos femininos, contradiz o comportamento sugerido por Vasiliauskas & Aarsen (1992), onde se esperaria encontrar em plantas dioicas, predomínio de indivíduos masculinos nas maiores classes de diâmetro, tendo em vista o custo reprodutivo das plantas femininas para produção de epimácios, o que provavelmente reduziria o seu crescimento.

Segundo Fisher (1930), Kolman (1960) e Opler & Bawa (1978) a razão sexual (proporção masculinos.femininos⁻¹) teoricamente esperada para plantas dioicas é de 1:1, compatível com os resultados encontrados nesse trabalho para o *P. lambertii*. Para a araucária, esse resultado também foi observado por Mantovani et al (2006) e Paludo et al. (2009).

A taxa de sobrevivência das classes de 2013 avaliadas em 2014 foi alta. A classe Plântulas no primeiro ano apresentou taxa de sobrevivência de 95,7%, a classe Jovens sobrevivência de 99% e as classes subsequentes, sobrevivência de 100%. Paludo (2013) estudando a araucária, encontrou uma taxa de sobrevivência entre plântulas e juvenis de 21,1% até 56,5%. Valente, Negrelle & Sanqueta (2010) também para a araucária, observaram taxas de sobrevivência de 43,6% e 64,3%. Não foram encontradas na literatura especializada, informações sobre a mortalidade para populações naturais da espécie.

O aumento da taxa de sobrevivência à medida que os indivíduos ficam mais velhos, parece ser um padrão bem estabelecido para as plantas (Hutchings, 1997). Alguns estudos associam as maiores taxas de sobrevivência das plântulas com o tamanho da semente (Itô, 2009), entretanto esse não parece ser o caso do *P. lambertii*, mas sim uma possível relação com o vigor dos indivíduos, já que 77 indivíduos da classe Plântulas cresceram o suficiente para atingir a classe Jovens. O vigor pode estar relacionado a vários fatores como nutrição (Palmiotto et al., 2004), umidade (Longhi et al., 2009), sombreamento (Fagundes, 2010), padrão espacial (Day, Hutchings & John, 2003), competição intraespecífica e interespecífica (Parada & Lusk, 2011), entre outros fatores.

A mortalidade encontrada nesse estudo ocorreu principalmente na classe Plântulas, onde 67,2% dela foi observada entre as alturas 0,1-0,2 m, os menores indivíduos avaliados da população e que

provavelmente não apresentam mais que um ano de idade. As alturas subsequentes da classe Plântulas também apresentaram mortalidade, entretanto com uma menor frequência. O fato da mortalidade estar concentrada nessa classe, sugere a existência e presença de fatores importantes que estão diretamente relacionados a sobrevivência ou mortalidade desses indivíduos, sendo esta faixa de altura um ponto determinante na sobrevivência da espécie.

Vários são os fatores que podem estar associados a mortalidade das plântulas, dentre eles a queda de folhas do dossel (Vasquez-yanes et al., 1990; Tonetti & Negrelle, 2001). Os capões da área de estudo apresentam muitos indivíduos adultos de *A. angustifolia* e segundo Backes et al. (2005) o acúmulo do folheto produzido pela araucária sobre as copas pode cair nas plântulas, muitas vezes matando-as. Os mesmos autores citam que 60% do folheto total produzido na FOM advém da araucária, portanto é possível que a queda de folhas seja um fator atuante na mortalidade dos indivíduos de *P. lambertii*. Outro ponto importante parece ser o tempo de reserva que as sementes dispõem (Neuburger et al., 2010). Nesse caso, é conhecido que a semente do *P. lambertii* apresenta comprimento e diâmetro médios de 4,74 mm e 3,87 mm (Garcia et al., 2006) e provavelmente as reservas nutricionais são suficientes para estabelecer sua germinação, mas não suficientes para garantir o completo estabelecimento dos indivíduos após essa etapa.

Apesar de não ser conhecimento das doenças (Yamazaki et al., 2009) associadas ao *P. lambertii*, ou mesmo a interação entre clima, fungos patogênicos e micorrízicos, é possível que estes fatores estejam relacionados com a mortalidade. Segundo Hersh, Vilgalys & Clark (2012), a umidade do solo, também responsável pela reidratação das sementes ortodoxas do *P. lambertii* (Guimarães, 1999), pode potencialmente alterar a natureza da interação entre a planta e fungos, de neutra para detrimental, causando a morte dos indivíduos. As associações micorrízicas não são relatadas para o *P. lambertii*, entre tanto para a conífera *A. angustifolia*, essas associações estão altamente relacionadas com o crescimento dos indivíduos da espécie (Zandavalli, Dillenburg & Souza, 2004). Segundo Corrêa, Auer & Santos (2012), vários fungos infectam as plântulas de *A. angustifolia* nas fases iniciais de desenvolvimento, principalmente nas épocas chuvosas, e muitas vezes podem causar impacto negativo na sobrevivência.

A herbivoria também pode ser uma das causas da mortalidade em plântulas (Martines-Ramos, 1991), e segundo observações pessoais, foram encontrados indivíduos de *P. lambertii* herbivorados, sem a presença das acículas e gema apical, onde alguns desses indivíduos

apresentavam-se completamente secos. A mesma situação foi observada por Paludo (2013) com plântulas de *A. angustifolia*, as quais não apresentavam os cotilédones e a gema apical, sugerindo efeito de herbivoria. Apesar da presença do gado em alguns pontos da área, o pastoreio não parece ter influência na mortalidade dos indivíduos, uma vez que muitos indivíduos ingressaram na população e a taxa de mortalidade foi proporcionalmente baixa. O arranque de plântulas pela fauna também parece não influenciar na mortalidade, como observado para a *A. angustifolia* (Sanquetta et al., 2005).

A mortalidade apresentou padrão agregado, além da dependência espacial da classe Plântulas e da classe Femininos. O padrão agregado de mortalidade pode estar relacionado com o padrão espacial dos nutrientes (Day, Hutchings & John, 2003), com a fertilidade do solo (Palmiotto et al., 2004), presença de doenças (Yamazaki et al., 2009), fungos patogênicos e micorrízicos (Hersh, Vilgalys & Clark, 2012), entre outros fatores. Já a mortalidade dependente da presença das Plântulas da mesma espécie, sugere a existência de competição intraespecífica (Janzen, 1970). As condições limitantes aparentemente propostas pelas áreas de campo, para não ocorrência de plântulas de *P. lambertii*, podem provocar competição entre indivíduos da mesma espécie por melhores condições sob os capões. Nesse caso, os recursos disponíveis para sobrevivência desses indivíduos parecem estar mais acessíveis para as plantas sob os capões. Segundo Parada & Lusk (2011), a competição intraespecífica pode levar a mortalidade de plântulas, entretanto, ela muitas vezes ela pode ser fraca. A competição interespecífica normalmente não apresenta efeitos na mortalidade de plântulas (Svenning, Fabbro & Wright, 2008; Parada & Lusk, 2011).

A mortalidade dependente da classe Femininos, principalmente os indivíduos espacialmente próximos da planta parental (mãe), pode ser sustentada pela “Hipótese de Fuga”, proposta por Janzen (1970) e Connell (1971). Segundo os autores, conforme a densidade de sementes diminui com a distância a partir da planta parental, a sobrevivência tende a aumentar, resultando em um maior recrutamento a uma certa distância do indivíduo adulto. Além disso, a escala temporal é extremamente importante, principalmente por se tratar de uma espécie que pode viver muitos anos, e nesse sentido os padrões de mortalidade podem ser transitórios, necessitando de um período longo de acompanhamento.

7.2 PADRÃO ESPACIAL

Segundo Dale (1999) a formação de um determinado padrão espacial pode refletir fatores morfológicos (ex. propagação vegetativa), fatores fitossociológicos (eg.: a competição intraespecífica e interespecífica) e a heterogeneidade e fatores ambientais (ex. disponibilidade de nutrientes, topografia, distúrbios naturais, ventos, corrente de água).

O padrão espacial agregado foi constante para todas as classes demográficas analisadas, refutando a hipótese de trabalho onde esperava-se encontrar distribuição espacial agregada somente na classe Plântulas, entretanto os picos de intensidade na função $L(h)$ foram distintos. Todas as questões apresentadas anteriormente relacionadas a maior presença de plântulas em relação as demais classes demográficas, o alto número de ingressantes e os fatores associados a mortalidade, também podem refletir na formação de padrões espaciais. Hubbell (1979) destaca ainda, que o padrão agregado é comum nas florestas tropicais, principalmente pelo grande número de árvores conspecíficas nas proximidades.

Condit et al. (2000) argumentam que os ambientes heterogêneos podem ser responsáveis por níveis elevados de agregação, enquanto áreas mais homogêneas teoricamente apresentariam níveis mais baixos. De fato, na área de estudo, o ambiente parece ser heterogêneo, onde as áreas de campo limitam a ocorrência da espécie, e os capões atuam proporcionando condições microclimáticas específicas para os indivíduos, disponibilizando uma melhor alocação de recursos, favorecendo os níveis de agregação (Collins & Klahr, 1991; Grau, 2000). A disponibilidade de recursos parece ser fundamental nesse processo de formação, muitas vezes referindo-se a nutrientes e água no solo (Collins & Klahr, 1991). Condições microclimáticas específicas podem surgir em detrimento da estrutura do dossel, como melhores condições de luminosidade e dinâmica do vento (Leemans, 1991), ou mesmo relacionadas a questões topográficas (Schwarz et al., 2003).

Paludo et al. (2009) estudando a estrutura demográfica e o padrão espacial da *A. angustifolia* em área de floresta, encontraram predominância do padrão espacial agregado nos indivíduos regenerantes, juvenis, não reprodutivos e adultos. Souza et al. (2008) também mencionam a ocorrência do padrão agregado para indivíduos regenerantes de *A. angustifolia*. Veblen (1982) obteve padrão agregado em *A. araucana* em diferentes sítios. Ainda, segundo Grau (2000), padrões agregados de plantas jovens em escalas menores que 15 m, sugerem a forte influência de clareiras formadas na floresta. Por se tratar

de uma paisagem de campo, os capões permitem a entrada de luz facilmente nas bordas, o que pode favorecer a agregação nesses locais.

O padrão agregado é comum entre as espécies e está presente em várias tipologias florestais. Condit et al. (1992) encontraram padrão agregado das árvores ao estudar a vegetação na Ilha de Barro Colorado, no Panamá. Barot et al. (1999), observaram padrões agregados em árvores jovens e plântulas, na floresta pluvial na Costa do Marfim. Armesto et al. (1986), verificaram que os padrões agregados são mais comuns para as florestas tropicais, enquanto os padrões aleatórios são mais comuns nas florestas temperadas. Leemans, 1991; Camarero et al., 2000; Edman & Jonsson, 2001, observaram padrão espacial agregado em florestas temperadas. Capretz (2004) encontrou padrão agregado para espécies da Floresta Ombrófila, Cerradão e Restinga. Para espécies da Floresta Estacional, o mesmo autor observou padrão agregado, entretanto restrito a pequenas escalas, caracterizando um nível menor de agregação.

A dependência espacial da classe Plântulas aos indivíduos adultos de *P. lambertii*, mesmo que pontual e restrita, pode estar relacionada as condições oferecidas por esses indivíduos. Como a classe Plântulas não apresentou dependência espacial da classe Femininos, é possível que fatores como sombreamento, umidade, luminosidade, estejam atuando com maior intensidade, que fatores como densidade de sementes, dispersão de sementes e processos pós-dispersão. Além disso, sugere uma alta capacidade de colonização da espécie, já que muitos indivíduos foram encontrados na classe Plântulas e muitos indivíduos ingressaram no segundo ano de avaliação, estando dispersos em toda a área de estudo sob os capões. Por esse motivo, é possível sugerir uma dependência de condições específicas para o desenvolvimento da espécie, a medida em que essas condições são encontradas a espécie pode colonizar todo o ambiente.

A dependência espacial das plântulas de *P. lambertii* também foi observada em relação aos indivíduos adultos de *A. angustifolia* presentes na área de estudo. Da mesma forma que os indivíduos adultos do *P. lambertii* podem fornecer melhores condições de hábitat sob suas copas, isso pode acontecer com os indivíduos de *A. angustifolia*. Nesse caso, além dos fatores mencionados anteriormente, é possível que dispersores do *P. lambertii* utilizem os indivíduos de araucária como poleiros de alimentação, deixando cair sob suas copas as sementes da espécie, que ao encontrar condições adequadas se estabelecem.

Os morcegos frugívoros por exemplo, podem apresentar grande influência sobre os padrões espaciais de sementes, consequentemente da mesma forma para as plântulas (Crawley, 1986). Esses mamíferos têm

comportamento alimentar ligado ao uso de poleiros de alimentação (Kunz, 1982), consumindo os epimácios em local distinto de onde os capturam, normalmente conhecidos como abrigos de alimentação (árvores ou cavernas). Nessa situação, pode-se formar pontos de agregação isolados e distantes dos locais esperados, distantes dos indivíduos parentais, entretanto esses focos de recrutamento podem apresentar papel importante no processo de regeneração da espécie (McDonnell & Stiles, 1983, Vieira et al., 1994). Apesar disso, existe uma carência de estudos dessa ordem para o *P. lambertii*, o que ajudaria a compreender melhor a situação da dependência espacial observada com os indivíduos adultos de araucária e a influência de dispersores como os morcegos para a espécie.

Por outro lado, a independência espacial das plântulas de *P. lambertii* em relação as plântulas de *A. angustifolia*, pode demonstrar por exemplo a inexistência de competição interespecífica. Como mencionado anteriormente, esse tipo de competição normalmente não apresenta efeitos na mortalidade de plântulas (Svenning, Fabbro & Wright, 2008; Parada & Lusk, 2011).

7.3 DIVERSIDADE E ESTRUTURA GENÉTICA

A população de *P. lambertii* desse estudo, apresentou número total de alelos (35), superior ao encontrado em Reis et al. (2012), para 12 populações, distribuídas em toda a área de ocorrência da espécie em Santa Catarina, com 32 alelos. Gonçalves (2008), estudando três populações naturais de *P. sellowii* encontrou 20 alelos e Quiroga & Premoli (2010), estudando 14 populações de *P. nubigena*, encontraram na população Los Muermos (Chile) 29 alelos e na população Lago Menéndez (Argentina) 16 alelos.

O número médio de alelos (2,19) observado nesse estudo foi superior ao encontrado por Reis et al. (2012) de 1,8 para a mesma espécie, ao encontrado por Gonçalves (2008) de 2,0 para *P. sellowii* e também ao observado por Quiroga & Premoli (2007) para *Podocarpus parlatorei* Pilg. de 1,6 e Quiroga & Premoli (2010) para *P. nubigena* de 1,8.

A porcentagem média de locos polimórficos ($\hat{P}(99\%)$) para o *P. lambertii* foi similar ao encontrado por Reis et al. (2012) de 48%, também para o *P. lambertii*. As espécies Sul Americanas do mesmo gênero, *P. parlatorei* e *P. nubigena* apresentaram respectivamente porcentagem de locos polimórficos de 42% e 64,9% (Quiroga & Premoli, 2007; Quiroga & Premoli, 2010). Gonçalves (2008) estudando o *P. sellowii* encontrou porcentagem de locos polimórficos de 100%. Allnutt et al. (2001)

acessando a diversidade genética do *P. salignus* utilizando RAPD (Polimorfismo de DNA amplificado ao acaso), encontraram 120 bandas, das quais 47,5% apresentaram polimorfismo.

O índice médio de diversidade genética (\hat{H}_E) estimado para a população foi 0,046, refutando a hipótese de trabalho na qual esperava-se encontrar alta diversidade genética intrapopulacional na população estudada, tendo em vista as informações já conhecidas da espécie relacionada aos polinizadores, dispersores e a sua diocia. Considerando as classes demográficas, as Plântulas apresentaram a menor diversidade genética ($\hat{H}_E=0,042$) e os Imaturos a maior diversidade genética ($\hat{H}_E=0,051$). Reis et al. (2012) estudando os indivíduos adultos de *P. lambertii* também encontram para o conjunto das 12 populações estudadas, baixa diversidade genética ($\hat{H}_E=0,078$). Considerando individualmente as populações estudadas pelos mesmos autores, a menor diversidade genética foi observada na população de Caçador ($\hat{H}_E=0,039$) e a maior na população de Campo Alegre ($\hat{H}_E=0,110$), demonstrando a amplitude da diversidade em Santa Catarina.

Para o *P. sellowii*, em três populações estudadas por Gonçalves (2008) a diversidade genética variou de 0,485 a 0,503, e foram consideradas elevadas. O *P. parlatorei* apresentou diversidade genética de 0,160 (Quiroga & Premoli, 2007) e o *P. nubigena* 0,222 (Quiroga & Premoli, 2010). Mantovani et al. (2006) estudando indivíduos adultos de *A. angustifolia* encontrou $\hat{H}_E=0,389$, Zecchini (2012) encontrou $\hat{H}_E=0,079$ e Reis et al., (2012) observou $\hat{H}_E=0,124$, para a mesma espécie, ambos autores estudando indivíduos adultos e utilizando marcadores isoenzimáticos. Os valores observados nesse estudo, também são baixos quanto comparados com valores médios de outras gimnospermas, como nos gêneros *Aibes* ($\hat{H}_E=0,130$), *Picea* ($\hat{H}_E=0,218$), *Pinus* ($\hat{H}_E=0,136$) e *Pseudotsuga* ($\hat{H}_E=0,163$) (Hamrick et al., 1992).

A baixa diversidade genética encontrada nesse estudo, além de confirmar a tendência obtida em Reis et al. (2012), pode ser reflexo de diversos fatores. Um dos fatores em questão, pode estar relacionado com a ocorrência de indivíduos de *P. lambertii* somente nos capões, já que no presente trabalho não foram encontrados indivíduos da espécie nas áreas com baixa ou nenhuma cobertura de dossel (céu aberto). Considerando que, na paisagem de campo as áreas predominantes estão a céu aberto, as manchas de floresta (capões) formadas nesse local acomodam grande parte dos indivíduos de *P. lambertii*, assim as taxas de cruzamento entre aparentados podem ser elevadas. O cruzamento entre aparentados tende a reduzir a diversidade a partir do aumento da endogamia na população.

Além disso, na categoria Adultos, o índice de fixação foi positivo e significativo, sugerindo excesso de indivíduos homozigotos.

Outro ponto importante, pode estar relacionado com o corte seletivo de espécies para uso madeireiro, reduzindo o tamanho populacional. Segundo informações cedidas pelo proprietário da fazenda, a propriedade apresentou um ciclo de corte em 1971 para fins madeireiros, principalmente para retirada da madeira de *A. angustifolia* e *P. lambertii*.

Pillar et al. (2009b) relatam que a história dos campos, principalmente nos últimos 10 mil anos, sempre esteve associada a alguma interferência antrópica, dentre elas o uso madeireiro, seja pelos indígenas ou por colonizadores europeus, porém de forma intensa somente no século XX. Na década de 40, as atividades madeireiras foram acentuadas na FOM e segundo Klein (1978), além da derrubada das matas, foram realizadas queimadas periódicas para expandir as áreas de pastagens. Parte da baixa diversidade genética encontrada, principalmente nos indivíduos adultos, pode refletir o corte seletivo de 1971.

Aliado as questões antrópicas, outro ponto que merece destaque é a interação com a fauna polinizadora e dispersora. A polinização é realizada por insetos, preferencialmente abelhas (Carvalho, 2004) e a dispersão é zoocórica, preferencialmente ornitocórica (Kuniyoshi, 1983). Essas interações deveriam minimizar a ocorrência de cruzamentos entre aparentados, proporcionando maior fluxo gênico. Entretanto, na área de estudo, esses eventos parecem apresentar fraca interação, tendo em vista o alto índice de fixação observado na categoria Adultos e a baixa diversidade genética na classe Plântulas. O fluxo gênico aparentemente restrito, também pode ser evidenciado indiretamente na quantidade de alelos raros observados na população. Todas as classes demográficas apresentaram alelos raros, variando de 11 nas plântulas a 17 nos adultos, sugerindo forte efeito da deriva genética na população, já que esses alelos aparecem com frequência menor que cinco por cento.

A diversidade genética na categoria Adultos foi maior quando comparada a classe Plântulas. Esse resultado pode estar associado ao fato que os indivíduos adultos avaliados nesse trabalho provavelmente refletem o corte seletivo de aproximadamente 40 anos, onde a diversidade genética era possivelmente maior nos capões, considerando a possibilidade de existir mais indivíduos da espécie na área de estudo, possibilitando assim maiores chances de cruzamento entre os mesmos. Além disso, o fluxo gênico aparentemente restrito na área, colabora com a baixa diversidade na classe Plântulas. Segundo Kageyma, Gandara &

Souza (1998), como resultado da fragmentação, nesse caso os efeitos da antropização e corte seletivo, seria esperado uma diminuição do número de indivíduos da população, favorecendo a perda de variação genética, perda de alelos por deriva genética e a longo prazo aumento da endogamia.

O \hat{F}_{IS} estimado entre as classes demográficas foi positivo e significativo quando a categoria Adultos esteve presente (Tabela 4). Esses valores indicam um déficit de heterozigotos na população, corroborando com o valor encontrado do índice de fixação na categoria Adultos ($\hat{f}=0,191$). Bittencourt (2011) estudando indivíduos adultos de *P. lambertii* também encontrou valor positivo e significativo de fixação dentro das populações ($\hat{F}_{IS}=0,355$). Gonçalves (2008) encontrou $\hat{F}_{IS}=0,292$ para o *P. sellowii*. Quiroga & Premoli (2010) encontraram em 14 populações de *P. nubigena* um $\hat{F}_{IS}=0,258$, sugerindo também déficit de heterozigotos. No entanto, para o *P. parlatorei*, as 18 populações estudadas apresentaram um $\hat{F}_{IS}=-0,104$, nesse caso sugerindo excesso de heterozigotos (Quiroga & Premoli, 2007). Com exceção do *P. parlatorei*, os demais valores encontrados foram altos, considerando que as espécies são dioicas, teoricamente incapazes de realizar autofecundação, os valores observados sugerem efeitos decorrentes de cruzamento entre aparentados.

A divergência genética entre as classes demográficas para a população estudada foi significativa, entretanto baixa ($\hat{F}_{ST}=0,004$), o que seria esperado por se tratar de uma única população. Este resultado indica um compartilhamento efetivo dos alelos na população e reforça a ideia de alta frequência de ocorrência de cruzamentos entre aparentados e que o tamanho populacional está limitado aos capões.

7.4 ESTRUTURA GENÉTICA ESPACIAL

A estrutura genética espacial do *P. lambertii* foi significativa para a classe Jovens e para toda a população. Na classe Jovens a estrutura genética espacial foi observada até a distância máxima de 7,1 m, sugerindo que as árvores jovens que ocorrem distantes entre si até esse limiar, podem apresentar maior parentesco, ou seja, apresentarem maior similaridade genética. A estrutura genética espacial observada nessa classe condiz com o valor do índice de fixação obtido nesse trabalho para a mesma classe ($\hat{f}=0,084^*$; $p<0,05$), sugerindo que o aparente déficit de

heterozigotos na classe, seja um dos fatores geradores da estruturação genética encontrada. Cristofolini (2013) estudando a *A. angustifolia* na mesma área de estudo que o presente trabalho e utilizando marcadores microsatélites, observou estrutura genética espacial para os indivíduos jovens até a distância aproximada de 11 m.

Da mesma forma, a estrutura genética espacial observada na população, sugere que até uma distância máxima de 23,8 m os indivíduos distantes entre si até essa distância apresentem certo grau de parentesco. Provavelmente, essa estrutura genética observada seja decorrente da estruturação observada na classe Jovens, já que foi a única classe demográfica a apresentar similaridade genética entre os indivíduos. Além disso, cabe ressaltar que a análise da estrutura genética espacial para as classes Plântulas e Jovens foi realizada tendo como base uma área de 2,56 ha, já nas classes Imaturos e a categoria Adultos, foi utilizada como base uma área de nove hectares, o que pode implicar nos resultados obtidos para a população.

As classes Plântulas e Imaturos não apresentaram estrutura genética espacial, refutado a hipótese lançada, onde esperava-se encontrar estrutura genética espacial na classe Plântulas. Cristofolini (2013) estudando a *A. angustifolia* na mesma área, também não encontrou estrutura genética espacial na classe Plântulas. A não ocorrência de estrutura na classe Plântulas sugere que ocorra um fluxo gênico interno contemporâneo (incluindo polinização e dispersão) bastante efetivo, para a produção desta geração. Outra hipótese que pode explicar total ou parcialmente a inexistência de estrutura genética espacial na classe Plântulas, é a baixa diversidade genética encontrada em cada classe demográfica e em toda a população, reduzindo o poder das análises para detectar uma eventual estrutura genética espacial.

A categoria Adultos também não apresentou estrutura genética espacial, mesmo realizando a separação dos indivíduos Masculinos e Femininos na categoria. Gonçalves (2008) estudando indivíduos adultos em três populações naturais de *P. sellowii*, encontrou em uma das populações estruturação genética espacial na primeira classe de distância (até 94 m), entretanto, não observou o mesmo resultado para as outras populações. Cabe ressaltar, que o mesmo autor encontrou alta diversidade genética e índices de fixação negativos e significativos para as três populações estudadas. Mantovani et al. (2006) estudando indivíduos adultos de *A. angustifolia* em Campos do Jordão, encontrou estruturação genética até 70 m. Patreze & Tsai (2010) na mesma área de estudo que Mantovani et al. (2006) encontraram estrutura significativa até 25 m. Cristofolini (2013) também estudando indivíduos de adultos de *A.*

angustifolia na mesma área de estudo, encontrou estrutura significativa até uma distância aproximada de 37 m. A mesma autora, analisando separadamente os indivíduos adultos masculinos e femininos, encontrou estruturação significativa a distância de 17 m para as fêmeas e 36 m para os machos.

Teoricamente a não ocorrência de estrutura genética na categoria Adultos, contrapõem as discussões apresentadas nesse estudo em relação a baixa diversidade genética na categoria Adultos ($\hat{H}_E=0,045$), o alto no índice de fixação encontrado nos indivíduos adultos ($\hat{f}=0,191^*$; $p<0,05$), a alta frequência de alelos raros (17) e a distribuição espacial agregada dos indivíduos Masculinos e Femininos. Considerando as questões mencionadas, a falta de estrutura genética espacial entre os indivíduos adultos pode estar relacionada com a baixa diversidade genética encontrada, o que não permite a detecção de uma eventual estruturação genética existente, como já mencionado para a classe Plântulas. O número de alelos encontrados e a quantidade de indivíduos por classe na avaliação da estrutura genética espacial, também ajudam a identificar padrões de estruturação genética, além do tamanho da área estudada. Também a exploração madeireira realizada na área de estudo a aproximadamente 40 anos, pode ter introduzido um ruído na análise, dificultando a percepção de efeitos de estrutura na categoria Adultos.

Além disso, considerando que os indivíduos Adultos desse estudo provavelmente foram originados em diferentes eventos reprodutivos passados, onde a diversidade genética e a densidade de indivíduos aparentemente eram superiores, a existência de sobreposição de gerações, pode originar uma mistura de diferentes progênes e nesse caso, é esperado encontrar uma fraca estruturação genética espacial.

7.5 TAMANHO EFETIVO POPULACIONAL

O tamanho efetivo populacional (N_e) é um parâmetro fundamental para o estabelecimento de estratégias de conservação *ex situ* e *in situ*, pois trata-se da representatividade genética das amostras, sejam elas propágulos, sementes ou plantas (Frankham, 1995). No caso da representatividade de matrizes de uma população para coleta de sementes, Vencovsky (1987) relata que as informações a respeito das matrizes são importantes para maximizar as atividades de coleta, permitindo calcular o número de matrizes a serem coletadas, favorecendo a variabilidade e diversidade genética.

Com exceção da classe Plântulas, as demais classes demográficas apresentaram valores de N_e superiores as referências utilizadas de 500 (Franklin & Frankham, 1998) e 1000 (Lynch & Lande, 1998) indivíduos. Tal resultado corrobora com a hipótese gerada de que o histórico de exploração madeireira na área de estudo e a baixa diversidade genética já conhecida para a espécie, acarretariam em tamanhos efetivos populacionais superiores ao tamanho efetivo de referência. Esse fato está relacionado com os índices de fixação encontrados no estudo, os quais foram positivos e significativos na classe Jovens e categoria Adultos, e positivo na classe Imaturos.

Considerando a conservação do *P. lambertii* nas classes demográficas, somente a classe Plântulas apresentou densidade de indivíduos na área superior aos valores de referência de 500 e 1000 indivíduos, permitindo sua conservação a médio e longo prazo (Franklin & Frankham, 1998; Lynch & Lande, 1998). Além disso, a área necessária para manter a diversidade genética encontrada na classe Plântulas foi de 0,8 ha para $N_{e(500)}$ e 1,6 ha para um $N_{e(1000)}$, menores que os 2,56 ha amostrados nesse estudo. Para as demais classes, a densidade de indivíduos encontrados permite a conservação da espécie a curto prazo (Frankel & Soulé, 1981). Para conservação da diversidade genética encontrada na categoria Adultos, ou seja, os indivíduos reprodutivos da população, seria necessária uma área aproximada de 17 ha para um $N_{e(500)}$ e 34 ha para um $N_{e(1000)}$, permitindo assim a conservação da espécie a médio e longo prazo respectivamente, sob as condições apresentadas nesse estudo.

Por outro lado, a baixa diversidade genética encontrada na população como um todo, sugere a necessidade de conservação de todos os indivíduos da espécie no local de estudo, além de outras populações da espécie presentes no conjunto de capões que margeiam a propriedade estudada, reforçando a necessidade de manutenção dos capões presentes na paisagem de campo. Além disso, a baixa diversidade genética encontrada para um conjunto de 12 populações de *P. lambertii* em estudo realizado por Reis et al. (2012), reforça também a necessidade de conservação dos remanescentes florestais da FOM que abrigam a espécie.

Cabe ressaltar, que o tamanho efetivo populacional deve estar associado sempre que possível a informações demográficas, de diversidade e estrutura genética, tamanho de área e estrutura genética espacial para que as estratégias de conservação estabelecidas sejam mais efetivas.

7.6 PERSPECTIVAS DE CONSERVAÇÃO

A evidente necessidade de conservação dos remanescentes florestais do bioma Mata Atlântica, especialmente a FOM catarinense, demonstra a importância de ferramentas de análise que permitam realizar inferências sobre as condições de conservação das espécies que compõem essa fitofisionomia. Noss (1990) propõe o estudo da biodiversidade por meio de indicadores mensuráveis, permitindo assim gerar informações dentro de distintos níveis hierárquicos, que representem os componentes ecológicos e genéticos da população/espécie e comunidade/ecossistema.

A partir de indicadores demográficos, pode-se compreender tendências de declínio ou aumento populacional (Peres et al., 2003; Wright et al., 2003), observar o sucesso reprodutivo das espécies, entender o comportamento de diversos fenômenos de uma espécie (Anjos et al., 1998) ou ainda relacionar conceitos que englobam processos ecológicos da dinâmica de florestas, como a dispersão de sementes, predação, competição, crescimento, dinâmica de clareiras e o recrutamento (Clark & Clark, 1984; Condit et al., 1992; Barot et al., 1999; Grau, 2000; Harms et al., 2001; Janzen, 1970; Dale, 1999; Perry et al., 2002; Aiba et al., 2004; Rodrigues et al., 2007).

As informações genéticas expõem outros indicadores, pelos quais também é possível inferir sobre as condições de vida das espécies, e segundo Redford & Richter (1999), trata-se do componente responsável pela sensibilidade ao uso humano. Essas informações de diversidade e estrutura genética, estrutura genética espacial, tamanho efetivo populacional, fluxo gênico, entre outros, somadas as informações demográficas, permitem inferir sobre o grau de conservação de populações ou espécies de forma mais efetiva.

Nesse sentido e com base nas informações geradas nesse trabalho, relacionadas a estrutura genética e demográfica do *Podocarpus lambertii* em uma paisagem de campo, torna-se possível fazer proposições de estratégias que visem a conservação da espécie, e de forma mais ampla, a conservação das paisagens em que o *P. lambertii* se insere, tanto para o desenvolvimento de estratégias de conservação *in situ* como *ex situ*.

A capacidade de regeneração natural do *P. lambertii* é fundamental para a sua manutenção populacional, além disso, a possível formação de banco de sementes e banco de plântulas, associada as condições de luminosidade e umidade observadas na área de estudo, podem ser importantes para projetos de restauração florestal. Klein & Reitz (1983) sugerem ainda que a espécie pode ser utilizada em plantios

às margens de reservatórios de hidrelétricas como atrativos para a fauna, ajudando na dispersão da espécie. Ainda, pela facilidade de regeneração natural, pode ser investigada a possibilidade de manejo da espécie para plantios florestais (Corvello, 1983; Garcia et al., 2006). A distribuição da espécie em todas as classes de tamanho, observadas na área de estudo, também indicam sua capacidade de colonização natural, que deve ser levada em consideração em projetos de restauração ou manejo da espécie.

Apesar da capacidade de regeneração natural da espécie ser eficiente, a população apresentou baixa diversidade genética e alto índice de fixação, especialmente na categoria Adultos. O índice de fixação significativo nessa categoria e a não ocorrência de indivíduos de *P. lambertii* a céu aberto, sugere que as taxas de cruzamento entre aparentados sejam elevadas, aumentando assim a endogamia na população. Nesse sentido, a conservação dos capões na paisagem de campo, criação de corredores ecológicos e unidades de conservação nessa paisagem e nas paisagens de floresta, são fundamentais, pois teoricamente permitirão maior fluxo gênico, reduzindo os efeitos da endogamia. Além disso, na área de estudo foram encontrados alelos raros e exclusivos na população, novamente demonstrando a importância da conservação de vários remanescentes (capões) desta paisagem.

A estrutura genética espacial observada na população e o tamanho efetivo populacional superior aos valores de referência propostos para conservação da espécie a médio e longo prazo, fornecem subsídios importantes, principalmente para a coleta de sementes da espécie. A coleta de sementes normalmente é utilizada para produção de mudas ou para manutenção da diversidade genética em bancos de germoplasma. A uma distância de até 23,8 m os indivíduos apresentaram maior grau de parentesco, somada a baixa diversidade genética da espécie e as características da paisagem de campo, seria recomendável a coleta de sementes entre árvores matrizes espaçadas pelo menos a 24 m e do maior número possível de indivíduos. Além disso, para manutenção da diversidade genética encontrada nas condições do local de estudo, seria necessária a preservação de 596 e 1191 indivíduos adultos para assegurar essa conservação, em áreas de 17 ha e 34 ha respectivamente. As informações novamente ressaltam a importância da manutenção dos capões na paisagem de campo, tanto para a conservação *in situ* como *ex situ* da espécie.

A partir dessas informações e do conhecimento já gerado em relação ao *P. lambertii* tanto em paisagens de campo como floresta, é importante que as estratégias de conservação *in situ* e *ex situ* sejam trabalhadas em conjunto para aumentar a efetividade da conservação.

Entretanto, a maior preocupação talvez esteja relacionada com a escala de tempo na conservação, pois está intimamente relacionada com a continuidade do suporte para as futuras gerações (Frankel, 1982). A dimensão do tempo pode variar de curto prazo a perpétuo, e o foco principal deve estar relacionado ao conhecimento das espécies (Frankel & Soulé, 1981). Outro ponto preocupante, é o fato que a conservação envolve compromisso e para esse fim, os objetivos devem estar atrelados a métodos que minimizem as perdas e valorizem os ganhos relacionados ao uso, ao conhecimento tradicional e a integridade das espécies.

Nesse contexto, existem muitos obstáculos para a conservação das espécies e populações, principalmente em termos de conhecimento básico sobre a espécie. Dentre esses aspectos teóricos, foram identificados vários gargalos de conhecimento importantes para as populações de *P. lambertii*, como por exemplo estudos da biologia reprodutiva da espécie, interação com a fauna polinizadora e dispersora, dispersão primária e secundária das sementes, estudos genéticos com progênes da espécie, estudos de fenologia floral e reprodutiva, além de outros estudos demográficos que abordem aspectos de competição, predação e luminosidade. A falta de conhecimento sobre as espécies impede o desenvolvimento de estratégias mais efetivas de conservação, além disso, a conscientização de que a conservação pode ser um processo demorado e a continuidade dos estudos ao longo dos anos são fundamentais para entender a dinâmica das espécies.

8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A população de *P. lambertii* deste estudo apresentou capacidade de regeneração, observada principalmente pela grande quantidade de indivíduos na classe Plântulas, do alto número de ingressantes no segundo ano de avaliação e da baixa taxa de mortalidade na população como um todo. Além disso a espécie foi encontrada em toda a área de estudo sob os capões, sugerindo alta capacidade de colonização em ambientes de sucessão.

A classe Plântulas não apresentou dependência espacial dos indivíduos Femininos, sugerindo que fatores como umidade, luminosidade e sombreamento estejam atuando com maior intensidade do que fatores como a densidade de sementes, dispersão ou mesmo processos de pós-dispersão, reforçando a capacidade de colonização da espécie, à medida que condições específicas são encontradas pelos indivíduos para desenvolver-se.

A capacidade de regeneração da espécie e sua facilidade de colonização, podem ser exploradas em projetos de restauração, especialmente em Áreas de Preservação Permanentes (APPs), que normalmente apresentam locais úmidos e com boa luminosidade, facilitando o desenvolvimento da espécie. Além disso, a espécie possui dispersão de sementes preferencialmente ornitocórica, importante para processos de restauração.

A coleta de sementes com representatividade efetiva das populações de origem pode ser de grande importância para o sucesso de programas de restauração/recuperação. Além disso, pode tornar estes processos formas relevantes de conservação pelo uso da espécie, com potencial de aumento da conectividade e, conseqüentemente, da diversidade genética. Para tal, há necessidade de se tomar em conta aspectos como a estrutura genética espacial e o tamanho efetivo populacional no momento da coleta de sementes.

A população em estudo apresentou grau de parentesco até uma distância aproximada de 24 m, sugerindo que a distância entre as matrizes para a coleta de sementes da espécie seja superior a este valor, e que as sementes sejam adquiridas do maior número de matrizes possível, visto a baixa diversidade genética encontrada na população estudada. A partir da correta coleta de sementes, as mesmas podem ser mantidas em bancos de germoplasma para conservação *ex situ* da espécie ou serem produzidas mudas para plantios em projetos de restauração/recuperação ou até mesmo plantios comerciais da espécie, visto sua qualidade madeireira,

porém estudos específicos devem ser realizados abrangendo essas questões.

O tamanho efetivo populacional foi superior aos valores de referência utilizados de 500 e 1000 indivíduos, reflexo da baixa diversidade genética e dos índices de fixação encontrados. A médio e longo prazo a população estudada manteria sua diversidade genética em uma área de aproximadamente 34 ha, incluindo áreas de céu aberto e capões. Entretanto, a manutenção de qualquer área de capão na paisagem de campo é extremamente importante, visto que não foram encontrados indivíduos da espécie a céu aberto e que as condições oferecidas pela vegetação nos capões podem favorecer o desenvolvimento do *P. lambertii*, além de abrigar outras importantes espécies da FOM, como a *Araucaria angustifolia*, *Maytenus ilicifolia* Mart. (espinheira-santa) e a *Acca sellowiana* (O.Berg) Burret (goiabeira-serrana), observadas na área de estudo.

Os capões também podem funcionar como corredores ecológicos, ligando a paisagem de campo a paisagem de floresta, proporcionando uma maior quantidade de áreas contínuas de floresta, possivelmente aumentando o tamanho populacional, viabilizando maior fluxo gênico entre as populações da espécie e também como uma possibilidade de uso e manejo da espécie. Tamanhos populacionais maiores da espécie, também podem viabilizar a existência de agentes polinizadores e dispersores, influenciando no fluxo gênico.

O uso de sistemas isoenzimáticos para estudos de diversidade e estrutura genética são adequados, entretanto, a técnica apresenta baixo polimorfismo, permitindo encontrar um baixo número de alelos. Os índices de diversidade e estrutura genética observadas nesse estudo, podem de certa forma refletir as limitações da técnica empregada. A utilização de marcadores microssatélites, por exemplo, apresenta alto polimorfismo, permitindo gerar e agregar mais informações a estudos genéticos populacionais, porém são mais específicos e ainda não foram desenvolvidos para o *P. lambertii*.

As informações levantadas nesse trabalho quanto as questões demográficas e genéticas do *P. lambertii* são extremamente importantes e podem auxiliar no desenvolvimento de estratégias que visem a conservação pelo uso da espécie. Além disso, abriram muitas oportunidades de estudos com a espécie, como por exemplo, estudos relacionados a biologia reprodutiva, estudos genéticos com progênies da espécie, estudos abrangendo a dispersão e polinização, dentro outros. Também reforça a importância de trabalhos com a paisagem campo, uma vez que poucos são os trabalhos que abordam esse tipo de paisagem e que

demonstraram sua importância para a manutenção e conservação das espécies. Aumentando o leque de estudos, principalmente de espécies nativas na paisagem de campo, certamente a manutenção da paisagem e a sua conservação se tornarão mais efetivos.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIBA, S. I.; KANEHIRO, K. & TAKYU, M. (2004). Habitat associations with topography and canopy structure of tree species in a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, v.174, n.1, p.147-161.
- ALFENAS, A.C. (1998). **Eletroforese de isoenzimas e proteínas afins**: fundamentos e aplicações em plantas e microorganismos. Viçosa: Editora Universidade Federal de Viçosa.
- ALLNUTT, T. R., COURTIS, J. R., GARDNER, M., & NEWTON, A. C. (2001). Genetic variation in wild Chilean and cultivated British populations of *Podocarpus salignus* D. Don (Podocarpaceae). *Edinburgh Journal of Botany*, 58(03), 459-473.
- ALVARES-BUYLLA, E. R & MARTINEZ-RAMOS, M. (1992). Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an avaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical forests. *Journal of ecology*. 80: 275-290.
- ANDRADE, F. H. & KRAPFENBAUER, A. (1983) Inventário de um reflorestamento de araucária de 17 anos em Passo Fundo, RS. Parte II: Inventário de nutrientes. *Pesquisas Austríaco brasileiras*. Ed. Única. Áustria, p.30-35.
- ANJOS, A; COUTO, H. T. Z; BATISTA, J. L. F. & REIS, A. (1998). Análise do efeito de um manejo em regime de rendimento sustentável sobre o padrão de distribuição espacial do palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius), utilizando a função K de Ripley. *Revista Árvore*, 22: 215-225.
- ARMESTO, J. J., MITCHELL, J. D., & VILLAGRAN, C. (1986). A comparison of spatial patterns of trees in some tropical and temperate forests. *Biotropica*, 1-11.
- BACHMAN, S. (RBG Kew), FARJON, A. (RBG Kew), GARDNER, M. (RBG Edinburgh), THOMAS, P. (RBG Edinburgh), LUSCOMBE, D. (Forestry Comm. Bedgebury) & REYNOLDS, C. (Forestry Comm.

Bedgebury) 2007. *Podocarpus lambertii*. In: **IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 26 June 2013.

BACKES, A. (1973). Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata de Araucaria. São Paulo, 235 p. **Tese Doutorado**, Universidade de São Paulo.

BACKES, A.; PRATES, F. L. & VIOLA, M. G. (2005). Produção de serapilheira em Floresta Ombrófila Mista, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasileira*, v.19, n.1, p.155-160.

BARBOSA, J. B. F. (2002). Reprodução, dispersão primária e regeneração de *Manilkara subsericea* (Mart.) Dubard, *Podocarpus sellowii* Klotzch e *Tapirira guianensis* Aubl. Em Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas, Paranaguá, Paraná. **Tese de Doutorado**, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR., p. 178.

BAROT, S.; GIGNOUX, J. & MENAUT, J. C. (1999). Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, v.80, n.6, p. 1987-2005.

BARRET, S. C. H. & KOHN, J. R. (1991). Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: FALK, D.A. & HOLSINGER, K.E. (editors) **Genetics and conservation of rare plants**. Oxford University Press.

BATISTA, J. L. (1994). Spatial dynamics of trees in a Brazilian Atlantic tropical forest under natural and managed conditions (**Doctoral dissertation**, University of Washington).

BATISTA, J. L. & A MAGUIRE, D. (1998). Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 110(1), 293-314.

BAWA, K. S. (1992). Mating systems, genetic differentiation and speciation in tropical rain forest plants. *Biotropica* 24:250-255.

BAWA, K. S.; GANESHAIAH, K. N. & SHAANKER, R. U. (1993) Pollination biology in tropics. *Current Science Índia* 65(3): 191-192.

BEHLING, H. & LICHTER, M. (1997). Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical southeastern Brazil. *Quaternary Research* 48: 348-358.

BEHLING, H. & NEGRELLE R. R. B. (2001). Tropical Rain Forest and Climate Dynamics of the Atlantic Lowland, Southern Brazil, during the Late Quaternary. *Quaternary Research*, 181-196.

BEHLING, H., PIERUSCHKA-JESKE, V., SCHULER, L. & PILLAR, V. D. P. (2009). Dinâmica dos Campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Brasília: MMA.

BITTENCOURT, J. V. M. & SEBBENN, A. M. (2007). Patterns of pollen and seed dispersal in a small, fragmented population of the wind-pollinated tree *Araucaria angustifolia* in southern Brazil. *Heredity*, 99. 580-591.

BITTENCOURT, R. (2007). Caracterização da estrutura genética interna e aspectos da auto-ecologia de uma população natural de imbuia (*Ocotea porosa* - Lauraceae). **Dissertação** (Mestrado em Ciências), UFSC, Florianópolis, SC. 83 p.

BITTENCOURT, R. (2011). Distribuição da diversidade genética e estratégias para conservação de quatro espécies da Floresta Ombrófila Mista ameaçadas no Estado de Santa Catarina, **Tese de Doutorado**, UFSC, Florianópolis, SC p. 128.

BUCHHOLZ, J. T. & N. E. GRAY. (1948a). A taxonomic revision of *Podocarpus* I. The sections of the genus and their subdivisions with special reference to leaf anatomy. *Journal of the Arnold Arboretum* 29: 49-83.

BUCHHOLZ, J. T. & N. E. GRAY. (1948b). A taxonomic revision of *Podocarpus* II. The American species of *Podocarpus* section *Stachycarpus*. *Journal of the Arnold Arboretum* 29: 64-83.

BUCHHOLZ, J. T. & N. E. GRAY. (1948c). A taxonomic revision of *Podocarpus* IV. The American species of section Eupodocarpus subsections C and D. ***Journal of the Arnold Arboretum*** 29: 123-151.

CAMARERO, J. J., GUTIÉRREZ, E., & FORTIN, M. J. (2000). Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. ***Forest Ecology and Management***, 134(1), 1-16.

CAPRETZ, R. L. (2004). Análise dos padrões espaciais de árvores em quatro formações florestais do estado de São Paulo, através de análises de segunda ordem, como a função K de Ripley (**Tese Doutorado**, Universidade de São Paulo).

CARVALHO, P. E. R. de (1982). Comparação de espécies nativas em linhas de capoeira, na região de Irati, PR - Resultados aos sete anos. ***Boletim de Pesquisa Florestal***, Curitiba, v.5, p. 53-68.

CARVALHO, P. E. R. de. (2003). Espécies arbóreas brasileiras. Brasília, DF: Embrapa Informações Tecnológicas; Colombo: ***Embrapa Florestas***, 1039 p. v. 1.

CARVALHO, P. E. R. de. (2004). Pinheiro-bravo – *Podocarpus lambertii*. Colombo, Paraná: EMBRAPA, 9 p. (**Circular Técnica**).

CHALWELL, S.T.S. & LADD, P.G. (2005). Stem demography and post fire recruitment of *Podocarpus drouynianus*: a resprouting non serotinous conifer. ***Botanical Journal of the Linnean Society***, 149:433-449.

CHIAMOLERA, L.D.B., ÂNGELO, A.C. & BOEGER, M.R. (2010). Resposta morfoanatômica da folha de *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl (Podocarpaceae) implantado em duas áreas com diferentes graus de sucessão às margens do Reservatório Itaipu, PR. ***Biotemas***, 23:1-11.

CLARK, D. A. & CLARK, D. B. (1987). Análisis de la regeneración de arboles del dosel en bosque muy húmedo tropical aspectos teóricos y prácticos. ***Revista Biología Tropical***, v.35, n.1, p.41-54.

- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. (1984). Spacing dynamics of tropical rainforest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, v.124, p.769-788.
- CLARK, P. J. & EVANS, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology*, v.35, n.4, p.445-453.
- COLLINS, S. L. & KLAHR, S. C. (1991). Tree dispersion in oak-dominated forests along an environmental gradient. *Oecologia*, 86(4), 471-477.
- CONDIT, R., ASHTON, P. S., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., & YAMAKURA, T. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288(5470), 1414-1418.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. P., & FOSTER, R. B. (1992). Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist*, 261-286.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. (2000). Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, v.288, p.1414-1418.
- CONNELL, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, v.199, p.1302-1310.
- CONRAN, J. G., G. G. WOOD, P. G. MARTIN, J. M. DOWD, C. J. QUINN, P. A. GADEK. & R. A. PRICE. (2000). Generic Relationships within and between the Gymnosperm Families Podocarpaceae and Phyllocladaceae Based on an Analysis of the Chloroplast Gene *rbcL*. *Austral.J. Bot.* 48: 715-724.
- CÓRDOVA-CASILLAS, B. (1985). **Demografía de arboles tropicales**. In: A. Gómez-Pompa & R.S. Del Amo (eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas alta en Vera Cruz, Mexico. II INEREB, Xalapa. Mexico, Pp. 191-239

CORRÊA, P., AUER, C., & dos SANTOS, A. F. (2012). Patogenicidade de *Sphaeropsis sapinea* em árvores jovens de *Araucaria angustifolia*. **Embrapa Florestas-Nota técnica**, v. 38, n. 1, p. 84-86.

CORVELLO, W. B. (1983). Utilização de mudas da regeneração natural em reflorestamentos com espécies nativas. Curitiba, 105 p. **Dissertação** (Mestrado em silvicultura). Universidade Federal do Paraná.

COX, C.B. & MOORE, P.D. (2009). Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária. **Livros Técnicos e Científicos**, Rio de Janeiro.

CRAWLEY, M. J. & ROSS, G. J. S. (1990). The population dynamics of plants [and discussion]. philosophical transactions: **Biological Sciences**, v.330, n.1257, p.125-140.

CRAWLEY, M. J. (1986). **Plant Ecology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

CRISTOFOLINI, C. (2013). Dinâmica da diversidade genética de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em paisagem de campo no estado de Santa Catarina, **Dissertação de Mestrado**, UFSC, Florianópolis, SC p. 93

DALE, M. R. T. (1999). **Spatial pattern analysis in plant ecology**. Cambridge: Cambridge University, 326p.

DAY, K. J.; HUTCHINGS, M. J. & JOHN, E. A. (2003). The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant populations. **Journal of Ecology**, v. 91, p. 305-315.

DIGGLE, P. J. (1983), **Statistical Analysis of Spatial point patterns**. London. Academic Press.

DIGGLE, P. J.; BESAG, J. & GLEAVES, J. T. (1976). Statistical analysis of spatial point patterns by means of distance methods. **Biometrics**, v.32, n.3, p.659-667.

DUDASH, M. R. & FENSTER, C. B. (2000). Inbreeding and outbreeding depression in fragmented populations. In: YOUNG, A.G. & CLARKE, G.M. (editor) *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press.

EDMAN, M., & JONSSON, B. G. (2001). Spatial pattern of downed logs and wood-decaying fungi in an old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 12(5), 609-620.

EGUIARTE, L. E.; BÚRQUEZ, A.; RODRIGUES, J.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; SARUKHÁN, J. & PINERO, D. (1993). Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution* 47:75-87.

ELLSTRAND, N. C & ELAM, D. R. (1993). Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242

ENDLICHER, I. L. (1847). Synopsis Conifarum. Sangalli: *Scheitlin and Zollikofer*.

FAGUNDES, P. B. (2010). Estudo comparativo da tolerância ao sombreamento de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*. **Trabalho de Conclusão de Curso**, Porto Alegre, RS.

FAHRIG, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 34:487-515.

FARJON A. (2001). **World checklist and bibliography of conifers**, 2nd ed. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK.

FARJON, A. & FILER, D. (2013). **An Atlas of the World's Conifers: An analysis of their distribution, biogeography, diversity, and conservation status**. Brill, Hardback, 512 p, UK.

FARJON, A. & PAGE, C. N. (1999). **Conifers**. Status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Conifer Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 121p.

FILHO, A.A.T.; MACEDO, R.L.G.; VENTURIN, N. & MORAIS, A.R. (2001). Aspectos fisiológicos e silviculturais do palmiteiro (*Euterpe edulis* Martius) plantado em diferentes tipos de consórcios no município de Lavras, Minas Gerais. *Cerne*, v.7, n.1, p. 41-53.

FISHER, R. A. (1930). **The genetical theory of natural selection**. New York: Oxford University Press, 268p.

FONTOURA, S.B., GANADE, G. & LAROCCHA, J. (2006). Changes in plant community diversity and composition across a edge between Araucaria forest and pasture in South Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 29:79-91

FRANKEL, O.H. & SOULÉ, M.S. (1981). **Conservation and Evolution**. London: Cambridge University Press. 327 p.

FRANKEL, O.H. (1970). **Genetic conservation in perspective**. In: O.H.Frankel e E.Bennet, (Eds.) Genetics resources in plants-their exploration and conservation. Blackwell scientific Publications.

FRANKEL, O.H. (1982). **Genetics resources and the Plant Breeder Introduction**. In. SINGH, R.B & CHOMCHALOW, N. (eds) Genetics resources and the plant breeder. Bangkok. Intenational Board for Plant Genetic Resoucers. P. 1-2

FRANKHAM, R. (1995). Conservation genetics. *Annual Review of Genetics*, Palo Alto, v. 29, p. 305-327.

FRANKLIN, I.R. & FRANKHAM, R. (1998). How large must populations be to retain evolutionary potential? *Anim. Conserv.* 1: 69-70.

FUTUYMA, D. (1992). **Biologia evolutiva**. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de genética- SBG, 631p

GAINES, M. S.; DIFFENDORFER, J. E.; TAMARIN, R. H. & WHITTAM, T. S. (1997). The effects of habitat fragmentation on the genetic structure of small mammal populations. *Journal of Heredity*. 88: 294-304.

GALVÃO, F. (1986). Variação sazonal da fotossíntese líquida e respiração de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., *Ilex paraguariensis* St. Hil. e *Podocarpus lambertii* Kl. em função da intensidade luminosa e temperatura. 116 f. **Tese** (Doutorado em Engenharia Florestal), Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

GARCIA, L. C.; NOGUEIRA, A. C. & ALQUINI, Y. (2006). Aspectos morfo-anatômicos de sementes de *Podocarpus lambertii* Klotz. e *Podocarpus sellowii* Klotz.- Podocarpaceae. **Revista Brasileira de Sementes**, Pelotas, v. 28, n. 3, p. 129-134.

GARCIA, L.C & NOGUEIRA, A.C. (2008) Resposta de sementes de *Podocarpus lambertii* e *Podocarpus sellowii* (Podocarpaceae) à dessecação. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v.18, n.3, p.347-352.

GAUSSEN, H. (1973). Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Les Podocarpaceae, étude generale. *Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse* 12: 1-149.

GETIS, A. & FRANKLIN, J. (1987). Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. **Ecology**, 473-477.

GONÇALVES, F. R. (2008). Estrutura genética em populações naturais de *Podocarpus sellowii* Klotzsch (Podocarpaceae) na região do Alto Rio Grande, Sul de Minas Gerais. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal de Lavras, p.72.

GOUDET, J. (2001). **FSTAT** version 2.9.3 Institute of Ecology, Lausanne, Switzerland.

GRAU, H. R. (2000). Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. **Journal of Tropical Ecology**, 16(02), 227-242.

GRAY, N. E. & BUCHHOLZ, J.T. (1951a). A taxonomic revision of *Podocarpus* V. The South Pacific species of *Podocarpus* section *Stachycarpus*. **Journal of the Arnold Arboretum** 32: 82-92.

- GRAY, N. E. & BUCHHOLZ, J.T. (1951b). A taxonomic revision of *Podocarpus* VI. The South Pacific species of *Podocarpus* section Sundacarpus. *Journal of the Arnold Arboretum* 32: 93-97.
- GRAY, N. E. (1955). A taxonomic revision of *Podocarpus* IX. The South Pacific species of section Eupodocarpus, subsection F. *Journal of the Arnold Arboretum* 36: 199-207.
- GRAY, N. E. (1956). A taxonomic revision of *Podocarpus* X. The South Pacific species of section Eupodocarpus subsection D. *Journal of the Arnold Arboretum* 37: 160-172.
- GRAY, N. E. (1958). A taxonomic revision of *Podocarpus* XI. The South Pacific species of section *Podocarpus* subsection B. *Journal of the Arnold Arboretum* 39: 424-477.
- GREIG-SMITH, P. (1991). Pattern in a derived savanna in Nigeria. *Journal of tropical ecology*, 7(04), 491-502.
- GUERRA, M. P.; NODARI, R. O.; REIS, M. S. & SCHMIDT, W. (1998). Agriculture, biodiversity and appropriate biotechnologies in Brazil. *Ciência e Cultura*, 50:408 – 416.
- GUERRA, M.P.; SILVEIRA, V.; REIS, M.S. & SCHNEIDER, L. (2002). **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. p. 85-101.
- GUIMARÃES, R. M. (1999). **Fisiologia de sementes**. UFLA/FAEPE.
- HADLICH, H.L., PACCIERI, M.R.A., UTIMA, A.Y, SANTOS, K.G, ÂNGELO, A.C. & CHIAMOLERA, L.B. (2009). Crescimento e sobrevivência de *Podocarpus lambertii* e *Luehea divaricata* implantadas em uma área com dois diferentes graus de sucessão. In: *Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil*, São Lourenço, MG.
- HAMRICK, J. L., GODT, M. J. W., & SHERMAN-BROYLES, S. L. (1992). Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant

- species. In *Population genetics of forest trees* (pp. 95-124). Springer Netherlands.
- HARDY, O. & VEKEMANS, X. (2003). **SPAGeDI 1.1**: A program for spatial pattern analysis of genetic diversity. Version for Windows95.<http://www.ulb.ac.be/sciences/ecoevol/software.html>
- HARMS, K. E., CONDIT, R., HUBBELL, S. P., & FOSTER, R. B. (2001). Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89(6), 947-959.
- HAY, J. & BIZERRIL, M. X. (2000). Comparação do padrão da distribuição espacial em escalas diferentes de espécies nativas do cerrado, em Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 23(3): 341-347.
- HERSH, M. H.; VILGALYS, R. & CLARK, J. S. (2012). Evaluating the impacts of multiple generalist fungal pathogens on temperate tree seedling survival. *Ecology*, v. 93, n. 3, p. 511-520.
- HILL, R.S & BRODRIBB, T.J. (1999). Southern conifers in time and space. *Australian Journal of Botany*, v.47, p. 449-479
- HOPKINS, B. & SKELLAM, J. G. (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany*, 18(2), 213-227.
- HUBBELL, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203(4387), 1299-1309.
- HUTCHINGS, M. J. (1997). The Structure of Plant Populations. In: Crawley, M.J. *Plant Ecology*. 2ed. Oxford: Blackwell Publishing.
- INOUE, M. T.; RODERJAN, C. V. & KUNIYOSHI, Y. S. (1984). **Projeto Madeira do Paraná**. Curitiba: FUPEF, 260 p.
- ITÔ, H. (2009). A comparison of seedling emergence and survival between *Quercus glauca* and *Symplocos prunifolia*. *Journal of Forest Research*, v. 14, p. 245-250.

- JANZEN, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, v.104, n.940, p.501-528.
- JORDANO, P. & SCHUPP, E. W. (2000). Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological monographs*, 70(4), 591-615.
- KAGEYAMA, P. Y. (1987). Conservação in situ de recursos genéticos de plantas. Piracicaba: *IPEF*, 35: 7-37.
- KAGEYAMA, P. Y.; GANDARA, F.B. & SOUZA, L.M.I. (1998). Consequências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. *Série Técnica IPEF* (12): 65-70.
- KANIESKI, M. R. (2010). Caracterização florística, diversidade e correlação ambiental na floresta nacional de São Francisco de Paula, RS. **Dissertação** (Mestrado em Engenharia Florestal). Universidade Federal de Santa Maria/ RS, 101 pp.
- KELCH, D. G. (1997). Phylogeny of the Podocarpaceae Based on Morphological Evidence. *Syst. Bot.* 22: 113–131.
- KELCH, D. G. (2002). Phylogenetic assessment of the monotypic genera *Sundacarpus* and *Manoao* (Coniferales: Podocarpaceae) utilising evidence from 18S rDNA sequences. *Australian Systematic Botany*, v. 15, n. 1, p. 29-35.
- KITAMURA, K. & RAHMAN, M. Y. B. A (1992). Genetic diversity among natural populations of *Agathis borneensis* (Araucariaceae), a tropical rain forest conifer from Brunei Darussalam, Borneo, Southeast Asia. *Canadian Journal of Botany* 70: 1945-1949.
- KLEIN, R. M. (1975). Southern Brazilian phytogeographic features and the probable influence of Upper Quaternary climate changes in the floristic distribution. *Boletim Paranaense de Geociências* 33: 67-88
- KLEIN, R.M. (1978). Mapa fitogeográfico de Santa Catarina. *Flora Ilustrada Catarinense*, p. 10.

KLEIN, R.M. (1979). Mapa fitogeográfico do Estado de Santa Catarina. Itajaí: *Herbário Barbosa Rodrigues*. 24p.

KOLMAN, W. A. (1960). The mechanism of natural selection for the sex ratio. *The American Naturalist*, v.94, n.878, p.373-377.

KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B. & RUBEL, F. (2006). World map of the Köppen-Gieger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 15, n. 3, p. 259-263.

KREBS, C. J. (1999). *Ecological methodology* (Vol. 620). Menlo Park, California: Benjamin/Cummings.

KUNIYOSHI, Y. S. (1983). Morfologia da semente e da germinação de 25 espécies arbóreas de uma floresta com araucária. Curitiba: Universidade Federal do Paraná, 233p. **Dissertação Mestrado**.

KUNZ, T.H. (1982). **Ecology of Bats**. Plenum Press, New York

LAMPRECHT, H. (1990). Silvicultura nos trópicos: ecossistemas florestais e respectivas espécies arbóreas, possibilidades e métodos de aproveitamento sustentado. *Rossdorf: GTZ*, 343 p.

LEDRU, M. P., SALATINO, M. L. F., CECCANTINI, G SALATINO, A., PINHEIRO, F. & PINTAUD, J. C. (2007). Regional assessment of the impact of climatic change on the distribution of a tropical conifer in three lowlands of South America. *Biodiversity Research*, p. 1-11.

LEEMANS, R. (1991). Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*, 93(2), 157-165.

LEGENDRE, P. & FORTIN, M. J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, Dordrecht, v. 80, p. 107-138.

LEMMON, P. E. (1956). A spherical densiometer for estimating forest overstorey density. *Forest Science*, 2(4), 314-320.

LEVIN, D. A. & KESTER, H. W. (1974). Gene flow in seed plants. *Evolutionary biology* 7: 139-220.

LEVIN, D. A. (1984). **Immigration in plants: an exercise in the subjunctive.** In: DIRZO, R. & SARVKHAN, J. Perspectives on plant population ecology. Sunderland, Sinauer, p.242-60.

LEWIS, P. O. & ZAYKIN, D. (2002). **GDA -Genetic Data Analysis:** version 1.1 for Windows 95/NT.
<http://www.lewis.eeb.uconn.edu/lewishome>

LI, C. C. (1976). **Population genetics.** Chicago: University Chicago Press, 366 p.

LOISELLE, B. A. et al. (1995). Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *Am. J. Bot.*, 82: 1420-1425.

LONGHI, S. J. et al. (2006). Classificação e caracterização de estágios sucessionais em remanescentes de floresta ombrófila mista na Flona de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v.16, n.2, p. 113-125.

LONGHI, S. J. et al. (2009). Fatores ecológicos determinantes na ocorrência de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*, na Floresta Ombrófila Mista da FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciência Florestal*, Santa Maria.

LONGHI, S. J., BRENA, D. A., RIBEIRO, S. B., GRACIOLI, C. R., LONGHI, R. V., & MASTELLA, T. (2010). Fatores ecológicos determinantes na ocorrência de *Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*, na Floresta Ombrófila Mista da FLONA de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciência Rural*, 40(1), 57-63.

LONGHI, S. J., SELLE, G. L. & RAGAGNIM, L. I. M. et al. (1992). Composição florística e estrutura fitossociológica de um capão de *Podocarpus lambertii* Klotz., no Rio Grande do Sul. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v. 16, n.2, p. 113-125.

LORENZI, H. (1992). Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: *Plantarum*, 352p.

LYNCH, M. & LANDE, R. (1998). The critically effective size for a genetically secure population. *Anim. Conserv.* 1: 70-72.

MAIXNER, A. E. & FERREIRA, L. A. B. (1976). Contribuição ao estudo das essências florestais e frutíferas nativas no Estado do Rio Grande do Sul. *Trigo e Soja*, Porto Alegre, n.18, p. 3-20.

MANTOVANI, A. (2006). Fenologia reprodutiva e estrutura genética de uma população natural de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae). 106 p. **Tese** (Doutorado em Biologia Vegetal). Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.

MANTOVANI, A.; MORELLATO, L. P. C. & REIS, M. S. (2004) Fenologia reprodutiva e produção de sementes em *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Revista Brasileira de Botânica*, v.27, n.4, p.787-796.

MANTOVANI, A.; MORELLATO, L. P. C. & REIS, M. S. (2006) Internal genetic structure and outcrossing rate in a natural population of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. *J. Hered* 97:466–472.

MARCHETTI, E. R. (1984). Época de coleta, sementeira, tratamentos pré-germinativos e métodos de sementeira de espécies florestais cultivadas no RS. In: Congresso Florestal Estadual, 5, Nova Prata-RS, *Anais*. Porto Alegre, p. 524-531.

MARCHIORI, J. N. C. (1996). **Dendrologia de Gimnospermas**. Santa Maria: Ed *USM*, 158p.

MARIOT, A.; DI STASI, L. C. & REIS, M. S. (2002) Genetic diversity in natural populations of *Piper cernuum*. *The Journal of Heredity* 93:365-369.

MARTINEZ-RAMOS, M. (1991). Patrones, procesos y mecanismos em la comunidad de plantulas de uma selva humeda neotropical. **Tese de Doctorado**, México.

MATTOS, J. R. (1979). Contribuição ao estudo do pinho-bravo (*Podocarpus lambertii* Kl.) no Sul do Brasil. **Instituto de Pesquisa de Recursos Naturais Renováveis**, Porto Alegre, v. 2, 36p.

MATTOS, J.R. (1994). **O pinheiro Brasileiro**. Vol. 1. Ed. 2

MCDONNELL, M. J., & STILES, E. W. (1983). The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. **Oecologia**, 56(1), 109-116.

MEDEIROS, A. C. de S. & ZANON, A. (1998). Conservação de sementes de branquilha (*Sebastiania commersoniana* ((BAILLON) L. B. SMITH & R. J. Down), e de Pinheiro-bravo (*Podocarpus lambertii* Klotzch Ex Endl.), armazenadas em diferentes ambientes. **Bol. Pesq. Fl.**, Colombo, 36, p.57-69.

METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., DIXO, M., BERNACCI, L. C., RIBEIRO, M. C., TEIXEIRA, A. M. G., & AND PARDINI, R. (2009). Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biol. Conserv.** 142(6):1166-1177.

MONTAGNA, T. (2014). Genética de paisagem de *ocotea catharinensis* e *Euterpe edulis* na Floresta Ombrófila Densa Catarinense: subsídios para a conservação, **Dissertação de Mestrado**, UFSC, Florianópolis, SC p. 150

MONTALDO, P. R. (1974). La bio-ecologia de *Araucaria araucana* (Mol) Koch. **Boletín del Instituto Forestal Latino Americano de Investigación e Capacitación**, v.46, p.3-55.

NAMKOONG, G. (1983). Preserving natural diversity. In: C.M.Shonewald-Cox, S.M.Chambers, B.Macbryde e W.L.Thomas (eds.) **Genetics and Conservation**. The Benjamin/Cummings Publishing Company. 317-334p.

NASON, J. D. & HAMRICK, J. L. (1997). Reproductive and genetic consequences of forest fragmentation: Two case studies of Neotropical canopy trees. *Journal of Heredity* 88:264-276.

NEI, M. (1977). F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.* 41:225-233.

NEI, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 87(3): 583-590

NEUBURGER, M.; SOUZA, T.V. & PAULILO, M.T. (2010). Crescimento inicial de plantas *Euterpe edulis* Mart. em diferentes condições de luz, água e nutrientes. *Rodriguésia*, v. 61, n. 2, p. 157-165.

NOSS, R.F. (1990). Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, v.4, n.4, p. 355-364.

NUNNEY, L. & CAMPBELL, K. A. (1993). Assessing minimum viable population size: demography meets population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, Victoria, 8(7): 234-239.

ODUM, E. P. (2004). **Fundamentos em Ecologia**. Lisboa: Fundação Calouste Goulbenkian.

OFFORD, C. A., & MEAGHER, P. F. (2001). Effects of temperature, light and stratification on seed germination of *Wollemia pine* (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae). *Australian Journal of Botany*, 49(6), 699-704.

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

OLIVEIRA, Y. M. M. de. & ROTTA, E. (1982). Levantamento da estrutura vertical de uma mata de araucária do primeiro planalto paranaense. CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 4. 1982. Curitiba. *Anais*. Curitiba: EMBRAPA-URPFCS, p.27-41. (EMBRAPA-URPFCS. Documentos, 10)

OPLER, P. A. & BAWA, K. S. (1978). Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution*, v.32, n.4, p.812-821.

OVERBECK, G. E.; MULLER, S.C.; PILLAR, V.D. & PFADENHAUER, J. (2006). Floristic composition, environmental variation and species distribution patterns in burned grassland in southern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 66(4): 1073-1090.

PAGE, C.N. (1988). New and maintained genera in the conifer families Podocarpaceae and Pinaceae. *Notes Roy. Bot. Gard.* Edin. 45, 377-95.

PAGE, C.N. (1990) Gymnosperms (Coniferophytina). In The Families and Genera of Vascular Plants (K. Kubitzki, ed.) Vol 1, [279-] 285-361. Berlin: *Springer-Verlag*

PALMIOTTO, P. A. et al. (2004). Soil related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology*, v. 92, p. 609-623.

PALUDO, G. F.; KLAUBERG, C; MANTOVANI, A & REIS, M. S. (2009). Estrutura demográfica e padrão espacial de uma população natural de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae) em Santa Catarina. *Revista Árvore*, v. 33, n. 6, p. 1109-1121.

PALUDO, G.F. (2013). Aspectos populacionais de *Araucaria angustifolia* em paisagem de campo e de floresta. **Dissertação de Mestrado** Programa Pós-Graduação em Ecologia, UFSC, Florianópolis, SC.

PALUDO, G.F., MANTOVANI, A. & REIS, M.S. (2011). Regeneração de uma população natural de *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Revista Árvore*, Viçosa, MG, v.35, n.5, p.1107-1119.

PARADA, T. & LUSK, C. (2011). Patterns of tree seedling mortality in a temperate-mediterranean transition zone forest in Chile. *Gayana Bot.*, v. 68, n. 2, p. 236-243.

PATREZE, C.M. & TSAI, S.M. (2010). Intrapopulational genetic diversity of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze is different when

assessed on the basis of chloroplast or nuclear markers. *Plant Syst Evol*, 284:111–122.

PELISSIER, R. (1998). Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14(01), 1-16.

PERES, C. A. et al. (2003). Demographic Threats to the Sustainability of Brazil Nut Exploitation. *Science*, v. 302, p. 2112-2114.

PERRY, G. L. W.; MILLER, B. P & ENRIGHT, N. J. (2006). A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, v.187, p.59-82.

PERRY, J. N. et al. (2002). Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, v.25, n.5, p.578-600.

PETIT, R.; MOUSADIK, A. & PONS, O. (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conservation Biology* 12 (4): 844-855).

PIELOU, E. C. (1959). The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *Journal of Ecology*, v.47, n.3, p.607-613.

PIELOU, E. C. (1977). **Mathematical ecology**. Wiley, New York, 385.

PILGER, R. (1926). Podocarpaceae. In Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Vol. 13: Gymnospermae, eds. A. Engler and K. Prantl. *Leipzig*: W. Engelmann, p. 211-241.

PILLAR, V. P.; MÜLLER, S. C.; CASTILHOS, Z. M. S.; JACQUES, A.V.A. (2009b) **Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade**. Editores, Brasília (DF): MMA.

QUINN, C. J. (1966a). Gametophyte Development and embryology in the Podocarpaceae III. *Dacrydium bidwillii*. *Phytomorphology* 16: 81-91.

QUINN, C. J.; GADEK, P. (1981). Biflavones of *Dacrydium sensu lato*. *Phytochemistry*, v. 20, n. 4, p. 677-681.

QUIROGA, M. P., & PREMOLI, A. C. (2007). Genetic patterns in *Podocarpus parlatorei* reveal the long-term persistence of cold-tolerant elements in the southern Yungas. *Journal of Biogeography*, 34(3), 447-455.

QUIROGA, M. P., & PREMOLI, A. C. (2010). Genetic structure of *Podocarpus nubigena* (Podocarpaceae) provides evidence of Quaternary and ancient historical events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 285(3), 186-193.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R. (2013). **A language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.

RAMBO, B. (1956a). A fisionomia do Rio Grande do Sul. *Selbach*, Porto Alegre.

RAMBO, B. (1956b). A flora fanerogâmica dos aparados rio grandenses. *Sellowia* 7: 235-298.

REDFORD, K.H. & RICHTER, B. D. (1999). Conservation of biodiversity in world of use. *Conservation Biology*, v.13, n.6, p.1246-1256.

REIS, M. S. (1996). Dinâmica da movimentação dos alelos: subsídios para conservação e manejo de populações naturais em plantas. *Revista Brasileira de Genética*. v. 19, n.4, p.37-47.

REIS, M. S. et al. (2012). **Distribuição da diversidade genética e conservação de espécies arbóreas em remanescentes florestais de Santa Catarina**. In: VIBRANS, A.C.; SEVEGNANI, L.; GASPAR, A.L. DE; LINGNER, D.V. (eds.). Inventário Florístico Florestal de

Santa Catarina, Vol. I, Diversidade e conservação dos remanescentes florestais. Blumenau.

REIS, M. S.; KAGEYAMA, P. Y.; GUIMARÃES, E.; NODARI, R. O.; FANTINI, A. C.; MANTOVANI, A. & VENCOVSKI, R. (2000). Variação genética em populações naturais de *Euterpe edulis*. *Sellowia* 49-52:131-149.

REITZ, R. & KLEIN, R. M. (1966). Araucariáceas. *Flora Ilustrada Catarinense*, 1-62.

REITZ, R., KLEIN, R. M. & REIS, A. (1983). Projeto madeira do Rio Grande do Sul. *Sellowia*, Itajaí, v. 34/35, n. 35, p. 1-525.

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. *Biol. Cons.* 142: 1141-1153.

RIBEIRO, S. B., LONGHI, S. J., BRENA, D. A. & NASCIMENTO, A. R. T. (2007). Diversidade e classificação da comunidade arbórea da floresta Ombrófila Mista da FLONA de São Francisco de Paula FLONA, RS. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v. 17, n. 2, p. 101-108.

RICHARDS, A. J. (1997). **Plant breeding systems**. Chapman & Hall, 529 p.

RIPLEY, B. D. (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society*, v.39, n.2, p.172-212.

RIPLEY, B. D. (1979). Tests of randomness' for spatial point patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 368-374.

RIPLEY, B. D. (1981). **Spatial statistics**. London: John Wiley, 359p.

ROCHE, L.R. (1978). **Fronosas Tropicales**. In: Metodologia de la Conservacion de los Recursos Geneticos Forestales. FAO, Roma, 133p.

RODRIGUES, L. A. et al. (2007). Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual, em Luminárias, MG. **Revista Árvore**, v.31, n.1, p.25-35.

ROWLINGSON, B. & DIGGLE, P. (1993). Splancs: spatial point pattern analysis code in S-Plus. **Computers and Geosciences**, v.19, n.5, p.627-655.

SAMPAIO, M. B. & GUARINO, E. S. G. (2007). Efeitos do pastoreio de bovinos na estrutura populacional de plantas em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista. **Revista Árvore**, v. 31, n. 6, p. 1035-1046.

SANQUETTA, C. R. et al. (2005). Sobrevivência de mudas de *Araucaria angustifolia* perante o controle de taquaras (Bambusoideae) no Paraná, Brasil. **Revista Floresta**, v.35, p.127-135.

SANQUETTA, C. R.; THIELE, P. & CORTE, A. P. D. (2010). Crescimento, mortalidade e recrutamento de duas Florestas de Araucária no Estado do Paraná, Brasil, no período de 1995-2007. **Revista Naturalia**, Rio Claro v. 33, p. 117 – 126.

SANT'ANNA, C. (2011). Diversidade genética, estrutura genética espacial e dispersão realizada de pólen e sementes em uma população contínua de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no planalto norte de Santa Catarina. **Dissertação de Mestrado**. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina.

SCHWARZ, P. A., FAHEY, T. J., & MCCULLOCH, C. E. (2003). Factors controlling spatial variation of tree species abundance in a forested landscape. **Ecology**, 84(7), 1862-1878.

SEBBENN, A. M. (1997). Estrutura genética de subpopulações de *Genipa americana* L. (Rubiaceae) em mata ciliar a partir de isoenzimas. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Florestais – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP) 107 p.

SEBBENN, A. M. (2001). Distribuição da variação genética de populações de jequitibá-rosa [*Cariniana legalis* (Mart.) O. Ktze] por

caracteres quantitativos e isoenzimas. **Tese** (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP. 210 p.

SILVA, C. S. & MARCONI, L. P. (1990). Fitossociologia em uma floresta com araucária em Colombo, *Boletim de Pesquisa Florestal*, Colombo, n. 20, p. 23-38.

SILVA, K. E., MARTINS, S. V., SANTOS, N. T., & RIBEIRO, C. (2011). Padrões espaciais de espécies arbóreas tropicais. *Embrapa Amazônia Ocidental-Capítulo em livro técnico-científico (ALICE)*.

SINCLAIR, W. T., R. R. MILL, M. F. GARDNER, P. WOLTZ, T. JAFFRÉ, J. PRESTON, M. L. HOLLINGSWORTH, A. PONGE, & M. MOLLER. (2002). Evolutionary Relationships of the New Caledonian Heterotrophic Conifer, *Parasitaxus usta* (Podocarpaceae), Inferred from Chloroplast *trnL*- F Intron/Spacer and Nuclear rDNA ITS2 Sequences. *Pl. Syst. Evol.* 233: 79–104.

SIQUEIRA, V. L. & FERREIRA, A. G. (1987). Germinação de sementes de *Podocarpus lambertii* Kl.: características qualitativas e quantitativas. *Ilheringia*, Porto Alegre: n.36, p. 57-63.

SOLBRIG, O. T. & SOLBRIG, D. J. (1979). **An Introduction to Population Biology and Evolution**. Addison Wesley Publishing Company, Reading, Massachusetts. p: 468.

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

SOUZA, A. F., FORGIARINI, C., LONGHI, S. J., & BRENA, D. A. (2008). Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. *Acta oecologica*, 34(2), 221-232.

SOUZA, M. I. F. (2006). Análise da diversidade genética de populações de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze utilizando marcador AFLP.

Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Genética, p. 111.

SOUZA, V. C. (2013). ***Podocarpaceae* in Lista de Espécies da Flora do Brasil.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

STANNARD, B. L. (1995). Flora of the Pico das Almas: Chapada Diamantina – Bahia, Brazil. Kew: ***Royal Botanical Gardens***, 853 p.

SVENNING, J. C.; FABBRO, T. & WRIGHT, S. J. (2008). Seedling interactions in a tropical forest in Panama. ***Oecologia***, v. 155, p. 143-150.

TOMLINSON, P. B. & T. TAKASO. (1989a). Cone and ovule ontogeny in *Phyllocladus* (Podocarpaceae). ***Botanical Journal of the Linnean Society*** 99: 209-221.

TONETTI, E.L. & NEGRELLE, R.R.B. (2001). Dinâmica do banco de plântulas de palmito em ambiente natural. ***Scientia agraria***, v. 2, n.1-2, p. 79-85.

VALENTE, T. P; NEGRELLE, R. R. B. & SANQUETTA, C. R. (2010). Regeneração de *Araucaria angustifolia* em três fitofisionomias de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista. ***Iheringia***, v. 65, n. 1, p. 17-24.

VASILIAUSKAS, S. A. & AARSSSEN, L. W. (1992). Sex ratio and neighbor effects in monospecific stands of *Juniperus virginiana*. ***Ecology***, v.73, n.2, p.622-632.

VASQUEZ-YANES, C.; OROZCO-SEGOVIA, A.; RINCÓN, E.; SÁNCHEZ-CORONADO, M. E.; HUANTE, P.; BARRADAS, V.; TOLEDO, J. R. (1990). Light beneath the litter in a tropical forest: effect of seed germination. ***Ecology***, v. 71, p. 1952-1958.

VEBLEN, T. T. (1982). Regenerations patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. ***Journal of Biogeography***, v.9, n.1, p.11-28.

VEBLEN, T. T., ARMESTO, J. J., BURNS, B. R., KITZBERGER, T., LARA, A., LEÓN, B., & YOUNG, K. R. (2005). The coniferous forests of South America. *Ecosystems of the World, Coniferous Forests*, *Elsevier*, Amsterdam, 701-725.

VENCOVSKY, R. (1987). Tamanho efetivo populacional na coleta e preservação de germoplasma de espécies alógamas. *Revista IPEF* 35:79-84.

VIBRANS, A.C., MCROBERTS, R.E., LINGNER, D.V., NICOLETTI, A.L., MOSER, P. (2012). **Extensão original e atual da cobertura florestal de Santa Catarina**. In: VIBRANS, A.C.; SEVEGNANI, L.; GASPER, A.L.; LINGNER, D.V.; (editores). *Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina – Diversidade e Conservação dos Remanescentes Florestais*. Blumenau: Editora da FURB.

VIEIRA, I. C. G., UHL, C., & NEPSTAD, D. (1994). The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a ‘succession facilitator’ in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio*, 115(2), 91-99.

WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. C. (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, v. 38, p. 1358-1370.

WHEELWRIGHT, N. T. (1985). Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 808-818.

WILLSON, M. F., SABAG, C., FIGUEROA, J., & ARMESTO, J. J. (1996). Frugivory and seed dispersal of *Podocarpus nubigena* in Chiloe, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69, 343-349.

WRIGHT, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16(2): 111-123.

WRIGHT, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15: 395-420.

WRIGHT, S. J.; MULLER-LANDAU, H. C.; CONDIT, R. & HUBBELL. (2003). Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, v. 84, p. 3174–3185.

YAMAZAKI, M.; IWAMATO, S. & SEIWA, K. (2009). Distance- and density dependent seedling mortality caused by several diseases in eight tree species co-occurring in a temperate forest. *Plant Ecology*, v. 201, p.

YOUNG, A.; BOYLE, T. & BROWN, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Tree*, 11: 413-418.

ZANDAVALLI, R. B., DILLENBURG, L. R., & DE SOUZA, P. V. D. (2004). Growth responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) to inoculation with the mycorrhizal fungus *Glomus clarum*. *Applied Soil Ecology*, 25(3), 245-255.

ZECHINI, A. A. (2012). Morfometria, produção, fenologia e diversidade genética: subsídios para conservação da *Araucaria angustifolia* (Bert.) o Ktze e coleta sustentável do pinhão no planalto catarinense. **Dissertação de Mestrado**, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, p. 193.

ZILLER, S. R. (1993). **As formações vegetais da área de influência do futuro reservatório do Rio Iraí – Piraquara/Quatro Barras – PR**. Curitiba: Secretaria de Estado do Meio Ambiente/GTZ / IAP, 93 p.

ZIMMER, G. O., PAZ, C. P. & GANADE, G. (2010). Efeitos de diferentes espécies pioneiras sobre a colonização de *Podocarpus lambertii* em uma área em restauração. *Neotropical Biology and Conservation*, 5(3):160-166.