



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Dissertação de Mestrado

**Um lugar ao Sol: A influência do fator histórico sobre o nicho de luz e respostas
ecofisiológicas de plantas com semente da Floresta Ombrófila Mista**

Paula Braga Fagundes

Porto Alegre, Junho de 2013

Um lugar ao Sol: A influência do fator histórico sobre o nicho de luz e respostas
ecofisiológicas de plantas com semente da Floresta Ombrófila Mista

Paula Braga Fagundes

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do
Instituto de Biociências da Universidade
Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos
requisitos para obtenção do título de Mestre
em Ecologia.

Orientador: Dra. Lúcia Rebello Dillenburg
Coorientador: Dr. Leandro da Silva Duarte

Comissão Examinadora

Prof. Dr. João André Jarenkow
Prof. Dr. Luís Mauro Gonçalves Rosa
Profa. Dra. Sandra Cristina Müller

Porto Alegre, Junho de 2013

“A tree says:
I am life from eternal life.
The attempt and the risk that the eternal mother took
with me are unique.
Unique the form and veins of my skin,
Unique the smallest play of leaves in my branches
And the smallest scar on my bark.
I was made to form and reveal the eternal in my
smallest special detail.”

Hermann Hesse
Bäume: Betrachtungen und Gedichte
[Trees: Reflections and Poems]

AGRADECIMENTOS

Sou imensamente agradecida a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram e fizeram possível a realização deste trabalho.

À minha orientadora Lúcia Dillenburg pela confiança, orientação e paciência de explorar áreas desconhecidas junto comigo. Ao meu coorientador Leandro Duarte que me apresentou o mundo vegetal pelas lentes das relações filogenéticas.

Ao PPG Ecologia pelo apoio logístico, aos funcionários, aos professores pelos ensinamentos e à CAPES pela bolsa. Ao PRÓ-MATA, ao ICMBio e FLONA – São Francisco de Paula pelo espaço para esta pesquisa.

Aos meus inúmeros ajudantes de campo, sempre ágeis, dispostos e queridos: Larissa Gonçalves, Guilherme Seger, Fernanda Brum, Vinícius Bastazini, Marcos Carlucci, Rodrigo Bergamim, André Luza, Denise Dell’Aglío, Adriana Aita e em especial à Laura Cappelatti por me ensinar a identificar as espécies e estar presente em praticamente todos os campos e em tantos outros momentos desta dissertação.

Ao Lab. de Fisiologia Vegetal pelo uso dos equipamentos e ao amigo Hélio pela disposição em me ajudar, ao Lab. de Ecofisiologia Vegetal, em especial à Lívia pela ajuda na leitura das clorofilas. Aos colegas do PPG, ao LEFF, onde me adotaram tão prontamente, agradeço pela amizade e aprendizado. Especialmente ao Guilherme Seger, por tantos “quebra-galhos” importantíssimos, ao Vanderlei Debastiani por ajudar nas minhas dúvidas estatísticas e ao Vinicius Bastazini, por fazer qualquer pequena dúvida virar algo tão mais complicado: obrigada por toda paciência em ouvir e explicar tudo!

Às pessoas que estiveram presentes de forma especial durante a realização desse trabalho: à Helena Dias pela amizade infinita, incansável suporte e pelas mil ideias e puxões de orelha para que eu terminasse a dissertação. Ao Rafael Raffa por me manter otimista e por acreditar que eu poderia “arrasar”. À Thaíssa Haas por estar presente sempre que eu precisei mesmo quando eu teimei que não precisava! Ao Rafael Jardim pelo apoio e incentivo em muitos momentos importantes.

Aos meus amores da graduação: Sofia Kuhn, Douglas Engelke, Denise e Adriana pela amizade, companheirismo de tantos anos e apoio em tantos momentos, principalmente à Adriana que passou por mais essa fase acadêmica junto comigo.

E claro, um muitíssimo obrigada à melhor turma de mestrado de todos os tempos! Pelo aprendizado, amizade e bons momentos, fazendo estes dois anos muito mais divertidos, em especial para as minhas “irmãzinhas” da equipe Macgyver: Larissa e Laura por estarem sempre presentes em tudo e fazerem com que qualquer dificuldade fosse superada com muita risada e carinho!

À minha família. Aos meus pais pelo suporte financeiro, emocional e todos pequenos grandes favores e mimos. À minha irmã Greice, ao Tiago e à Pupa por encherem a minha vida de bagunça, barulho e pelos, respectivamente!

RESUMO

Em ambientes florestais, a luz é o recurso que com mais frequência limita o crescimento, a sobrevivência e a reprodução em plantas. Assim, a variação na disponibilidade de luz no sub-bosque influencia a composição local de espécies lenhosas, que se segregam em diferentes nichos de luz de acordo com suas preferências e tolerâncias, conferidas através de suas adaptações e plasticidade fenotípica. Os atributos das espécies atuais, além de serem adaptados ao ambiente onde vivem, são um legado de seus ancestrais, motivo pelo qual espécies mais próximas filogeneticamente, com frequência compartilham atributos semelhantes e, por consequência, ocupam nichos similares, padrão conhecido como conservação filogenética. Estudos recentes mostram que atributos funcionais relacionados à captação de luz teriam se diversificado através de diferentes grupos filogenéticos, conferindo a estes capacidades distintas para a conquista de novos ambientes de luz. Nosso trabalho teve como objetivo detectar a presença de padrões filogenéticos na distribuição e nas respostas ecofisiológicas de oito espécies lenhosas co-ocorrentes e de seus respectivos clados em um sub-bosque florestal, a partir da comparação do nicho de luz e do desempenho de plantas juvenis em resposta ao gradiente luminoso existente. Assim nossas hipóteses são de que 1) as espécies filogeneticamente próximas tem maior semelhança em estratégias adaptativas do que espécies filogeneticamente distantes; 2) a amplitude de nicho e 3) a plasticidade de atributos em resposta à luz aumentam em clados mais derivados. Os resultados apresentados aqui mostraram uma maior similaridade entre as espécies mais relacionadas do que entre aquelas que são filogeneticamente distantes, sugerindo conservação filogenética do nicho. Quanto à amplitude de nicho, também há uma influência filogenética, porém, contrário ao esperado, os clados mais antigos apresentaram um nicho mais amplo. Para a plasticidade dos atributos os resultados aqui apresentados mostram que não há padrões filogenéticos na plasticidade das respostas de espécies e clados estudados, sugerindo o efeito de outros fatores sobre a plasticidade das plantas, como efeitos ontogenéticos ou estresse ambiental.

Palavras-chave: Angiospermas, atributos, conservação filogenética, Gimnospermas, plasticidade.

ABSTRACT

In forest environments, light is the resource that most often limits the growth, survival and reproduction in plants. Thus, the variation in light availability, regarded as one of the most important resources for woody plants in the understory, results in differences in species composition, which segregate in different light niches according to their preferences and tolerances, conferred by their adaptations and phenotypic plasticity. Extant plant traits are not only adapted to the present environment, they are also a legacy from their ancestors and, for that reason, phylogenetically related species often share similar attributes and consequently occupy similar niches, pattern known as phylogenetic conservatism. Recent studies show that functional traits related to the capture of this resource have diversified across different phylogenetic groups, giving them distinct abilities to occupy new light environments. The present study aimed to detect the presence of phylogenetic patterns in species distribution along a light gradient and in ecophysiological responses of eight co-occurring woody species and their respective clades in a forest understory. This was accomplished by comparing the light niche of juvenile plants in response to the existing light gradient, as well as their physiological plasticity in response to understory light variations. We hypothesized that (1) phylogenetic related species have greater similarity of adaptive strategies, and consequently of their niche, than more distantly related ones; and that (2) the niche breadth is wider and (3) traits plasticity is greater in more recent than in more basal clades. The results presented here showed that there is a greater niche similarity between closely related species than between those that are phylogenetically distant, suggesting niche conservatism. Regarding to niche amplitude, there is also a phylogenetic influence but, contrary to our expectations, the older clades showed a greater niche breadth. For plasticity of selected plant traits, results showed no phylogenetic pattern for the studied species and clades, suggesting that other factors act on the phenotypic plasticity of plants, such as ontogenetic effects and/or environmental stress.

Key-words: Angiosperms, traits, phylogenetic conservatism, Gymnosperms, plasticity.

SUMÁRIO

Lista de Figuras	2
Lista de Tabelas	4
Introdução Geral	5
Plantas com semente	5
A radiação solar em florestas	7
Nicho.....	10
Objetivos e hipóteses	13
Capítulo 1 - A place in the Sun: are light niche range and position of seed plants influenced by their phylogeny?	15
Abstract	15
Introduction	16
Methods	19
Results.....	22
Discussion.....	23
References.....	27
Tables.....	31
Figures	32
Capítulo 2 - Influência da filogenia na plasticidade fenotípica de atributos fisiológicos de espécies arbóreas em resposta ao gradiente luminoso de um sub-bosque florestal	34
Resumo	34
Introdução	35
Métodos	38
Resultados	41
Discussão	44
Referências	49
Tabelas	53
Figuras	55
Anexos	58
Considerações Finais	67
Referências Bibliográficas.....	69

Lista de Figuras

Capítulo 1.

Figure 1: Phylogenetic relationship among studied species (branch length are not considered here). From right to left, *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae); *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae); *Cinnamomum glaziovii* (Mez) Kosterm. (Lauraceae); *Mollinedia elegans* Tul. (Monimiaceae); *Rudgea parquioides* (Cham.) Mull. Arg. (Rubiaceae); *Myrsine lorentziana* Arech. (Primulaceae); *Miconia cinerascens* Miq. (Melastomataceae); and *Myrceugenia myrcioides* (Cambess.) O. Berg. (Myrtaceae). Classification based on APG III (Bremer *et. al* 2009) and Chase & Reveal (2009)30

Figure 2: Distribution of all points (individuals) sampled for canopy openness in the forest understory. The bar represents the mean value. Data are presented for each species (top) and clade (bottom), with their mean canopy openness and their related coefficient of variation (CV) in the tables on the right.....31

Capítulo 2.

Figura 1 Árvore topológica da relação filogenética das espécies em estudo (o comprimento dos ramos é arbitrário). Da esquerda para a direita, *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae), *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae); *Cinnamomum glaziovii* (Mez) Kosterm. (Lauraceae), *Mollinedia elegans* Tul. (Monimiaceae), *Rudgea parquioides* (Cham.) Mull. Arg. (Rubiaceae), *Myrsine lorentziana* Arech. (Myrsinaceae), *Miconia cinerascens* Miq. (Melastomataceae), *Myrceugenia myrcioides* (Cambess.) O. Berg (Myrtaceae). Classificação segundo APG III (Bremer *et. al* 2009) e Chase & Reveal (2009)53

Figura 2 Comparação dos valores de coeficiente de regressão dos valores dos parâmetros e a abertura do dossel entre as espécies para cada parâmetro em cada local. Barras mais escuras indicam coeficientes de regressão originados de regressões significativas ($P < 0,1$). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as espécies, testadas através de Ancova ($P < 0,1$).....54

Lista de Tabelas

Capítulo 1.

Table 1: Probability values (P) resulted from analysis of variance (ANOVA) associated to differences on canopy openness between species and between clades. Probability values of <0.05 were considered significant.....29

Capítulo 2.

Tabela 1: Médias dos parâmetros medidos para os indivíduos em ambiente de sub-bosque para cada um dos locais. Todas as médias apresentadas estão seguidas pelo desvio padrão.....51

Tabela 2: Comparação dos valores de coeficiente de regressão entre os clados mais próximos filogeneticamente para cada parâmetro em cada local. Valores em negrito indicam coeficientes de regressão originados de regressões significativas ($P < 0,1$). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as respostas das espécies testadas através de Ancova ($P < 0,1$).....52

Introdução Geral

1.1 Plantas com semente

As primeiras plantas a conquistarem o ambiente terrestre no Siluriano (408-438 milhões de anos antes do presente) depararam-se com os problemas físicos e fisiológicos impostos por este novo e hostil ambiente. Nesse primeiro momento, as plantas desenvolveram a maior parte dos tecidos presentes em plantas atuais e apresentavam alternância de gerações independentes, ficando limitadas a locais com alta disponibilidade de água (Bateman *et al.* 1998). No Devoniano, depois de superar os primeiros obstáculos, trabalharam a organização dos diferentes tecidos e arquiteturas, gerando uma ampla gama de diferentes complexidades morfológicas e de tamanho de plantas e, estimuladas pela competição pela luz, adaptaram-se para explorar a terceira dimensão de modo mais efetivo (Bateman *et al.* 1998, Kernrick & Crane 1997).

A história das plantas com semente, ou Spermatophyta, data do Devoniano (360-408 m.a.a.p.), período de clima quente e mares rasos. Enquanto a primeira grande radiação que permitiu a conquista do ambiente terrestre pelas primeiras plantas no Siluriano-Devoniano pode ser análoga à explosão de diversidade do Cambriano (505-570 m.a.a.p.) para a fauna marinha, a revolução causada pelo surgimento da semente pode ser comparada a um “salto” de anfíbios para mamíferos quanto à independência do ambiente aquoso e proteção do embrião. A semente representou um grande passo para a sobrevivência em condições ambientais diferentes e variáveis, ao proteger o embrião, permitiu uma dispersão maior e melhor sucedida. Além disso, o advento do grão de pólen conferiu uma maior proteção ao megagametófito, eliminando a dependência da água para a fecundação. Dessa forma, com o processo da fecundação ocorrendo sobre a

planta, e não mais ao ar livre, surge a primeira chance das plantas colonizarem o interior do continente, em regiões mais secas (Henry 2005).

No final do Carbonífero (286-320 m.a.a.p.), surgem as primeiras coníferas (Pinidae), maior ordem dentro das Gimnospermas, grupo cujo nome faz referência aos rudimentos seminiais desprotegidos (em contraste às Angiospermas). As Gimnospermas estão representadas hoje em dia por aproximadamente 900 espécies em 10 famílias; destas, 620 espécies de seis famílias pertencem à subclasse Pinidae (Chase & Reveal (2009).

No Cretáceo Inferior (96-144 m.a.a.p.), surgiram as angiospermas. Inicialmente raras e localizadas, devido à grande difusão da seca que se iniciou no Jurássico (144-208 m.a.a.p.), ficaram restritas a manchas úmidas, mas, com o reposicionamento das placas tectônicas, a umidade voltou a subir, os climas úmidos se expandiram, e as angiospermas estavam prontas para dominar o mundo vegetal (Feild *et al.* 2009). Hoje em dia as angiospermas são o grupo mais diverso de plantas. Suas diferenciadas formas e estratégias permitiram que elas dominassem quase todos habitats terrestres. Entre as principais inovações que elas trouxeram, estão aquelas relacionadas a atributos reprodutivos e atributos ligados ao desempenho hídrico. No primeiro, a proteção dos óvulos pelos carpelos e o auxílio na dispersão das sementes, que deixou de ser tão dependente do vento quando passou a ser realizada por animais. Estas inovações possibilitaram uma reprodução mais rápida e eficaz. No segundo, o surgimento de vasos no xilema, que, somados aos traqueídes, já presentes nas gimnospermas, conferiram maior eficiência no transporte de água.

Ainda no Cretáceo Inferior surgiram as Magnoliídeas e as Eudicotiledôneas. As Magnoliídeas compreendem, hoje em dia, aproximadamente 9000 espécies de angiospermas mais basais, que estão incluídas nas ordens Laurales, Magnoliales,

Piperales e Canellales (Palmer *et al.* 2004); apresentam características como flores trímeras e pólen monosulcado. Entre as Magnoliídeas, são encontradas espécies de importância econômica como o abacateiro e canelas, e ainda espécies de uso ornamental e madeireiro. As Eudicotiledôneas surgiram há 125 m.a.a.p. e representam a grande diversidade das angiospermas, aproximadamente 75% das espécies. Este clado tem como característica a presença do seu exclusivo pólen tricolpado (ou derivados deste), o que aumenta as chances de germinação deste; também apresentam maior densidade de vasos do xilema e nervuras, levando a uma maior eficiência hídrica, o que permitiu que passassem a habitar locais abertos e expostos ao sol, onde a demanda fotossintética é maior (Palmer *et al.* 2004).

1.2 A radiação solar em florestas

Florestas podem ser caracterizadas como um mosaico de fases estruturais que mudam ao longo do tempo como resultado de processos dinâmicos. Ao longo do processo de sucessão em ambientes florestais e, mesmo em estágios mais maduros das florestas, as espécies lidam com grandes variações espaciais e temporais na irradiância; esse processo faz parte de um ciclo que se inicia através de perturbações, que modificam a abertura e a entrada de luz no dossel, fator considerado como o mais importante para a regeneração e crescimento de árvores nesse ambiente (Oldeman 1990) e que dita o ciclo das florestas (Whitmore 1989).

Segundo Whitmore (1989), a formação de uma clareira na floresta seria o evento mais importante para a determinação da composição florística enquanto a competição entre as espécies nas fases seguintes teria um papel secundário. A luz é um recurso limitante chave, principalmente em florestas de alta produtividade que mantêm grandes áreas foliares. Desta forma, pequenas diferenças entre a quantidade mínima de luz

requerida para a sobrevivência de espécies que co-ocorrem são centrais para a dinâmica do ecossistema e ecologia de comunidades (Valladares & Niinemets, 2008).

A divisão da floresta em clareiras e dossel fechado não é bem definida em termos de microambiente (Whitmore 1996). O ambiente de luz no sub-bosque consiste principalmente de radiação difusa em baixo nível, pontuada por breves momentos de feixes de luz do sol (Chazdon *et al.* 1996). Ainda que a radiação difusa seja predominante no dossel fechado, as variações de luz nos microambientes do sub-bosque devem-se mais às diferenças na incidência de feixes de luz do que às diferenças de luz difusa (Chazdon *et al.* 1996).

As plantas podem responder a estas variações do ambiente em diferentes escalas, através de aclimações (plasticidade fenotípica) e adaptações (resposta evolutiva). A plasticidade fenotípica possibilita a um dado genótipo responder às mudanças do meio com diferentes valores para uma característica, dentro do tempo de vida de um indivíduo, enquanto que as adaptações resultam das variações na pressão seletiva ao longo do gradiente de variação do meio e produzem diferenças hereditárias entre populações ou espécies, através do processo de evolução (Lusk *et al.* 2008).

A plasticidade fenotípica de plantas tolerantes à sombra é geralmente menor do que a das intolerantes (Feng *et al.* 2004), mas as diferenças não são as mesmas em cada nível de organização biológica (folhas, galhos, planta). A plasticidade na morfologia foliar tende a ser maior em plantas de sol, enquanto que as plantas adaptadas a ambientes intermediários ou de alta variação de luz, são mais plásticas em características relacionadas à síndrome de escape da sombra, como o estiolamento (Valladares & Niinemets 2008). Respostas plásticas de um nível influenciam respostas em níveis inferiores. Por exemplo, um determinado padrão de alongamento ou ramificação caulinar reflete a heterogeneidade de luz que é experimentada pelas folhas e

essa heterogeneidade afeta as respostas plásticas na morfologia e fisiologia da folha (Valladares & Niinemets 2008).

A partir de estudos sobre a resposta de diversas espécies a diferentes níveis de luz, é sabido que algumas características como menor área foliar, folhas mais espessas, maior conteúdo de clorofilas por área e maior razão de clorofila a/b tendem a estar associadas a plantas adaptadas (condição evolutiva) ou aclimatadas (plasticidade) a elevados níveis de luz. Já plantas adaptadas ou aclimatadas à sombra normalmente apresentam folhas com maior conteúdo de clorofila por unidade de massa e menor conteúdo de clorofila por unidade de área, além de uma menor razão entre a massa da raiz e a da parte aérea. Plantas que demandam alta quantidade de luz, quando sombreadas, são induzidas a alocar uma maior parte dos seus recursos para crescimento em altura. Assim, aumentam as chances de crescer acima do dossel e adquirir uma maior porção de radiação (Givnish 1988; Walters & Reich 1999; Duarte & Dillenburg 2000; Taiz & Zeiger 2004; Gratani *et al.* 2006; Franco & Dillenburg 2007).

De modo geral, as respostas plásticas e evolutivas de características quantitativas respondem de forma similar às variações ambientais. Este padrão de semelhança tem sido chamado de “variação a favor do gradiente” e é observado em muitas características funcionais das folhas (Lusk *et al.* 2008). Apesar de geralmente se observar este padrão de semelhança, alguns parâmetros apresentam um padrão mais complexo, como é observado na resposta da massa foliar por área (MFA) de árvores perenifólias ao gradiente de luz, onde a divergência entre as respostas plásticas e evolutivas é bem clara (Souza & Valio 2003; Feng *et al.* 2004; Lusk *et al.* 2008). Geralmente, indivíduos da mesma espécie que crescem a sombra têm menor MFA do que os que crescem em ambientes com alto nível de luz. Por outro lado, quando diferentes espécies perenifólias são comparadas em um mesmo ambiente de luz, as

tolerantes à sombra tendem a ter uma maior MFA do que as espécies que demandam luz (Lusk *et al.* 2008).

Uma vez que a incidência de luz solar se traduz em calor, as respostas das plantas ao ambiente de luz estarão fortemente relacionadas à otimização do uso da água durante a fotossíntese. O recurso radiação está muito relacionado à água em ambientes terrestres, onde a perda de água é inevitável, especialmente para plantas, que a captação de CO₂ para a fotossíntese está acoplada à perda de água por utilizarem uma via de difusão comum: o estômato. Assim, à medida que o CO₂ se difunde para dentro da folha, o vapor de água se difunde para fora. Na maioria dos habitats terrestres, pelo menos em algum momento, as plantas enfrentam uma menor disponibilidade de água e tem que lidar com a escolha entre captar CO₂ para a fotossíntese ou conservar água. Assim, os atributos relacionados a uma melhor adaptação ao ambiente de luz frequentemente estão relacionados às exigências hídricas deste. Estas incluem padrões de nervuras foliares mais densos, a presença de vasos no xilema, uma maior resposta de abertura dos estômatos à concentração de CO₂ e metabolismo CAM, ligados a uma maior eficiência no uso da água durante a captação de CO₂ na fotossíntese (Brodrribb *et al.* 2009, Feild & Arens 2007).

1.3 Nicho

As diferenças no tamanho das clareiras e na quantidade de luz que chega ao sub-bosque resultam em diferenças na composição de espécies. Como as adaptações fisiológicas e morfológicas das plantas para lidar com um extremo do gradiente são frequentemente incompatíveis com aquelas utilizadas para lidar com o outro extremo, nenhuma planta consegue ter o mesmo desempenho sob todos os níveis de variação de

luz. Consequentemente, as espécies se segregam em diferentes nichos de luz, de acordo com suas preferências e tolerâncias (Valladares & Niinemets 2008). Espécies arbóreas florestais são classificadas em dois principais grupos quanto ao seu nicho luminoso (Swaine & Whitmore 1988), plântulas que se estabelecem em clareiras pequenas e sombrias da floresta fechada são denominadas plantas tolerantes à sombra (não pioneiras), enquanto o grupo das chamadas pioneiras coloniza clareiras maiores.

O nicho é um conceito muito importante em ecologia e evolução, embora várias definições já tenham sido propostas, desde a de Grinnell (1917), que define nicho de modo similar a hábitat, um conjunto de condições sob as quais a espécie pode se reproduzir, passando pela definição de Elton (1933), que destaca a importância das interações bióticas e o papel que a espécie exerce na comunidade. Uma das definições mais utilizadas é a de Hutchinson (1957), que define nicho como um hipervolume n-dimensional, onde as dimensões são as condições e recursos necessários a um indivíduo ou espécie para o seu modo de vida. Baseada nessa última definição, o nicho é a série de condições bióticas e abióticas onde a espécie persiste. Fora do nicho não se espera que os indivíduos deixem descendentes, que as populações persistam ou que os clados permaneçam e se espalhem (Wiens *et al.* 2010).

Hutchinson (1957) ainda dividiu o nicho de duas maneiras: a primeira considera exclusivamente as potencialidades totais e a fisiologia da espécie: o nicho fundamental, que engloba os requisitos da espécie para manter a taxa de crescimento populacional positiva, desconsiderando as interações bióticas. A segunda é o nicho efetivo, que se refere à porção do nicho fundamental onde a espécie tem uma taxa de crescimento populacional positiva, mas que considera as limitações impostas pelas interações ecológicas pela presença de competidores e predadores. (Wiens & Graham 2005). O

nicho ecológico é, assim, um atributo abstrato, que envolve várias outras características da espécie (Wiens *et al.* 2010).

As plantas, de modo geral, têm requerimentos muito similares. Em um ambiente florestal, diferentes espécies coexistem em grandes densidades e competem basicamente pelos mesmos recursos: água, luz, CO₂ e nutrientes. Essa coexistência depende das interações bióticas e abióticas, como competição e filtros ambientais, às quais as espécies estão expostas.

Geralmente as espécies falham em se adaptar a condições ecológicas novas e acabam mantendo seu nicho (Wiens 2004); assim, muitos aspectos do nicho podem ser conservados por longas escalas evolutivas. Esta tendência em manter o nicho ao longo do tempo é denominada conservação filogenética de nicho (PNC, do inglês *phylogenetic niche conservatism*). As espécies filogeneticamente mais relacionadas provavelmente apresentam fenótipos mais semelhantes em parte porque, por motivos históricos, podem habitar ambientes parecidos. Isto se deve porque as espécies mais prováveis de invadir nichos desocupados são aquelas que se encontram no ambiente adjacente e que ocupam o nicho mais semelhante e, pelo outro lado, as espécies comumente falham em ocupar um novo nicho, principalmente porque estes nichos já estão ocupados por outros *taxa* que estão melhor adaptados e são melhores competidores por recursos limitantes. Assim, a distância filogenética acaba resultando também em diferenças ecológicas e de nicho.

Apesar de as similaridades e diferenças fenotípicas dos atributos das espécies serem uma resposta da interação entre essas espécies e o ambiente atual, elas têm como base a similaridade filogenética entre as espécies (Harvey *et al.* 1995, Ricklefs 1996, Webb *et al.* 2002). Dessa forma, ao deixarmos de analisar as espécies sob um olhar filogenético, estamos ignorando uma das dimensões que explicam padrões ecológicos

atuais (Ackerly & Donoghue 1995). Com árvores filogenéticas melhor resolvidas, a filogenia vem sendo adicionada a estudos como uma forma de representar o componente histórico das espécies, já que o momento em que as linhagens surgiram e diversificaram influenciam o que elas representam hoje. Em estudos recentes (Ackerly & Reich 1999, Feild *et al.* 2004, Boyce *et al.* 2009), a história de grupos filogenéticos de plantas com semente vem sendo desvendada. Ao analisarem a ecofisiologia e a filogenia de espécies atuais, além de oferecerem novos olhares sobre a forma e função das primeiras angiospermas, estes estudos também lançam novas perspectivas sobre as rotas que a evolução ecofisiológica tomou em outras linhagens (Feild & Arens 2007).

Um exemplo é o estudo de densidade de nervura de folhas de diferentes grupos de plantas (Brodribb & Feild 2010). Este trabalho analisa como, através da maior capacidade fotossintética proporcionada pela maior densidade de nervuras, as angiospermas se sobrepuseram sobre seus competidores. Neste sentido, ele mostra que os valores para os grupos das não-angiospermas e das angiospermas mais basais mantiveram-se praticamente inalterados nos últimos 400Ma, apresentando valores baixos. Já para o restante do grupo, a densidade de venação aumentou em sincronia com a sua irradiação. Uma maior capacidade fotossintética proporciona um maior ganho de carbono para o crescimento, reprodução e outras funções. Os resultados do estudo sugerem que a inovação evolutiva das folhas de angiospermas abriu uma variedade de capacidades fotossintéticas que tem sido inacessível para outros clados de plantas.

1.4 Objetivos e Hipóteses

Este trabalho teve como objetivo detectar a presença de padrões filogenéticos no nicho e nas respostas ecofisiológicas de oito espécies lenhosas co-ocorrentes e de seus

respectivos clados em um sub-bosque florestal, a partir da comparação do nicho de luz e do desempenho de plantas juvenis em resposta ao gradiente luminoso existente.

Nossas hipóteses são de que :

1) Devido à tendência de conservação de nicho, espécies filogeneticamente próximas terão maior semelhança de estratégia adaptativa do que espécies filogeneticamente distantes.

2) A amplitude de nicho aumenta em clados mais derivados e, portanto, será maior em Angiospermas do que em Pinidae e maior em Eudicotiledôneas (Rosídeas e Asterídeas) do que em Magnolídeas.

3) A plasticidade de atributos em resposta à luz é maior para as espécies e clados mais derivados; portanto, será maior em Angiospermas do que em Pinidae, maior em Eudicotiledôneas (Rosídeas e Asterídeas) do que em Magnolídeas e maior em Asterídeas do que em Rosídeas.

Capítulo 1¹ A place in the sun: are light niche range and position of seed plants influenced by their phylogeny?

Fagundes, P. B.^{1*}, Duarte, L. D. S.² & Dillenburg, L. R.³

¹Programa de Pós Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil ²Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil, ³Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil

ABSTRACT

In forest environments, light is the resource that most often limits the growth, survival and reproduction of plants. Thus, the variation in light availability, regarded as one of the most important resources for woody plants in the understory, results in differences in species composition, which segregate in different light niches according to their preferences and tolerances. Species generally fail to adapt to new ecological conditions and end up maintaining their niche. Therefore, many aspects of the niche can be preserved over long evolutionary scales. Recent studies show that functional attributes related to the capture of this resource have diversified across different phylogenetic groups, giving them distinct abilities to occupy new light environments. However, little is known about how this affects their realized ecological niche range and position in a phylogenetic context. The present study aimed to detect the presence of phylogenetic patterns in the distribution of eight co-occurring woody species and their respective clades in a forest understory, by comparing the light niche of juvenile plants in response to the existing light gradient. We hypothesized that (1) phylogenetic related species have greater similarity in their strategies, and consequently in their niche, than more

¹ Este artigo será submetido ao periódico *Austral Ecology* e está formatado conforme as normas da revista.

distantly related ones; and that (2) the niche breadth is wider in more recent than in more basal clades. The results presented here showed that there is a greater niche similarity between closely related species than between those which are phylogenetically distant, suggesting niche conservatism. Regarding niche amplitude, there is also a phylogenetic influence but, contrary to our expectations, older clades showed a greater niche breadth than younger ones.

Key words: Angiosperms, evolution, Gymnosperms, phylogenetic conservatism.

INTRODUCTION

Niche is a very important concept in ecology and evolution. Several definitions have been proposed, until reaching the most modern and used definition of Hutchinson (1957), which defines it as the n-dimensional hypervolume, where the dimensions are the conditions and resources necessary for an individual or species to live. In that way, niche is the set of biotic and abiotic conditions where the species persists. Outside the niche, individuals are not expected to leave descendants, neither populations to persist, nor clades to remain and spread (Wiens *et al.* 2010).

Hutchinson (1957) has also divided niche in two ways: the first is the fundamental niche, which considers the total physiological potential of the species, and includes the species requirements to maintain positive population growth rate, disregarding biotic interactions. The second is the realized niche, which regards to the portion of the fundamental niche where the species has a positive population growth rate, but considers the limitations imposed by ecological interactions, such as the presence of competitors and predators (Wiens & Graham 2005). The ecological niche is thus an abstract trait, which involves several other species characteristics (Wiens *et al.* 2010).

During the process of forest succession and even in mature forests, species deal with significant spatial and temporal variations in irradiance as a result of dynamic processes that modify the canopy openness and light penetration in the understory, regarded as the most important factor for the regeneration and growth of trees in this environment (Oldeman 1990). Differences in gap size and in the amount of light that reaches the understory result in differences in species composition. Since the morphological and physiological adaptations of plants to cope with one extreme of the gradient are often incompatible with those used to deal with the other, no plant can have an optimal performance under all levels of the light gradient. Consequently, species segregate themselves according to their preferences and tolerances, which drives the position and breadth of occurrence of species along environmental gradients (Valladares & Niinemets 2008). Regarding their light niches, forest woody species are classified into two main groups (Swaine & Whitmore 1988): climax, non-pioneer species, with seedlings that get established in the shaded understory or under small gaps; and pioneer species, which colonize larger gaps.

Species generally fail to adapt to new ecological conditions and end up maintaining their niche (Wiens 2004). Therefore, many aspects of the niche can be preserved over long evolutionary scales (Webb 2002). This species tendency to maintain their niche throughout time is called Phylogenetic Niche Conservatism (PNC) (Harvey & Pagel 1991). The retention of traits over time among phylogenetically related species results in similar phenotypes and, consequently, on similar ecology among them. For these historical reasons, these species are more likely to occupy similar niches in adjacent environments. Although related species can share some traits that limit the extent of range expansion, they may differ phenotypically in other aspects,

and such differentiation can be enough to sort them out at different positions along an ecological gradient.

Although the phenotypic similarities and differences of species traits are a response to the interaction between these species and the current environment, their basis are on the phylogenetic similarity between species. Events occurred when the lineages emerged and diversified reflect on what they represent today (Harvey *et al.* 1995, Ricklefs 1996, Webb *et al.* 2002). Thus, when a species ecological behavior is not viewed from a phylogenetic perspective, one of the dimensions that explain current ecological patterns is ignored (Ackerly and Donoghue 1995). Better resolved phylogenetic trees allowed ecological studies to add phylogeny as a form of representing the species historic component. In recent studies (Ackerly & Reich 1999, Feild *et al.* 2004, Boyce *et al.* 2009), the history of phylogenetic groups of seed plants has been disentangled. Analyzing the ecophysiology and phylogeny of extant species introduced new perspectives on the form and function of the earliest angiosperms and also shed new light on the routes that ecophysiological evolution took in other lineages (Feild & Arens 2007).

Brodribb & Feild (2010) study on the venation density in leaves from different plant groups revealed that the lower venation densities of non-angiosperms and basal angiosperms remained almost unchanged over the past 400 Ma, while for the other angiosperms venation density increased in synchrony with their radiation, and resulted in increased photosynthetic capacity. This provided them with a high carbon gain for growth, reproduction, and other functions, which, combined with others innovations of angiosperm leaves, like stomatal mechanisms for detecting and responding to high levels of CO₂ (Brodribb *et al.* 2009), opened a variety of photosynthetic capacities that has been unreachable for other clades of plants made superior competitors.

Up to this date, there are few studies (Prinzing *et al.* 2001, Martin & Husband 2009) that have considered the species realized ecological niche range and position in a phylogenetic context. The present study aimed to detect the presence of phylogenetic patterns in the distribution of eight co-occurring woody species and their respective clades in a forest understory, by comparing the light niche of juvenile plants in response to the current light gradient. We hypothesized that (1) due to a tendency of niche conservatism, phylogenetic related species have greater similarity in their strategies than more distantly related ones; and that (2) the light niche breadth is wider in more recent than in more basal clades and, therefore, is greater in Angiosperms than in Pinidae (conifers) and greater in Eudicots (Rosids and Asterids) than in Magnoliids.

METHODS

Study sites

Fieldwork was conducted in areas of Araucaria Forest at the National Forest (FLONA) of São Francisco de Paula (29°24'S and 50°22'W) and at the Research and Nature Conservation Centre PRO-MATA (29°28'S and 50°10'W). These two areas are approximately 20 km apart and are both located in São Francisco de Paula, in the northeast of Rio Grande do Sul, in the southern Brazilian highlands, home of the subtropical humid forest.

The subtropical humid forest of the southern Brazilian highlands is characterized by the occurrence of the conifer tree *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, whose remarkable presence in the vegetation physiognomy, due to its abundance and shape, gave name to the formation: Araucaria forest. These forests often form mosaics with native grasslands (Lindman 1906). Although it is common to find the species in small

patches of woody plants in the grassland matrix, our study was conducted in large forest areas only.

The local climate is temperate, warm, with uniformly distributed precipitation throughout the year and mild summer temperatures (Köppen 1948). This latter feature, in this case, is due to the altitude factor, that ranges from 800 to 950 m in PRO- MATA and 630 to 930 m in FLONA. The first area is close to the plateau escarpment and directly receives humid masses originating from the ocean, which leads to intense fog events during most of the year. The monthly average temperature is 14.4 ° C and annual rainfall of 2162 mm (BRAZIL 1992). The soil in both sites is predominantly Haplumbrept, which is characterized by average amounts of organic matter, acidic pH and high levels of aluminum (Streck *et al.* 2002).

Study species

The selected species (Fig. 1) are typical woody plants of the Araucaria forest, and belong to four different clades of seed plants. Within each clade, pairs of species were selected such that each species within a pair differed from the other on its observed plasticity in response to light in order to encompass a large heterogeneity of light environments within the clades.

Araucaria angustifolia and *Cinnamomum glaziovii* are characteristic of the climax forest, while *Podocarpus lambertii* and *Myrsine lorentziana* are typical of secondary, successional forests (Longhi *et al.* 2006). Although all eight studied species can be found at sites where the forest is at advanced stages, some are more restricted to these environments, while others have broader niches: *Miconia cinerascens* and *Rudgea parquioides* can inhabit smaller forest patches, while *A. angustifolia* and *M. lorentziana* can be found in very open and sunny environments (Longhi *et al.* 2006, Duarte *et al.* 2007).

Sampling design

The study was conducted with juvenile plants, with heights ranging between 50 and 150 cm, selected in different locations of the forest understory, so as to cover the local range of canopy openness variation. Starting from an arbitrarily defined initial point, we walked towards one predetermined cardinal point (N, NE, E, SE, S, SW, W or NW) during 30 to 50 minutes. Plants found along the way were sampled, allowing a minimal distance of 5 m between individuals of the same species. This sampling procedure was repeated until we marked 30 individuals of each species. In addition to these, we also selected 96 random points of the understory in each of the two study sites. The selection of random points aimed to characterize the canopy openness of the forest as a whole.

The light environment in each sample point was estimated using hemispherical canopy photographs taken above each point (individuals and random points), approximately 1.3 m above from the ground, positioned in the same direction, during spring 2011. Photographs were analyzed, and the percentage of canopy openness on each of the selected points was obtained using the program GLA 2.0 (Frazer *et al.* 1999).

Statistical analysis

To test the hypothesis that the phylogenetically related species have greater niche similarity and that the most derived clades have a wider range of light niche, we compared the canopy openness above the species and clades using a one-way blocked ANOVA using Multiv - version 2.7 (Pillar 2007). Previously, the data were standardized with values of the random points, subtracting the mean value of the random points at each site from the value of each plant and dividing over the standard deviation of the first. We used the coefficient of variation (CV) in order to estimate the

niche breadth of species and clades. We obtained CVs dividing the standard deviation by the arithmetic mean.

RESULTS

There were differences in the mean canopy openness between the two areas; FLONA shows a higher mean (12.46%) than PRO MATA (9.78%). However, the coefficient of variation is higher for PRO MATA (36%) than for FLONA (20%).

When comparing all species (results not shown), only the two conifers (Pinidae) showed light niches which were clearly distinct (a more open environment) compared to all other species, except for *M. cinerascens*, which was found under a canopy openness, which was similar to both conifers and to the other angiosperms. Canopy openness above seedlings was similar when comparing species within the same clade, except for Rosids, for which the mean canopy openness above the juveniles of *M. cinerascens* was greater than that above *M. myrcioides* (Table 1; Figure 1). Comparisons between clades showed significant differences between Magnoliids and Eudicots and between Pinidae and Angiosperms, but not between Asterids and Rosids (Table 1).

Canopy openness above individuals in the understory varied between 6.50% and 32.24% (Fig. 2). *P. lambertii* showed the highest mean of all species, followed by *A. angustifolia*. They both had the widest coefficient of variations (CV). Among angiosperms, most presented similar mean values, and *C. glaziovii* had the lowest (10.37%), and *M. cinerascens* the highest (11.39%) mean canopy openness.

When analyzing clades, Pinidae showed the highest canopy openness (12.39%). Among angiosperms, Rosids exhibited the greatest openness and Magnoliids the lowest. The greatest coefficient of variation was measured for Pinidae, followed by Magnoliids.

DISCUSSION

By considering the phylogeny of the species, we added a new perspective on plants niche position and breadth, demonstrating, as in previous studies (Pearman *et al.* 2001, Martin & Husband 2009), that there is a phylogenetic influence on their niche. Sister clades share a great part of their history. This means that they have been under the influence of similar physical and biological filters for a longer period than more distant ones. This common history is likely to influence in further niche selection since these clades are more similar in their morphology, physiology and, as shown here, in their ecology. Past and present phenotypes of a lineage are likely to have occupied similar environments because, when new ecological niches were available, those species inhabiting the most similar existing environments were the ones best adapted to invade the new ones (Harvey & Pagel 1991). The results presented here showed that there is a greater niche similarity between closely related species than between those phylogenetically distant. Still, some exceptions were observed, and our first hypothesis is then at least partially accepted. Regarding niche amplitude, there is also a phylogenetic influence but, contrary to our expectations, the older clades showed a greater niche breadth.

Although niche conservatism seems to be the tendency for most species, it does not mean that it will always happen, as we have seen for *M. cinerascens*, which diverged towards a more open habitat than the others angiosperms. Some authors claim that there is little basis for evaluating the assumption that niche change is slow or absent (Losos 2008, Pearmann 2008). Niches can expand, contract or shift (Pearmann 2008). Studies do report that niche changes can occur in many species and habitats (Maron *et al.* 2004; Fitzpatrick *et al.* 2007), and these findings may help advance our understanding of niche dynamics and to identify under which ecological conditions we

could expect niche stasis or niche shifts (Pearman 2008). Clades that have an ample genetic variation, like angiosperms, are more likely to change niches, in contrast to conifers, which have many lineages that have already gone extinct (Pearman *et al.* 2008).

Prinzing (2001) have found niche conservatism in different taxonomical scales of plants distributed in different environmental gradients, including light in central Europe. The author points to the importance of evaluating taxonomical scale, since niche conservatism is influenced by environmental conditions during earlier geological epochs, and most taxa, at different taxonomic levels, have evolved during different geological epochs. Niche differentiation between Pinidae and Angiosperms was quite evident in our study, regardless of the approach we used (clade and species comparisons). In contrast, niche differentiation between Magnoliids and Eudicots was clearly distinct only when comparing clades, but not when individually comparing the species. When comparing more recent clades, such as Asterids vs. Rosids or species within these two clades, light niches did not differ, with the exception of the pair of species of Rosids. This differentiation in the more basal clades, involving species which are phylogenetically distant, and the lack of differentiation between the more recent clades and between closely related species suggest phylogenetic niche conservatism.

Contrary to our expectations, the niche breadth of older clades was wider than that of more recent clades. This was valid when comparing Gymnosperms and Angiosperms, as well as Magnoliids and Eudicots. A narrower niche in more recent clades can be explained by their greater diversification and specialization. In a recent study with mammals, Price *et al.* (2012) reported that specialists are more likely to further specialize and subdivide their niches, evolving greater diversity than generalists. Since specialists have more limited niches, their susceptibility, when facing an

environmental hazard, is greater. Under these conditions, their populations are more likely to fragment (Benton 2009, Price 2012), what opens new opportunities for further specialization. Plants might be reproducing this pattern. Eudicots contain most of the morphological and physiological diversity of flowering plants (Soltis *et al.* 2004), suggesting that they are more specialized than Magnoliids. When compared to Gymnosperms, the flowering plants also exhibit a greater degree of specialization through their variety of life forms (which ranges from small herbs, parasitic plants, shrubs, vines, lianas, to giant trees), size, longevity, reproductive morphology, and metabolic pathways and products (Soltis 2005).

The greater niche breadth of the conifers resulted in their occupation of the more open habitats in the forest understory, in addition to the less open ones. The niche differentiation between Gymnosperms and Angiosperms deserves a closer look, since there is a gap of nearly 200 Ma of evolution between them. Conifers are widely known as the group that once dominated the world, until they have been outgunned by Angiosperms, and that are now restricted to high latitudes and elevations or to nutrient-poor soils (Bond 1989).

The widely spread idea that conifers have a really restricted range of habitats probably resulted from the knowledge accumulated on the widely studied conifers from the northern hemisphere. This misconception has been demystified with the growing interest in studies of conifers from the southern hemisphere (Coomes & Belingham 2011, Biffin *et al.* 2012, Brodribb 2012), where a mild climate predominates.

Extant conifers are a very successful group, able to occur in a wide variety of habitats (Brodribb 2012). An important exception are the high productivity environments of lowland equatorial rain forests, where competition for light requires large and highly photosynthetic leaves with low leaf mass per unit area (Brodribb and

Hill 1997), features that are characteristic of flowering plants. Those studies (Biffin *et al.* 2012, Brodribb 2012) show that, despite the great loss in diversity that conifers suffered when angiosperms emerged, they were also able to take new ways through their different lineages. Most of these have preserved attributes which allowed them to cope with different types of environmental stresses and, by consequence, to survive in different environments.

Some lineages of conifers have even become great colonizers in disturbed areas (Brodribb 2012). Among those lineages, are the typical conifer families from the Southern Hemisphere, Podocarpaceae and Araucariaceae. Members of these two families display different strategies when compared to their counterparts of the Northern Hemisphere. Instead of being adapted mainly to cold and drought, selective pressure during the course of evolution seems to have been light competition with angiosperm trees, which emerged during the Cretaceous. The xylem of these Conifers appears to be very fortified, possessing narrow tracheids and low hydraulic efficiencies despite growing in mesic habitats, where prolonged drought and frost are uncommon (Brodribb 2012). Also, their leaves often resemble those of angiosperms in both size and shape, suggesting that selection over those plants acted on leaf rather than on xylem traits (Hill and Brodribb 1999).

It seems that the ability of *A. angustifolia* and *P. lambertii* in being highly successful in the Araucaria forest is the sum of different factors associated to their present-day niches. These include their ability to persist and successfully compete with angiosperms under conditions of low winter temperatures and limited soil fertility and to efficiently colonize early successional environments.

The difference of light niche between groups that differed for longer time, as Pinidae and Angiosperms, is clearly observed. While as approaching to the terminal

branches of the tree, these differences are not found, demonstrating similar niches between closer species. Although angiosperms present a wide variety of adaptations to different environments, such diversification, in the Araucaria Forest environment did not reflect in a greater variety of light niche.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Centro de Pesquisa Pró- Mata -PUCRS and ICMBIO – FLONA for allowing us to conduct the field study at their facilities. This study was supported by CAPES.

REFERENCES

- Ackerly, D.D., Donoghue, M.J. (1995) Phylogeny and ecology reconsidered. *Journal of Ecology* **83**,730-733.
- Ackerly, D.D., Reich P.B. (1999) Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* **86**, 1272-1281.
- Benton, M. J. (2009) The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* **323**, 728-732.
- Biffin, E., Brodribb, T. J., Hill, R. S., Thomas, P., & Lowe, A. J. (2012) Leaf evolution in Southern Hemisphere conifers tracks the angiosperm ecological radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 341-348.
- Bond, W. J. (1989) The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. *Biological Journal of the Linnean Society* **36**, 227-249.
- Boyce, C.K., Brodribb, T.J., Field, T.S., Zwieniecki, M.A. (2009) Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B*. **276**, 1771-1776.
- BRASIL (1992) Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Secretaria Nacional de Irrigação. Departamento Nacional de Meteorologia. Divisão de Meteorologia Aplicada. *Normais Climatológicas (1961-1990)*. 84 pp. SPI/EMBRAPA, Brasília.
- Bremer, B., Bremer, K., Chase, M., Fay, M., Reveal, J., Soltis, D. & Stevens, P. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**, 105-121

- Brodribb, T.J. & Feild, T. S. (2010) Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters* **13**, 175–183.
- Brodribb, T., & Hill, R. S. (1999) The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. *New Phytologist* **143**, 365-372.
- Brodribb, T. J., Pittermann, J., & Coomes, D. A. (2012) Elegance versus speed: examining the competition between conifer and angiosperm trees. *International Journal of Plant Science* **173**, 673-694.
- Brodribb, T. J., McAdam, S. A., Jordan, G. J., & Feild, T. S. (2009) Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist* **183**, 839-847.
- Chase, M. W., & Reveal, J. L. (2009). A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**, 122-127.
- Coomes, D. A., & Bellingham, P. J. (2011) Temperate and tropical podocarps: How Ecologically Alike Are They?. *Smithsonian Contributions to Botany* **95**, 119-140.
- Duarte, L. D. S., Machado, R. E., Hartz, S. M., & Pillar, V. D. (2006) What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* **17**, 799-808.
- Feild, T.S., Arens, N.C. (2007) The ecophysiology of early angiosperms. *Plant, Cell and Environment* **30**, 291–309.
- Fitzpatrick, M. C., Weltzin, J. F., Sanders, N. J., & Dunn, R. R. (2007) The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range?. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 24-33.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA) 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photograph.*, Millbrook: Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem Studies, Burnaby.
- Harvey P.H. & Pagel M.D. (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. 239 pp. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Harvey,P.H., Read, A.F. & Nee, S. (1995) Further remarks on the role of phylogeny in comparative ecology. *Journal of Ecology* **83**, 733-734.
- Hill, R. S. & Brodribb, T. J. (1999) Southern conifers in time and space. *Australian Journal of Botany* **47**, 639–696.
- Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, vol. 22, pp. 415-427. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor.

- Köppen, W. (1948) *Climatología: con un estudio de los climas de la tierra*. 479pp. Fondo de Cultura Económica, Mexico.
- Lindman, C.A.M. 1906. *A vegetação no Rio Grande do Sul*. Universal, Porto Alegre.
- Longhi, S. J., Brena, D. A., Gomes, J. F., da Silva Narvaes, I., Berger, G., & Soligo, A. J. (2006). Classificação e caracterização de estágios sucessionais em remanescentes de Floresta Ombrófila Mista na Flona de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciência Florestal* **16**, 113-125.
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* **11**, 995-1003.
- Maron, J. L., Vilà, M., Bommarco, R., Elmendorf, S., & Beardsley, P. (2004). Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* **74**, 261-280.
- Martin, S. L., & Husband, B. C. (2009). Influence of phylogeny and ploidy on species ranges of North American angiosperms. *Journal of Ecology* **97**, 913-922.
- Oldeman, R.A.A. (1990) *Forest elements of silvology*. 624 p, Springer-Verlag, Berlin.
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C. F. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 149-158.
- Pillar, V.D. (2007) MULTIV: Software para análise multivariada, testes de hipóteses e auto-reamostragens. Porto Alegre, Departamento de Ecologia, UFRGS (versions for Machintosh and Windows available at: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>).
- Price, S. A., Hopkins, S. S., Smith, K. K., & Roth, V. L. (2012) Tempo of trophic evolution and its impact on mammalian diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 7008-7012.
- Prinzing, A. (2001). The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B* **268**, 2383-2389.
- Ricklefs, R.S. (1996) Phylogeny and ecology. *Tree* **6**, 229-230.
- Soltis, P., Soltis D. & Edwards, C. (2005) Angiosperms. Flowering plants Version 03 June 2005. <http://tolweb.org/Angiosperms/20646/2005.06.03> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Soltis, P. S., Soltis, D. E., Chase, M. W., Endress, P. K., & Crane, P. R. (2004) The diversification of flowering plants. *Assembling the tree of life*, pp 154-167.
- Streck, E.V., Kampf, N. Dalmolin, R.S.D., Klamt, E. (2002) *Solos do Rio Grande do Sul*. 107p. EMATER/RS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

- Swaine, M. D. & Whitmore, T. C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**, 81-86.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**, 237-257.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- Wiens, J. J. (2004) Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* **58**, 193-197.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **36**, 519-539.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V. & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* **13**, 1310-1324.

TABLES

Table 1. Probability values (P) resulted from analysis of variance (ANOVA) associated to differences on canopy openness between species and between clades. Probability values of <0.05 were considered significant and are presented in bold face.

Species and clades	P
<i>P. lambertii</i> x <i>A. angustifolia</i> (Pinidae)	0,126
<i>C. glaziovii</i> x <i>M. elegans</i> (Magnoliids)	0,909
<i>M. lorentziana</i> x <i>R. parquioides</i> (Asterids)	0,654
<i>M. cinerascens</i> x <i>M. myrcioides</i> (Rosids)	0,008
Asterids x Rosids(Eudicots)	0,525
Magnoliids x Eudicots (Angiosperms)	0,025
Pinidae x Angiosperms	0,001

FIGURES

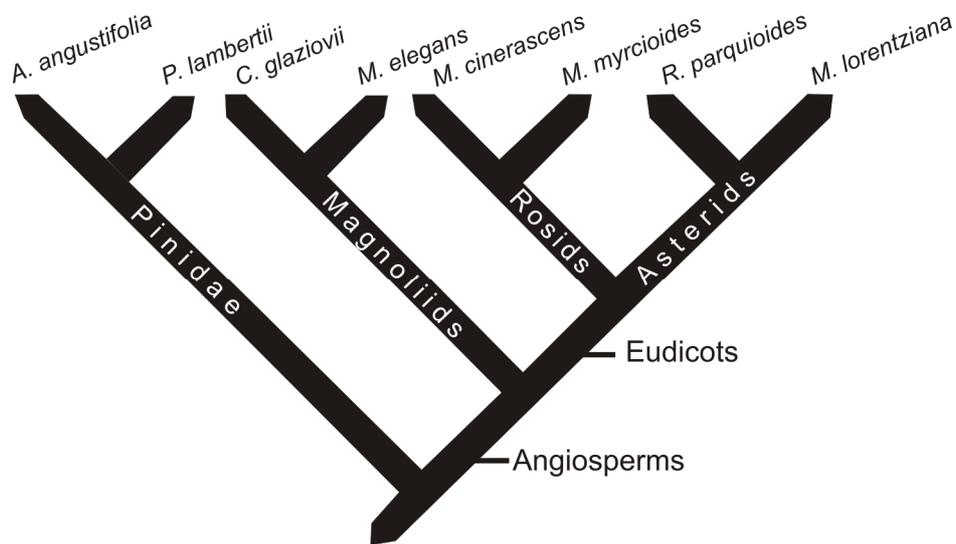


Figure 1. Phylogenetic relationship among studied species (branch lengths are not considered here). From right to left, *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae); *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae); *Cinnamomum glaziovii* (Mez) Kosterm. (Lauraceae); *Mollinedia elegans* Tul. (Monimiaceae); *Miconia cinerascens* Miq. (Melastomataceae); and *Myrceugenia myrcioides* (Cambess.) O. Berg (Myrtaceae); *Rudgea parquioides* (Cham.) Mull. Arg. (Rubiaceae); *Myrsine lorentziana* Arech. (Primulaceae). Classification based on APG III (Bremer *et al.* 2009) and Chase & Reveal. (2009).

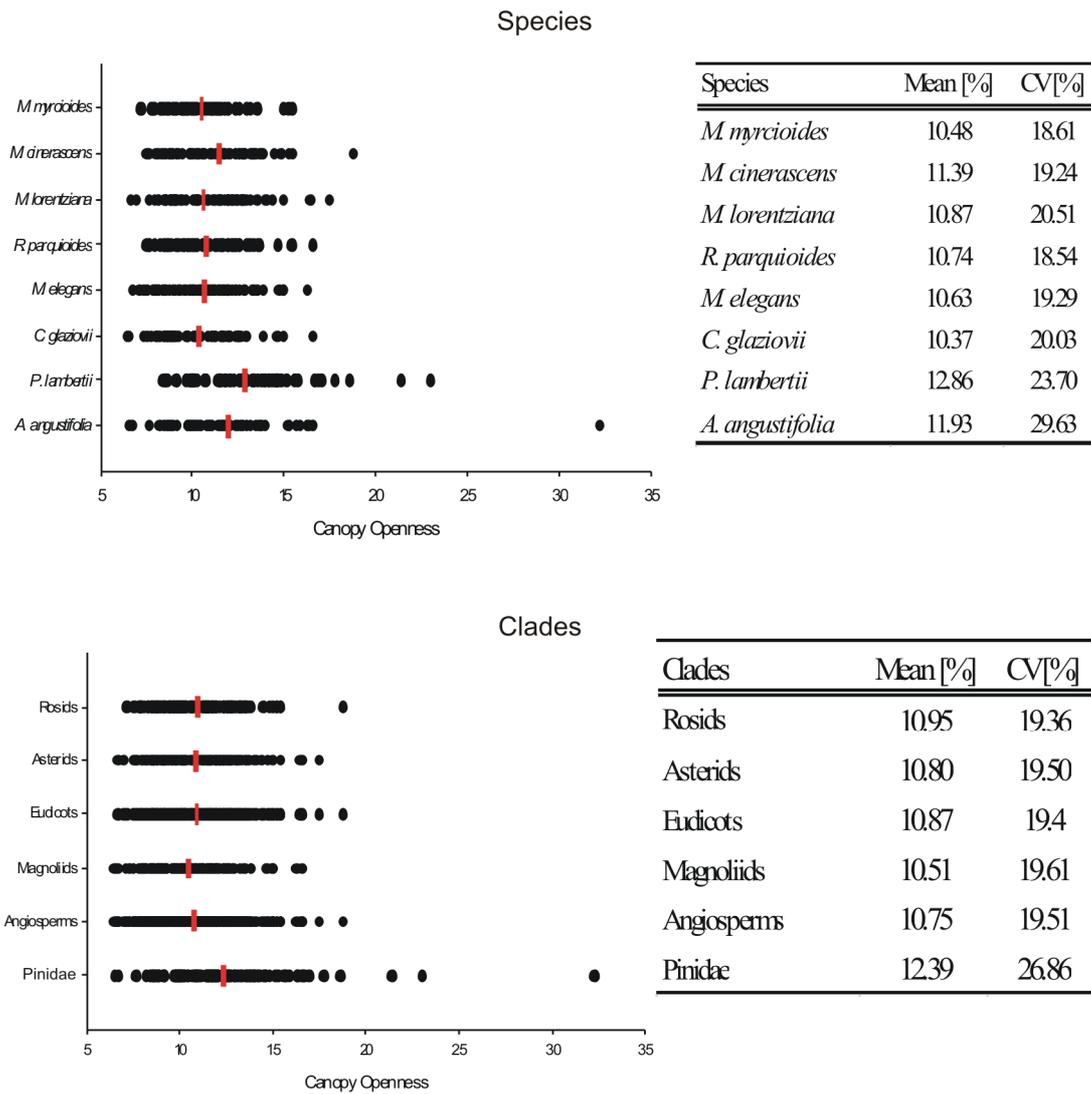


Figure 2. Distribution of all points (individuals) sampled for canopy openness in the forest understory. The bar represents the mean value. Data are presented for each species (top) and clade (bottom), with their mean canopy openness and their related coefficient of variation (CV) in the tables on the right.

Capítulo 2 Influência da filogenia na plasticidade fenotípica de atributos fisiológicos de espécies arbóreas em resposta ao gradiente luminoso de um sub-bosque florestal

Fagundes, P. B.^{1*}, Duarte, L. D. S.¹ & Dillenburg, L. R.²

¹Departamento de Ecologia Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil, ²Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil

RESUMO

As interações entre as espécies baseiam-se nas similaridades e diferenças fenotípicas de seus atributos, o que é evidenciado ao associarmos o significado funcional destes com a importância adaptativa a diferentes condições ambientais. Os atributos das espécies atuais, além de serem adaptados ao ambiente onde vivem, são um legado de seus ancestrais, motivo pelo qual espécies mais próximas filogeneticamente frequentemente compartilham atributos semelhantes, padrão conhecido como conservação filogenética. No ambiente florestal a luz é um recurso de grande importância. As diferenças na quantidade de luz que chega ao sub-bosque resultam em diferenças na composição de espécies, já que as adaptações fisiológicas e morfológicas das plantas para lidar com os baixos níveis de luz são frequentemente incompatíveis com aquelas utilizadas para lidar com o outro extremo do gradiente. Estudos recentes mostram que atributos funcionais relacionados à captação de luz teriam se diversificado através de diferentes grupos filogenéticos, conferindo a estes capacidades distintas para a conquista de novos ambientes de luz. Nosso trabalho teve como objetivo detectar a presença de padrões filogenéticos nas respostas ecofisiológicas de oito espécies lenhosas co-ocorrentes e de seus respectivos clados em um sub-bosque florestal, a partir da comparação do

desempenho de plantas juvenis em resposta ao gradiente luminoso existente. Assim nossa hipótese é de que a plasticidade de atributos em resposta à luz é maior para as espécies e clados mais derivados; portanto, maior em Angiospermas do que em Pinidae, maior em Eudicotiledôneas (Rosídeas e Asterídeas) do que em Magnoliídeas e maior em Asterídeas do que em Rosídeas. Os resultados aqui apresentados mostram que não há padrões filogenéticos na plasticidade das respostas de espécies e clados estudados, sugerindo o efeito de outros fatores sobre a plasticidade das plantas, como efeitos ontogenéticos ou estresse ambiental.

Palavras-chave: Angiospermas, conservação filogenética, Gimnospermas.

INTRODUÇÃO

As interações entre as espécies baseiam-se nas similaridades e diferenças fenotípicas de seus atributos, o que é evidenciado ao associarmos o significado funcional destes com a importância adaptativa a diferentes condições ambientais. A variação fenotípica dos atributos, além de ser resultado da adaptação convergente das espécies aos seus habitats atuais, tem como base a similaridade filogenética entre as espécies (Harvey *et al.* 1995, Ricklefs 1996, Webb *et al.* 2002). Por ser, em parte, um legado de seus ancestrais, espécies mais próximas filogeneticamente com frequência compartilham atributos, padrão conhecido como conservação filogenética (Prinzing 2001, Ackerly 2004).

Entre os principais processos envolvidos para que os fenótipos atuais reflitam a história evolutiva, está a tendência das espécies em manter o seu nicho ao longo do tempo, o que Harvey & Pagel (1991) explicaram com o conceito de ‘Conservação Filogenética de Nicho’. A conservação filogenética de nicho tem como princípio que fenótipos do passado e do presente de uma mesma linhagem tendem a ocupar ambientes parecidos. Assim, as espécies mais relacionadas entre si provavelmente são

fenotipicamente semelhantes, em parte porque, por motivos históricos, podem habitar ambientes semelhantes.

No ambiente florestal, caracterizado como um mosaico de fases estruturais, devido às constantes mudanças que sofre ao longo do tempo e espaço, decorrentes da variação da abertura do dossel (Whitmore 1989), são gerados gradientes como o de umidade, temperatura e luz. Neste ambiente, a disponibilidade de luz é o recurso que com mais frequência limita o crescimento, a sobrevivência e a reprodução em plantas (Chazdon *et al.* 1996). Assim, diferenças na quantidade de luz que chega ao sub-bosque resultam em diferenças na composição de espécies (Valladares & Niinemets 2008). As adaptações fisiológicas e morfológicas das plantas para lidar com os baixos níveis de luz são frequentemente incompatíveis com aquelas utilizadas para lidar com o outro extremo do gradiente; conseqüentemente, as espécies se segregam de acordo com suas preferências e tolerâncias, conferidas através de suas adaptações e plasticidade fenotípica (Valladares & Niinemets 2008). A plasticidade fenotípica possibilita a um dado genótipo responder às mudanças do meio com diferentes valores para um atributo, dentro do tempo de vida de um indivíduo, enquanto que as adaptações resultam das variações na pressão seletiva sobre o gradiente de variação do meio e que produz diferenças hereditárias entre populações ou espécies, através do processo de evolução (Lusk *et al.* 2008). Em estudos realizados com diversas espécies sob diferentes níveis do gradiente luminoso, respostas como menor área foliar, maior massa foliar por área e maior conteúdo de clorofila por área tendem a estar associadas a plantas adaptadas ou aclimatadas a elevados níveis de luz, enquanto que características como folhas com maior conteúdo de clorofila por unidade de massa, menor razão de clorofila a/b e uma menor razão entre a massa da raiz e a da parte aérea são comuns em plantas adaptadas

ou aclimatadas à sombra (Givnish 1988, Chazdon *et al.* 1996, Valladares & Niinemets 2008).

Em estudos recentes que analisam a ecofisiologia e a filogenia de espécies atuais (Ackerly & Reich 1999, Feild *et al.* 2004, Boyce *et al.* 2009), a história de grupos filogenéticos de plantas com semente vem sendo melhor entendida, revelando novas possibilidades sobre a forma e função das primeiras angiospermas e sobre as rotas que a evolução ecofisiológica tomou em outras linhagens (Feild & Arens 2007). Um exemplo é o estudo de densidade de nervuras das folhas entre vários grupos de plantas de Brodribb & Feild (2010). O estudo mostra que grupos de não angiospermas, assim como o das angiospermas basais, mantiveram seus baixos valores de densidade de nervuras das folhas praticamente inalterados nos últimos 400Ma, enquanto que para o restante das angiospermas, a densidade de nervuras aumentou em sincronia com a irradiação do grupo. Além da inovação deste atributo, outros como a presença de vasos no xilema, uma maior resposta de abertura dos estômatos à concentração de CO₂, metabolismo CAM surgiram e/ou evoluíram através da irradiação das angiospermas e permitiram a estas uma maior eficiência no uso da água durante a captação de CO₂ na fotossíntese sob diferentes condições ambientais (Feild & Arens 2007, Boyce *et al.* 2009, Brodribb *et al.* 2009, Feild *et al.* 2011). Estas inovações teriam gerado uma variedade de respostas que são inacessíveis para outros clados de plantas até hoje e que permitiu que as angiospermas habitassem uma maior variedade de ambientes.

Este trabalho teve como objetivo detectar a presença de padrões filogenéticos nas respostas ecofisiológicas de oito espécies lenhosas co-ocorrentes e de seus respectivos clados em um sub-bosque florestal, a partir da comparação do desempenho de plantas juvenis em resposta ao gradiente luminoso existente. Nossa hipótese é de que a plasticidade de atributos em resposta à luz, ou seja, que a variação dos atributos em

relação à variação de luz, é maior para as espécies e clados mais derivados; portanto, será maior em Angiospermas do que em Pinidae, maior em Eudicotiledôneas (Rosídeas e Asterídeas) do que em Magnoliids e maior em Asterídeas do que em Rosídeas.

MÉTODOS

Locais de Estudo

O estudo foi realizado em áreas de Floresta Ombrófila Mista da Floresta Nacional (FLONA) de São Francisco de Paula (29° 24'S e 50° 22'W) e do Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza PRÓ-MATA (29°28''S e 50°10'W). Os dois locais de estudo estão localizados no município de São Francisco de Paula, no nordeste do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. A composição florística deste tipo de vegetação é caracterizada por gêneros primitivos de floras de origem austral-andina e floras de origem tropical afro-brasileira, como *Drymis*, *Araucaria* e *Podocarpus* (IBGE, 1992), com marcada relevância de elementos Pinales e Laurales (Leite & Klein 1990). A formação também recebe o nome de Floresta com Araucária, devido à presença da *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, componente arbóreo nativo que, devido, à sua abundância e grande porte, imprime a fisionomia característica da formação.

Seleção de espécies

As espécies selecionadas para o estudo (Fig. 1) são representantes típicos da Floresta Ombrófila Mista e pertencem a diferentes clados de plantas com sementes. Todas as espécies estudadas podem ser encontradas em locais onde a floresta se encontra em estágios mais avançados. Porém, enquanto algumas são mais restritas a estes ambientes, outras tem nichos mais amplos: *Miconia cinerascens* e *Rudgea parquioides* podem habitar manchas menores, enquanto *Araucaria angustifolia* e *Myrsine lorentziana*

podem ser encontradas em locais bastante expostos ao sol (Longhi *et al.* 2006, Duarte *et al.* 2006).

Delineamento amostral

O estudo foi realizado com indivíduos juvenis das espécies acima citadas, com alturas entre 50 e 150 cm, selecionados em diferentes locais do sub-bosque, de modo a abranger a maior gama de variação local de abertura do dossel. A partir de um ponto inicial definido arbitrariamente, caminhamos na direção a um determinado ponto cardinal entre 30 e 50 minutos. Plantas encontradas ao longo do caminho foram amostradas, respeitando uma distância mínima de 5 metros entre indivíduos da mesma espécie. Este procedimento de amostragem foi repetido até serem marcados 30 indivíduos de cada espécie.

Para a análise da abertura do dossel foram realizadas fotografias hemisféricas com lente olho-de-peixe a aproximadamente 1,3 m do solo, posicionadas na mesma direção, durante a primavera de 2011. Sobre cada um dos indivíduos selecionados, posteriormente analisadas através do programa GLA 2.0 (Frazer *et al.* 1999). Com o objetivo de detectar as maiores variações dentro de cada espécie e grupo, foram selecionados 12 indivíduos dentre os 30 de cada espécie, sendo que metade destes encontrava-se no extremo de menor e a outra metade no de maior abertura do dossel, totalizando 96 indivíduos por local.

Avaliações ecofisiológicas

Todos os indivíduos selecionados foram marcados e posteriormente avaliados quanto às seguintes características:

Grau de estiolamento caulinar - estimado a partir da razão entre o comprimento e o diâmetro do eixo caulinar principal a 3 cm do solo, medidas estas realizadas com o auxílio de paquímetro (diâmetro) e fita métrica (comprimento). Espécies pioneiras, quando em baixas condições de luz, priorizam o crescimento vertical; assim, espera-se uma relação negativa do grau de estiolamento caulinar com o aumento da abertura do dossel (Horn 1971, Taiz & Zeiger 2004).

Massa foliar por área – medida a partir de no mínimo duas folhas coletadas de cada indivíduo, que tiveram suas áreas digitalizadas e medidas no programa Image J (Schneider *et al.* 2012.) e posteriormente secas em estufa e pesadas. Da razão entre a média da massa seca e a média da área destas folhas, resultou a massa foliar por área (MFA). Em espécies perenifólias a MFA tende a aumentar com a disponibilidade de luz (Lusk *et al.* 2008); assim, espera-se uma relação positiva deste parâmetro com o aumento da abertura do dossel.

Clorofilas a, b e total e razão a/b - para a obtenção do conteúdo de clorofilas, foi utilizado o método de extração com álcool etílico absoluto, conforme Knudson *et al.* (1977). Foram coletados fragmentos ou discos foliares de área conhecida de cerca de três folhas maduras de cada indivíduo para as avaliações de razão de massa e área. Os fragmentos foram acondicionados em frascos com álcool etílico absoluto até completa extração das clorofilas. As leituras de absorvância foram feitas em espectrofotômetro e os cálculos das concentrações de clorofilas *a* e *b* foram baseadas em Wintermans & De Mots (1965). Plantas tolerantes e que crescem à sombra possuem maior teor de clorofila *b*, assim, a relação clorofila *a/b* tende a aumentar com a disponibilidade de luz (Lichenthaler 1987). Já a relação clorofila/ massa tende a ser maior em plantas tolerantes e que crescem na sombra; desta forma, espera-se uma relação negativa com o aumento da abertura do dossel (Valladares & Niinemets 2008).

Análise estatística

Para a avaliação da resposta dos parâmetros fisiológicos, foram gerados modelos de regressão linear simples para a resposta de cada um dos parâmetros avaliados em relação à abertura do dossel. Os modelos foram gerados separadamente para cada local com a finalidade de melhor visualizar diferenças entre estes.

A partir destes modelos, foram obtidos os coeficientes de regressão (β) que, independente da significância dos modelos onde foram gerados, foram utilizados em nosso trabalho como índice de plasticidade dos parâmetros das espécies. A comparação de coeficiente de regressão é uma abordagem clássica e simples em estudos ecológicos (Valladares *et al.* 2006), já que representam a taxa de variação em y (parâmetro) em função da variação de x (abertura do dossel). Para determinação de diferenças deste índice entre as espécies e entre os clados de um mesmo local, os coeficientes destas foram comparados através de Ancova, utilizando as espécies e clados como co-variável. Da mesma forma foram testadas diferenças entre os dois locais. Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team 2008).

RESULTADOS

A Tabela 1 apresenta os parâmetros ecofisiológicos avaliados neste trabalho, com suas respectivas médias e desvios-padrão. Os valores para cada indivíduo estão disponíveis no Anexo 1. As maiores e menores concentrações de clorofila foram encontradas em *C. glaziovii* e *P. lambertii*, respectivamente. Por sua vez, as maiores e menores razões clorofila *a*/clorofila *b* foram medidas em *M. cinerascens* e *M. myrcioides*. Enquanto *P. lambertii* apresentou os maiores valores de MFA, os menores foram encontrados em *M. cinerascens*. Finalmente, o grau de estiolamento caulinar foi maior em *M. lorentziana* e

menor em *M. elegans*. Este último parâmetro foi o único que apresentou variações consistentes entre as duas áreas, apresentando-se sempre com maior valor no PRO-MATA do que na Flona.

Os modelos lineares gerados a partir da relação entre os parâmetros e a abertura do dossel foram, na sua maioria, não significativos (Anexo 2). O parâmetro que com maior frequência apresentou modelos lineares significativos foi a MFA, especialmente no PRO-MATA, local onde todos os parâmetros apresentaram com maior frequência modelos significativos, com exceção do estiolamento. A Figura 2 apresenta os coeficientes de regressão resultantes destes modelos para cada uma das oito espécies. É importante ressaltar que estes valores devem ser interpretados pelo seu valor em módulo, uma vez que o sinal apenas indica se a relação do parâmetro com o aumento da disponibilidade de luz é positiva ou negativa. As espécies e clados cujos coeficientes de regressão foram maiores (mais positivos ou mais negativos) apresentam maior plasticidade em seus atributos do que aqueles que apresentaram coeficientes de regressão mais baixos. Os valores de P associados às comparações dos coeficientes de regressão entre as espécies e entre clados são apresentados no anexo 3.

As espécies apresentaram diferenças entre si, porém, na comparação dos coeficientes entre espécies, não há diferenças entre aquelas pertencentes ao mesmo 'par filogenético'. Exceção é feita para *A. angustifolia* e *P. lambertii*, onde a segunda espécie apresentou maior coeficiente de regressão do que a primeira para a relação entre abertura do dossel e razão clorofila a/b. Embora diferenças no índice de plasticidade tenham sido observadas entre as oito espécies selecionadas, não ficou evidenciado um padrão filogenético para estas diferenças.

Ao compararmos o coeficiente de regressão dos clados mais próximos filogeneticamente (Anexo 3), estes se mostraram muito similares nos dois sítios.

Quando presentes (em quatro das 24 comparações efetuadas), as diferenças entre os cladogramas não mostraram um padrão, nem quanto aos parâmetros e nem quanto aos pares de cladogramas que geraram tal variação. Em três dos quatro casos onde houve diferença, esta ocorreu entre um coeficiente baseado em uma regressão significativa e outro cujo modelo não foi significativo; no quarto caso, a diferença ocorreu entre coeficientes originados de modelos significativos. As diferenças encontradas apontaram para uma maior plasticidade na MFA em Pinidae do que em Angiospermas e para uma maior plasticidade nas Magnolídeas do que nas Eudicotiledôneas, no PRO-MATA. Nestes dois casos, esta plasticidade se expressou no sentido de um aumento na MFA em resposta a um aumento na abertura do dossel. Na Flona, as Magnolídeas também se mostraram mais plásticas do que as Eudicotiledôneas na resposta do estiolamento caulinar à abertura do dossel. Porém, neste caso, onde ambos os coeficientes estiveram baseados em modelos de regressão significativos, as respostas plásticas dos dois cladogramas ocorreram em sentidos opostos. Nas Magnolídeas, o estiolamento diminuiu e nas Eudicotiledôneas ele aumentou com o aumento na abertura do dossel. Diferenças entre Asterídeas e Rosídeas se manifestaram na Flona para a clorofila/massa. Neste caso, as Asterídeas apresentaram maior resposta de redução na clorofila/massa em resposta a uma maior abertura do dossel do que as Rosídeas.

As compararmos a plasticidade das espécies entre os dois locais (Anexo 4), é possível observar uma influência do local sobre os coeficientes de regressão de *M. elegans* para todos parâmetros, exceto para clorofila/massa. Nestes casos onde houve diferença, esta ocorreu entre um coeficiente baseado em uma regressão significativa e outro cujo modelo não foi significativo. Os parâmetros clorofila a/b e MFA foram mais plásticos no PRO-MATA, enquanto o estiolamento foi mais plástico na Flona.

DISCUSSÃO

Embora as oito espécies estudadas tenham ocupado posições diferentes no gradiente luminoso e exibido um padrão filogenético nesta segregação espacial (Capítulo 1), a análise da plasticidade dos seus atributos em resposta à luz (estimada através do coeficiente de regressão) revelou poucas diferenças entre espécies de clados mais recentes e espécies de clados mais basais. Já no nível dos clados, as diferenças tornaram-se ligeiramente mais nítidas, embora sejam escassos os exemplos em que os clados diferiram. Na maior parte dos parâmetros em que houve diferença significativa entre os clados, as Pinidae, Magnoliídeas e Rosídeas, clados mais basais, apresentaram maior plasticidade (maior variação do atributo em relação à variação de luz) do que seus clados pares mais recentes, as Angiospermas, Eudicotilenôneas e Asterídeas, respectivamente. Uma exceção ocorreu para clorofila/ massa na FLONA, onde as Asterídeas foram mais plásticas do que as Rosídeas. Com base nestes resultados, podemos dizer que nossa hipótese não foi corroborada.

A falta de um padrão filogenético pode ser explicada por outros fatores que igualmente influenciam a plasticidade fenotípica. A resposta plástica de um determinado atributo pode ser potencialmente grande, mas a plasticidade que é observada pode ser menor devido a fatores como limitação de recursos, estresse ambiental e estágio de vida em que a planta se encontra. Com relação a este último fator, a ontogenia, sabe-se que, à medida que uma planta cresce, muitos dos seus atributos fenotípicos mudam drasticamente, um fenômeno chamado de deriva ontogenética (Evans 1972). No estudo da plasticidade, a ontogenia tem se mostrado importante porque, além de mudar o padrão de resposta dos atributos, pode também influenciar o nível de plasticidade fenotípica que as plantas apresentam durante os diferentes estágios de vida (Valladares *et al.* 2007). Na maioria dos trabalhos, é na fase

de plântula que as espécies apresentam uma maior diferenciação nas respostas plásticas, especialmente em relação ao gradiente de luz, comparado a outros gradientes (Parish & Bazzaz 1985, Reich *et al.* 2003). Estas diferenças tendem a diminuir com o avanço da idade, embora o oposto também possa acontecer (Schlichting 1986, Valladares & Niinemets 2008). Em alguns trabalhos (e.g. Parish & Bazzaz 1985, Coleman *et al.* 1994), foi observado, para diferentes gradientes ambientais, que as respostas das plantas podem ser mais semelhantes às respostas de outras espécies no mesmo estágio de vida do que aquelas de plantas da mesma espécie, porém de estágios diferentes. Embora não tenhamos testado diferentes estágios de vida das espécies, é possível que a falta de diferença na plasticidade da resposta seja um reflexo da fase de vida em que elas se encontram (juvenis). No nível de comunidades, as diferenças ontogenéticas aparentemente também são de grande importância já que fatores seletivos que atuam sobre a comunidade têm efeitos variados sobre os diferentes estágios de plantas, que utilizam os recursos de maneira distinta, o que também se revela importante para a compreensão da coexistência de diversas espécies em um mesmo local onde os vizinhos apresentam-se em diversas fases de vida (Parish & Bazzaz 1985).

Além da ontogenia, um cenário onde vários estresses atuam simultaneamente pode influenciar na resposta plástica das plantas (Valladares *et al.* 2007). A tolerância a qualquer estresse depende de atributos fisiológicos e estruturais, mas é fortemente afetado pelo estado em que outros fatores ambientais se encontram (Parish & Bazzaz 1985). A tolerância a um estresse tipicamente é reduzida por outro estresse co-ocorrente ou ainda por fatores abióticos, como herbivoria e competição. Aparentemente a tolerância a certo fator ambiental envolve custos que podem impedir que a planta se ajuste simultaneamente de forma apropriada a outros estresses (Valladares & Niinemets 2008). A Floresta Ombrófila Mista ocorre no Brasil apenas na região do planalto, região

caracterizada pelo clima de temperaturas de verão mais amenas. Além do frio, os locais estudados possuem outra característica menos conspícua: solos relativamente pobres em nutrientes (Streck *et al.* 2002). A vegetação encontrada sobre o planalto é claramente distinta da que é encontrada na altitude de alguma centenas de metros abaixo na Floresta Ombrófila Densa. O conjunto de espécies que ocorrem no planalto está associado a temperaturas baixas (Bergamin *et al.* 2012), assim como às características do solo. Plantas tolerantes a ambientes estressantes, como de baixa disponibilidade de nutrientes, sombrios, secos, ou de baixas temperaturas costumam apresentar um conjunto de atributos semelhantes (Chapin 1991, Reich *et al.* 2003), relacionados à estratégia de conservação de recursos, que procura aumentar a habilidade de obter e também manter o recurso limitante. Estes conjuntos de atributos de tolerância a ambientes extremos são geralmente mais conservativos e menos plásticos (Valladares & Niinemets 2008), o que poderia explicar a falta de plasticidade em resposta à luz para muitos parâmetros e espécies, assim como as poucas diferenças em plasticidade entre espécies e clados observadas neste trabalho.

A MFA foi o parâmetro que com maior frequência apresentou modelos significativos de correlação com a abertura do dossel. Segundo Dickson (2000), a folha é o órgão da planta que mais responde anatomicamente às variações lumínicas de um determinado hábitat. Além de informativos, atributos da estrutura foliar costumam ser de fácil medição e por isso são utilizados em muitos trabalhos ecofisiológicos. A MFA é um parâmetro estrutural da folha que informa sobre sua espessura e/ou densidade, apresentando grande variabilidade inter- e intra-específica. Esta grande variação deve-se ao *trade off* ao qual este atributo está atrelado, a estratégia entre o melhor desempenho e maior longevidade das folhas (Wright *et al.* 2004). A MFA responde à variações na disponibilidade de luz, água e nutrientes (Witkowski & Lamont, 1991). Em todos os

casos em que o modelo foi significativo, ele apontou para o aumento da MFA com a maior disponibilidade luz. Esta relação positiva é esperada para as respostas fenotípicas dentro de uma mesma espécie, diferentemente do que ocorre ao compararmos espécies perenifólias de distintas tolerâncias à luz (Lusk *et al.* 2008). Uma menor MFA na sombra traz a vantagem de um menor custo para a produção de folha por unidade de área, podendo também conduzir a uma maior razão de área foliar (Lusk *et al.* 2008).

Em muitos casos o modelo de regressão entre o parâmetro e a abertura do dossel apresentou uma relação oposta ao esperado. Segundo Valladares e Niinemets (2008), respostas que diferem do esperado já foram relatadas em outros estudos para os parâmetros de clorofila e MFA, mas não para estiolamento. Os mesmo autores mostram que estas respostas ‘fora do padrão’ podem ser resultantes de efeitos ontogenéticos.

Nas poucas relações significativas encontradas nas comparações dos coeficientes entre os clados, a MFA foi mais plástica em Pinidae e Magnoliídeas do que em Angiospermas e Eudicotiledôneas, respectivamente. As folhas do primeiro clado são conhecidas por sempre apresentarem altos valores de massa foliar por área (Wright *et al.* 2004) e, além disso, apresentaram grande plasticidade neste atributo, superior a das Angiospermas. As Magnoliídeas, comparadas às Eudicotiledôneas, também apresentaram resposta mais plástica à luz tanto para MFA quanto para o estiolamento. As Magnoliídeas constituem o clado que apresentou a menor média de abertura do dossel entre todos os grupos (10,51%). Possivelmente, a exposição a um ambiente mais sombreado e, portanto, mais limitante, gerou uma resposta mais acentuada destes atributos para este clado, diferente dos outros que não foram expostos a este ambiente. A comparação do grau de plasticidade da clorofila/ massa entre Asterídeas e Rosídeas foi a única que corroborou a hipótese do trabalho, onde o clado mais recente (Asterídeas) foi mais plástico do que o mais antigo (Rosídeas).

É importante considerar as diferenças entre os resultados de nicho encontrados no Capítulo 1 e o que foi observado para a plasticidade dos parâmetros fisiológicos no presente capítulo. Embora tenhamos assumido que não há padrões claros para os parâmetros, é válido ressaltar que, nas situações em que houve diferenças, os clados mais basais foram mais plásticos em seus atributos, assim como foram seus nichos.

Tanto o reduzido número de diferenças quanto a possível maior plasticidade dos clados mais basais são resultados que chamam a atenção, em especial ao considerarmos coníferas e angiospermas, grupos que a princípio seriam muito diferentes, especialmente pela ramificação de longa data. Estudos recentes vêm desconstruindo cada vez mais a ideia generalizada de coníferas boreais e resistentes ao frio intenso e à seca ao aprofundar-se no estudo de famílias que ocorrem ao Sul do Equador e que demonstram ser bem sucedidas em uma grande variedade de ambientes, acompanhando as angiospermas na competição pela luz (Brodrribb 2012). A falta de padrões encontrada pode ser resultante da escala em que os dados foram trabalhados, assim, sugere-se um maior detalhamento da escala trabalhada, além disso uma abordagem fisiológica mais simples a partir dos dados fisiológicos brutos pode ajudar a elucidar o significado dos resultados.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Centro de Pesquisa Pró-Mata-PUCRS e ao ICMBIO - FLONA por nos permitir realizar o estudo de campo em suas instalações. Este estudo foi financiado pela CAPES.

REFERÊNCIAS

- Ackerly, D. D. (2004) Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *The American Naturalist* **163**, 654-671.
- Ackerly, D.D. & Reich P.B. (1999) Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* **86**, 1272-1281.
- Bergamin, R. S., Müller, S., & Mello, R. S. (2012) Indicator species and floristic patterns in different forest formations in southern Atlantic rainforests of Brazil. *Community Ecology* **13**, 162-170.
- Boyce, C.K., Brodribb, T.J., Field, T.S. & Zwieniecki, M.A. (2009) Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B* **276**, 1771-1776.
- Bremer, B., Bremer, K., Chase, M., Fay, M., Reveal, J., Soltis, D. & Stevens, P. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **161** 105-121.
- Brodribb, T.J. & Feild, T. S. (2010) Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters* **13**, 175–183.
- Brodribb, T. J., Pittermann, J., & Coomes, D. A. (2012) Elegance versus speed: examining the competition between conifer and angiosperm trees. *International Journal of Plant Sciences* **173**, 673-694.
- Brodribb, T. J., McAdam, S. A., Jordan, G. J., & Feild, T. S. (2009) Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist* **183**, 839-847.
- Chapin, F. S. (1991) Integrated responses of plants to stress. *BioScience* **41**, 29-36.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N. (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds.) *Tropical forest plant ecophysiology*. p.5-55, Chapman & Hall, New York.
- Coleman, J. S., McConnaughay, K. D., & Ackerly, D. D. (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution* **9**, 187-191.
- Dickson, W. C. (2000) *Integrative plant anatomy*. 533p, Horcand Academy Press, San Diego.

- Duarte, L. D. S., Machado, R. E., Hartz, S. M., & Pillar, V. D. (2006) What saplings can tell us about forest expansion over natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* **17**, 799-808.
- Evans, G. C. (1972). *The quantitative analysis of plant growth*. In: Studies in ecology, Vol. 1, University of California Press, Berkeley.
- Feild, T.S. & Arens, N.C. (2007) The ecophysiology of early angiosperms. *Plant, Cell and Environment* **30**, 291–309.
- Feild, T. S., Arens, N. C., Doyle, J. A., Dawson, T. E., & Donoghue, M. J. (2004) Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology. *Paleobiology* **30**, 82-107.
- Feild, T. S., Brodribb, T. J., Iglesias, A., Chatelet, D. S., Baresch, A., Upchurch, G. R. & Jaramillo, C. (2011) Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**, 8363-8366.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA) 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photograph.*, Millbrook: Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem Studies, Burnaby
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**, 63-92.
- Harvey P.H. & Pagel M.D. (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. 239 pp. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Harvey, P.H., Read, A.F. & Nee, S. (1995) Further remarks on the role of phylogeny in comparative ecology. *Journal of Ecology* **83**, 733-734.
- Horn, H. S. (1971) *The adaptive geometry of trees*. 144p., Princeton University Press, Princeton
- Knudson, L.L.; Tibbitts, T.W. & Edwards, G.E. (1977) Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiology* **60**, 606-608.
- IBGE (1992) *Manual Técnico da Vegetação Brasileira*. v.1, 91p, IBGE, Rio de Janeiro.
- Leite, P. F., & Klein, R. M. (1990) Vegetação. In: *Geografia do Brasil: região sul*, pp.113-150. IBGE. Rio de Janeiro.
- Lichtenthaler, H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: Colowick, S.P.; Kaplan, N.O. (Eds.): *Methods in Enzymology*. v. 148, p.350-382. Academic Press, New York.
- Longhi, S. J., Brena, D. A., Gomes, J. F., da Silva Narvaes, I., Berger, G., & Soligo, A. J. (2006). Classificação e caracterização de estágios sucessionais em

remanescentes de Floresta Ombrófila Mista na Flona de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Ciência Florestal* **16**, 113-125.

- Lusk, C. H.; Reich, P. B.; Montgomery, R. A.; Ackerly, D. D. & Cavender-Bares, J. (2008) Why are *evergreen* leaves so contrary about *shade*? *Trends in Ecology & Evolution* **6**, 299-303.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**, 671-675.
- Parish, J. A. D., & Bazzaz, F. A. (1985) Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. *Ecology* **66**, 1296-1302.
- Prinzing, A. (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B* **268**, 2383-2389.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* **164**, S143-S164.
- Ricklefs, R.S. (1996) Phylogeny and ecology. *Tree* **6**, 229-230.
- Schlichting, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**, 667-693.
- Streck, E.V., Kampf, N. Dalmolin, R.S.D. & Klamt, E. (2002) *Solos do Rio Grande do Sul*. 107p. EMATER/RS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2004. *Fisiologia Vegetal*. 3ed., 719p. Artmed, Porto Alegre.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**, 237-257.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**, 1103-1116.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* **176**, 749-763.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.

- Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**, 536-538.
- Wintermans, J.F.G.M. & DeMois, A. 1965. Spectrofotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochimica et. Biophysica* **109**, 448-453.
- Witkowski, E.T.F.& Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* **88**, 486-493.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 6985.

TABELAS

Tabela 1. Médias dos parâmetros medidos para os indivíduos em ambiente de sub-bosque para cada um dos locais. Todas as médias apresentadas estão seguidas pelo desvio padrão.

Espécie	Clorofila a/b		Clorofila/ massa [mg g ⁻¹]		MFA [g m ²]		Estiolamento	
	Flona	PRO-MATA	Flona	PRO-MATA	Flona	PRO-MATA	Flona	PRO-MATA
<i>A. angustifolia</i>	1,84 ± 0,15	1,81 ± 0,11	3,51 ± 1,19	2,48 ± 1,01	82,95 ± 20,71	86,37 ± 16,08	8,92 ± 2,03	11,80 ± 3,17
<i>C. glaziovii</i>	1,44 ± 0,16	1,35 ± 0,14	3,97 ± 0,62	3,88 ± 0,76	44,21 ± 4,88	52,07 ± 8,74	11,13 ± 4,02	12,34 ± 6,04
<i>M. cinerascens</i>	2,48 ± 0,31	3,10 ± 0,28	3,19 ± 1,53	2,38 ± 0,53	43,65 ± 7,72	50,65 ± 7,35	9,79 ± 2,47	14,71 ± 4,17
<i>M. elegans</i>	1,47 ± 0,16	1,55 ± 0,17	3,63 ± 0,38	3,89 ± 1,02	47,11 ± 4,03	46,07 ± 6,69	7,24 ± 2,27	8,30 ± 2,72
<i>M. lorentziana</i>	1,79 ± 0,11	1,87 ± 0,11	3,19 ± 0,92	3,41 ± 1,01	64,92 ± 16,08	71,60 ± 20,27	13 ± 2,75	15,96 ± 4,40
<i>M. myrcioides</i>	1,11 ± 0,30	1,15 ± 0,36	2,94 ± 0,52	2,77 ± 0,71	63,59 ± 26,99	65,52 ± 12,23	8,28 ± 3,61	9,55 ± 2,76
<i>P. lambertii</i>	1,36 ± 0,34	1,63 ± 0,36	1,93 ± 0,29	1,68 ± 0,51	89,47 ± 16,98	103,39 ± 18,91	9,08 ± 3,62	11,95 ± 2,23
<i>R. parquioides</i>	1,66 ± 0,27	1,58 ± 0,31	2,92 ± 0,64	4,56 ± 3,61	69,93 ± 8,58	66,82 ± 6,69	8,87 ± 1,95	11,73 ± 4,52
Todas	1,64 ± 0,45	1,76 ± 0,61	3,16 ± 1,01	3,13 ± 1,70	63,23 ± 22,06	67,81 ± 22,27	9,54 ± 3,29	12,04 ± 4,45

Tabela 2. Comparação dos valores de coeficiente de regressão entre os clados mais próximos filogeneticamente para cada parâmetro em cada local. Valores em negrito indicam coeficientes de regressão originados de regressões significativas ($P < 0,1$). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as respostas das espécies testadas através de Ancova ($P < 0,1$).

FLONA

Clado	β							
	Clorofila a/b		Clorofila/ Massa		MFA		Estiolamento	
Pinidae	0,020	a	0,027	a	0,00033	a	-0,345	a
Angiospermas	0,020	a	-0,043	a	0,00021	a	0,030	a
Magnoliídeas	0,007	a	0,032	a	0,00003	a	-0,616	a
Eudicotiledôneas	0,023	a	-0,071	a	0,00028	a	0,344	b
Asterídeas	0,018	a	-0,165	a	0,00016	a	0,265	a
Rosídeas	0,032	a	0,062	b	0,00033	a	0,418	a
Geral	0,016		-0,041		0,00034		-0,106	

PRO-MATA

Clado	β							
	Clorofila a/b		Clorofila/ Massa		MFA		Estiolamento	
Pinidae	0,018	a	-0,081	a	0,00019	a	-0,211	a
Angiospermas	0,059	a	-0,218	a	0,00012	b	-0,019	a
Magnoliídeas	0,045	a	-0,219	a	0,00025	a	-0,305	a
Eudicotiledôneas	0,052	a	-0,203	a	0,00003	b	0,008	a
Asterídeas	-0,026	a	-0,261	a	-	a	-0,246	a
Rosídeas	0,071	a	-0,123	a	0,00010	a	0,193	a
Geral	0,024		-0,163		0,00030		-0,147	

FIGURAS

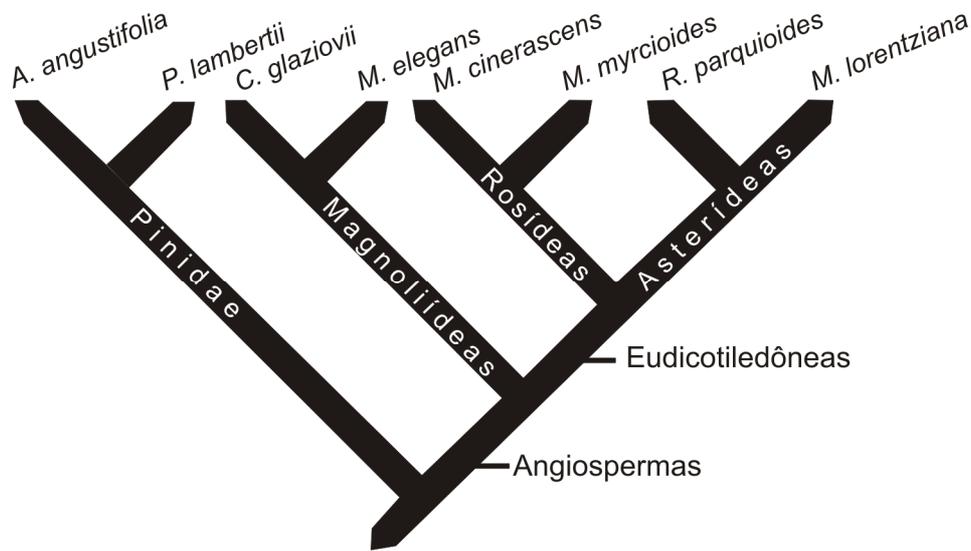


Figura. 1. Árvore topológica da relação filogenética das espécies em estudo (o comprimento dos ramos é arbitrário). Da esquerda para a direita, *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae), *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl. (Podocarpaceae); *Cinnamomum glaziovii* (Mez) Kosterm. (Lauraceae), *Mollinedia elegans* Tul. (Monimiaceae); *Miconia cinerascens* Miq. (Melastomataceae), *Myrceugenia myrcioides* (Cambess.) O. Berg. (Myrtaceae); *Rudgea parquioides* (Cham.) Mull. Arg. (Rubiaceae), *Myrsine lorentziana* Arech. (Myrsinaceae), Classificação segundo APG III (Bremer *et al.* 2009) e Chase & Reveal (2009).

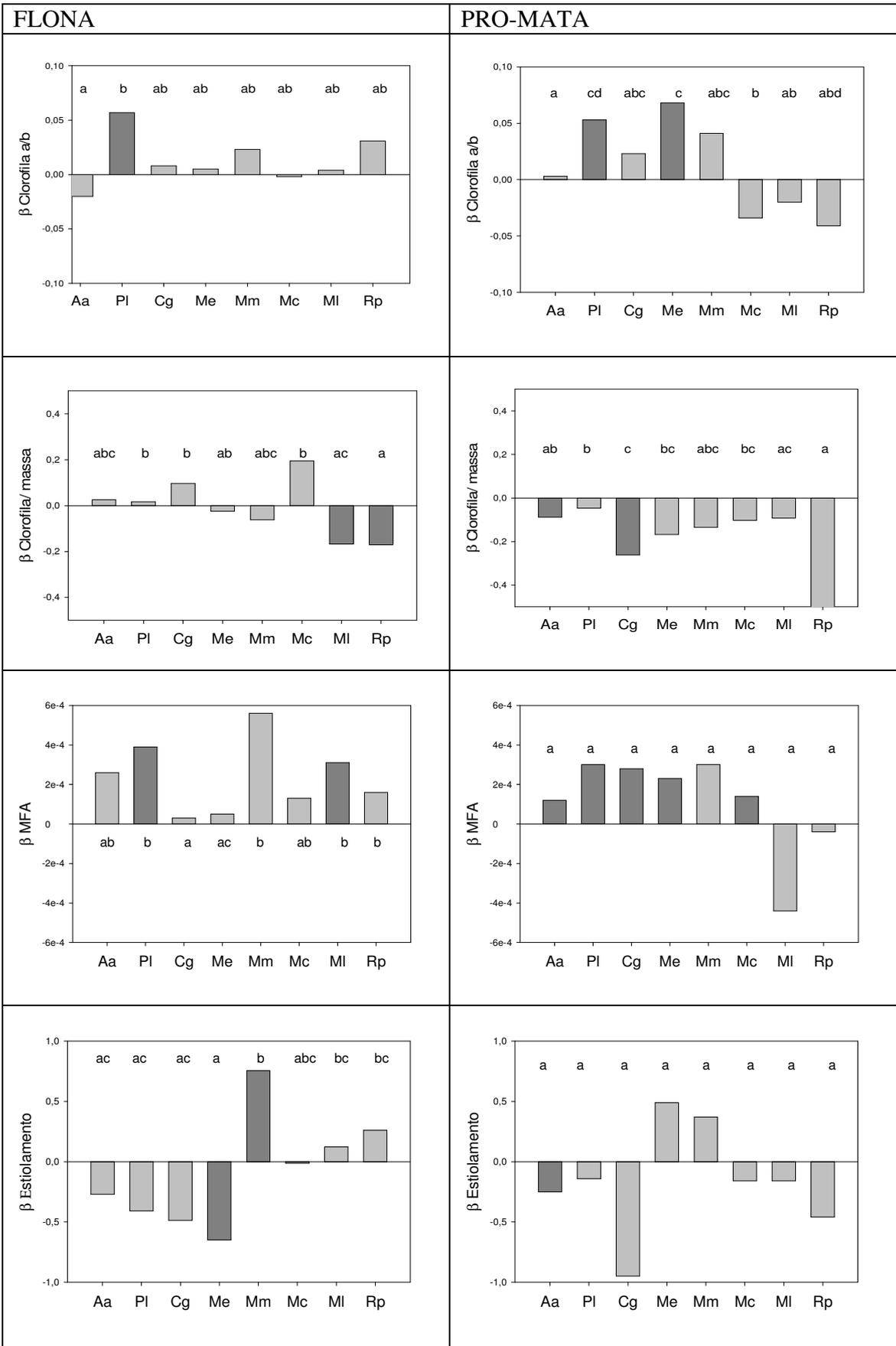


Figura 2. Comparação dos valores de coeficiente de regressão dos valores dos parâmetros e a abertura do dossel entre as espécies para cada parâmetro em cada local. Barras mais escuras indicam coeficientes de regressão originados de regressões significativas ($P < 0,1$). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as espécies, testadas através de Ancova ($P < 0,1$).

ANEXOS

Anexo 1 – Valores dos parâmetros medidos para cada um dos indivíduos em ambiente de sub-bosque, separado por local.

FLONA

Espécie	Clorofila a/b	Clorofila/ massa [mg g ⁻¹]	MFA [g m ²]	Estiolamento	Abertura do dossel [%]	
<i>A. angustifolia</i>	1,87	2,48	144,49	5,58	15,85	
	2,01	2,86	78,18	9,54	9,00	
	2,01	2,72	84,07	10,05	16,00	
	1,87	2,32	85,19	8,88	10,90	
	1,74	2,94	80,31	9,60	16,57	
	1,68	3,66	69,53	8,38	11,07	
	1,68	3,74	61,38	9,42	11,58	
	1,90	4,51	78,97	10,05	10,10	
	1,56	2,35	77,02	6,02	16,34	
	1,99	3,47	71,39	11,44	11,38	
	2,00	6,27	88,11	6,28	16,54	
	1,74	4,85	76,77	11,81	16,29	
	<i>C. glaziovii</i>	1,33	3,45	41,15	9,13	10,18
		1,07	4,09	48,07	20,73	10,83
1,69		4,79	47,41	8,60	14,93	
1,33		4,22	42,65	8,11	16,53	
1,43		3,14	53,94	11,94	10,44	
1,51		4,33	42,94	13,88	8,94	
1,50		3,36	43,38	14,77	13,82	
1,48		5,22	37,53	7,43	14,61	
1,44		4,06	40,64	11,37	8,83	
1,39		3,60	48,75	12,57	12,59	
1,51		3,85	46,50	8,60	12,89	
<i>M. cinerascens</i>	1,61	3,55	37,55	6,40	10,07	
	2,47	4,05	38,44	6,73	13,81	
	2,05	2,88	32,61	12,36	14,81	
	2,18	2,40	53,93	12,12	15,42	
	2,49	2,29	42,89	9,42	12,56	
	2,53	2,84	37,15	9,07	10,54	
	2,59	3,13	46,18	12,94	9,00	
	2,53	1,54	48,38	5,96	11,56	
	2,01	2,48	37,58	12,90	10,93	
	2,52	4,11	35,90	7,01	10,06	
	3,18	7,49	57,75	8,26	15,22	
<i>M. elegans</i>	2,66	2,58	43,63	10,71	10,29	
	2,58	2,46	49,39	10,05	14,46	
	1,54	4,36	48,96	8,38	9,84	
	1,28	3,78	48,94	7,12	10,44	

	1,20	3,52	42,24	8,34	10,00
	1,57	3,43	39,62	9,22	10,00
	1,54	2,96	51,04	3,61	14,93
	1,38	3,20	47,97	8,25	13,38
	1,65	3,72	42,70	9,02	9,60
	1,35	3,73	46,88	10,01	13,82
	1,63	3,79	51,88	3,74	14,95
	1,64	4,14	45,11	3,93	16,00
	1,27	3,40	47,49	6,66	14,69
	1,61	3,58	52,53	8,64	10,28
<i>M. lorentziana</i>	1,73	3,88	37,81	13,82	10,79
	1,93	4,84	65,89	12,83	11,19
	1,87	4,51	37,34	9,42	9,11
	1,94	2,65	67,80	11,64	14,93
	1,67	3,04	62,26	13,61	10,25
	1,65	3,31	80,77	17,10	14,35
	1,76	3,35	50,05	18,18	14,08
	1,76	3,30	74,58	10,37	10,34
	1,60	2,09	68,59	12,70	13,97
	1,84	2,38	72,01	13,23	9,00
	1,88	1,75	90,66	9,04	17,47
	1,87	3,17	71,18	14,05	16,41
<i>M. myrcioides</i>	1,19	2,57	51,29	9,26	9,39
	0,86	3,24	52,88	5,97	9,64
	1,31	3,23	52,95	5,13	10,18
	1,81	3,33	71,82	15,29	13,53
	0,92	2,69	147,19	10,37	15,19
	0,96	2,38	59,29	5,14	9,00
	0,99	3,09	50,61	2,72	9,60
	0,98	1,89	57,00	11,57	14,95
	0,73	3,37	53,41	11,09	13,16
	1,04	3,22	52,94	5,35	13,50
	1,03	3,69	52,59	10,32	10,71
	1,46	2,59	61,07	7,20	15,40
<i>P. lambertii</i>	1,61	1,86	89,80	7,85	11,71
	1,16	2,15	55,80	5,27	9,00
	1,00	1,45	67,12	9,42	9,00
	1,12	2,07	87,62	16,65	11,52
	1,77	2,44	95,42	5,14	15,71
	1,03	1,98	92,38	8,06	14,60
	1,68	1,99	105,93	10,47	11,46
	1,44	1,67	98,81	9,42	17,00
	1,87	2,14	121,94	6,64	18,00
	1,17	1,53	83,81	4,68	16,66
	0,86	1,69	83,09	13,46	11,38
	1,57	2,15	92,02	11,90	15,54

<i>R. parquioides</i>	1,04	1,66	64,76	10,72	13,53
	1,80	3,57	61,72	8,91	9,76
	1,30	3,29	69,96	7,16	8,60
	1,66	3,34	63,89	8,04	10,75
	1,71	2,41	70,40	11,21	13,64
	1,83	2,75	71,92	7,45	14,68
	1,75	2,73	95,04	12,84	15,40
	1,75	2,94	69,70	7,01	13,59
	1,62	2,53	63,36	7,92	9,86
	1,93	4,16	70,56	6,71	9,00
	1,54	3,16	68,57	10,34	10,88
	2,00	2,52	69,23	8,09	16,57

PRO-MATA

Espécie	Clorofila a/b	Clorofila/ massa [mg g ⁻¹]	MFA [g m ⁻²]	Estiolamento	Abertura do dossel [%]
<i>A. angustifolia</i>	1,75	3,67	75,00	15,33	8,43
	1,70	3,82	79,18	15,13	8,19
	1,85	2,68	72,57	13,30	7,62
	1,91	1,38	101,88	9,40	11,72
	1,82	1,39	73,91	14,83	11,71
	1,99	2,08	109,77	7,67	11,86
	1,98	2,41	91,99	6,70	13,59
	1,77	3,04	66,37	13,33	8,56
	1,84	0,78	112,00	7,70	32,24
	1,59	3,53	77,05	13,75	11,66
	1,79	3,22	101,52	11,00	6,50
	1,77	1,79	75,23	13,50	6,68
	<i>C. glaziovii</i>	1,50	2,98	57,96	12,44
1,41		4,24	67,83	9,62	7,47
1,15		3,00	48,78	11,67	10,25
1,48		3,48	42,16	2,71	10,06
1,27		3,14	46,71	10,29	7,97
1,52		3,72	65,96	6,92	11,72
1,13		4,75	49,50	12,60	6,45
1,31		4,96	44,02	18,83	6,53
1,35		4,76	45,00	9,86	7,29
1,40		4,61	43,94	26,75	7,75
1,50		3,03	56,54	10,92	11,19
<i>M. cinerascens</i>	1,22	3,85	56,49	15,43	12,04
	3,23	2,96	47,21	10,60	11,38
	2,72	2,61	44,79	13,33	7,99
	3,04	2,71	38,77	12,83	7,58
	3,25	2,22	50,50	19,71	12,72

	3,42	2,62	51,64	11,50	11,01
	2,91	2,75	45,83	22,75	11,24
	3,08	2,39	50,95	16,40	8,43
	3,22	2,31	47,71	11,25	8,00
	3,22	3,03	49,53	13,00	7,47
	2,68	1,34	58,54	10,67	18,77
	3,61	2,15	54,59	20,57	8,10
	2,86	1,45	67,76	13,89	11,58
<i>M. elegans</i>	1,26	3,77	45,52	3,80	6,70
	1,42	3,87	45,25	10,43	7,83
	1,46	3,67	40,07	8,33	7,46
	1,45	3,06	41,47	6,80	7,91
	1,76	4,61	44,26	10,83	10,77
	1,76	3,49	46,15	8,13	11,68
	1,65	3,15	57,09	10,64	10,74
	1,60	3,61	43,08	12,33	7,30
	1,58	3,26	48,04	9,00	10,48
	1,45	6,83	33,37	3,40	7,08
	1,39	3,97	53,83	8,86	10,57
	1,82	3,39	54,74	7,00	11,12
<i>M. lorentziana</i>	1,86	4,65	46,10	18,83	10,23
	1,86	2,74	80,57	16,11	11,10
	1,76	3,76	109,39	9,20	6,94
	1,94	4,74	48,65	12,75	7,59
	1,73	3,23	73,36	20,00	11,44
	1,89	4,23	51,86	14,00	10,25
	2,05	3,42	58,38	11,63	10,62
	1,88	3,10	69,30	24,20	8,00
	1,88	2,36	84,51	16,80	8,00
	1,86	2,07	81,02	16,13	6,63
	2,04	4,68	56,55	20,50	7,91
	1,67	2,00	99,49	11,43	12,59
<i>M. myrcioides</i>	0,89	2,94	55,31	14,40	11,40
	1,04	2,89	58,66	8,83	10,11
	0,83	3,22	57,47	8,43	7,85
	0,84	3,39	56,78	11,13	7,83
	0,88	3,80	53,32	7,22	7,75
	1,03	3,09	61,00	9,45	7,09
	1,74	2,09	86,94	13,86	10,64
	1,75	1,43	89,84	11,60	11,05
	1,25	2,05	63,80	9,00	7,16
	1,63	2,68	75,65	8,91	7,81
	0,81	2,20	67,01	5,64	10,85
	1,17	3,56	60,47	6,11	11,00
<i>P. lambertii</i>	1,28	1,86	90,05	11,54	9,07
	1,91	1,34	119,82	9,63	23,00

	1,94	1,49	111,10	10,45	13,77
	1,40	1,43	89,12	14,43	8,00
	1,13	2,57	74,95	13,20	8,64
	1,52	2,09	74,39	11,83	8,00
	0,96	2,18	87,45	15,80	9,11
	1,88	1,27	119,26	13,71	17,73
	2,02	0,64	116,78	12,88	15,11
	1,76	1,48	117,83	8,50	8,50
	1,78	2,01	111,93	12,40	16,68
	1,96	1,81	127,99	9,07	16,89
<i>R. parquioides</i>	1,55	5,66	58,56	6,50	10,00
	1,82	2,10	64,81	16,00	10,78
	1,89	3,53	68,83	13,75	10,23
	0,81	2,67	73,56	7,75	10,66
	1,63	4,40	62,85	14,40	10,57
	1,52	3,17	68,19	20,29	7,66
	1,24	4,96	71,74	12,38	7,59
	1,69	3,52	52,94	8,38	7,91
	1,70	4,28	63,65	6,13	7,48
	1,81	15,49	67,50	16,11	8,25
	1,84	2,01	76,08	11,50	7,63
	1,42	2,99	73,16	7,64	11,59

Anexo 2- Valores de coeficiente de determinação e P associado para as regressões entre os parâmetros e a abertura do dossel para cada espécie e clado nos dois locais. Valores em negrito indicam regressões significativas ($P < 0,1$).

FLONA

Espécie	Clorofila a/b		Clorofila/ massa		MFA		Estiolamento	
	R ²	P	R ²	P	R ²	P	R ²	P
<i>A. angustifolia</i>	0,09	0,306	0,00	0,838	0,14	0,238	0,14	0,257
<i>C. glaziovii</i>	0,02	0,683	0,16	0,190	0,00	0,964	0,09	0,331
<i>M. cinerascens</i>	0,00	0,960	0,08	0,364	0,15	0,206	0,00	0,971
<i>M. elegans</i>	0,01	0,816	0,03	0,613	0,11	0,293	0,51	0,008
<i>M. lorentziana</i>	0,01	0,757	0,27	0,084	0,29	0,069	0,02	0,693
<i>M. myrcioides</i>	0,04	0,550	0,08	0,360	0,25	0,101	0,26	0,093
<i>P. lambertii</i>	0,26	0,090	0,03	0,588	0,48	0,013	0,12	0,277
<i>R. parquioides</i>	0,10	0,299	0,40	0,021	0,24	0,108	0,13	0,278
Pinidae	0,03	0,421	0,00	0,743	0,26	0,011	0,12	0,109
Angiospermas	0,01	0,390	0,01	0,331	0,09	0,011	0,00	0,856
Magnoliídeas	0,01	0,615	0,02	0,480	0,03	0,432	0,16	0,049
Rosídeas	0,01	0,652	0,02	0,550	0,12	0,103	0,09	0,145
Asterídeas	0,05	0,269	0,29	0,005	0,24	0,108	0,05	0,302
Eudicotiledôneas	0,01	0,481	0,03	0,212	0,13	0,010	0,07	0,076
Todas	0,01	0,351	0,01	0,296	0,17	0,001	0,01	0,422

PRO-MATA

Espécie	Clorofila a/b		Clorofila/ massa		MFA		Estiolamento	
	R ²	P	R ²	P	R ²	P	R ²	P
<i>A. angustifolia</i>	0,04	0,519	0,36	0,035	0,30	0,067	0,30	0,062
<i>C. glaziovii</i>	0,12	0,279	0,49	0,011	0,25	0,094	0,10	0,309
<i>M. cinerascens</i>	0,16	0,194	0,39	0,029	0,32	0,054	0,02	0,702
<i>M. elegans</i>	0,54	0,007	0,10	0,325	0,29	0,072	0,12	0,278
<i>M. lorentziana</i>	0,12	0,271	0,03	0,571	0,00	0,891	0,01	0,824
<i>M. myrcioides</i>	0,04	0,535	0,11	0,290	0,16	0,193	0,06	0,467
<i>P. lambertii</i>	0,52	0,008	0,20	0,150	0,51	0,008	0,10	0,322
<i>R. parquioides</i>	0,04	0,512	0,05	0,497	0,01	0,793	0,03	0,621
Pinidae	0,14	0,068	0,30	0,005	0,34	0,002	0,22	0,020
Angiospermas	0,03	0,121	0,07	0,020	0,03	0,169	0,00	0,940
Magnoliídeas	0,22	0,021	0,22	0,018	0,23	0,018	0,01	0,587
Rosídeas	0,03	0,408	0,24	0,013	0,04	0,379	0,01	0,590
Asterídeas	0,03	0,435	0,03	0,420	0,00	0,830	0,01	0,682
Eudicotiledôneas	0,02	0,321	0,05	0,135	0,00	0,801	0,00	0,980
Todas	0,02	0,155	0,12	0,004	0,23	0,001	0,01	0,230

Anexo 3 - Comparação dos valores de coeficiente de regressão entre as espécies e entre os clados para cada parâmetro em cada local. Valores em negrito indicam diferença significativa entre as espécies testadas através de Ancova ($P < 0,1$). Aa= *A. angustifolia*, Pl= *P. lambertii*, Cg= *C. glaziovii*, Me= *M. elegans*, Rp= *R. parquioides*, Ml= *M. lorentziana*, Mc= *M. cinerascens*, Mm=*M. myrcioides*; Pin =Pinidae, Angio= Angiospermas, Mag= Magnoliídeas, Eudico= Eudicotiledôneas, Ros= Rosídeas, Aster= Asterídeas.

FLONA

	Espécies							Clados	
	Cg	Mc	Me	Ml	Mm	Pl	Rp		
Clorofila a/b								Pin vs Angio	0,992
Aa	0,314	0,677	0,385	0,308	0,294	0,040	0,141	Mag vs Eudico	0,737
Cg		0,832	0,911	0,856	0,728	0,212	0,521	Ros vs Aster	0,831
Mc			0,888	0,893	0,672	0,275	0,522	Pin vs Mag	0,588
Me				0,968	0,678	0,193	0,616	Pin vs Aster	0,297
Ml					0,621	0,130	0,392	Pin vs Ros	0,545
Mm						0,493	0,862	Mag vs Aster	0,321
Pl							0,546	Mag vs Ros	0,468

Clorofila/ massa

	Cg	Mc	Me	Ml	Mm	Pl	Rp		
Pin vs Angio									0,403
Aa	0,630	0,463	0,730	0,217	0,569	0,950	0,177	Mag vs Eudico	0,239
Cg		0,643	0,165	0,031	0,111	0,280	0,010	Ros vs Aster	0,049
Mc			0,288	0,100	0,235	0,346	0,079	Pin vs Mag	0,064
Me				0,183	0,646	0,457	0,457	Pin vs Aster	0,318
Ml					0,362	0,055	0,973	Pin vs Ros	0,137
Mm						0,259	0,248	Mag vs Aster	0,307
Pl							0,013	Mag vs Ros	0,020

MFA

	Cg	Mc	Me	Ml	Mm	Pl	Rp		
Pin vs Angio									0,250
Aa	0,276	0,623	0,375	0,871	0,433	0,614	0,671	Mag vs Eudico	0,696
Cg		0,263	0,524	0,090	0,087	0,020	0,020	Ros vs Aster	0,146
Mc			0,457	0,386	0,220	0,164	0,849	Pin vs Mag	0,922
Me				0,146	0,116	0,036	0,315	Pin vs Aster	0,665
Ml					0,457	0,681	0,429	Pin vs Ros	0,226
Mm						0,599	0,219	Mag vs Aster	0,935
Pl							0,178	Mag vs Ros	0,618

Estiolamento

	Cg	Mc	Me	MI	Mm	Pl	Rp		
Aa	0,680	0,533	0,224	0,314	0,037	0,752	0,113	Pin vs Angio	0,186
Cg		0,441	0,760	0,284	0,063	0,895	0,177	Mag vs Eudico	0,005
Mc			0,120	0,773	0,170	0,455	0,512	Ros vs Aster	0,666
Me				0,053	0,005	0,588	0,007	Pin vs Mag	0,414
MI					0,223	0,271	0,728	Pin vs Aster	0,061
Mm						0,046	0,300	Pin vs Ros	0,026
Pl							0,151	Mag vs Aster	0,025
								Mag vs Ros	0,012

PRO-MATA

Espécies								Clados	
Clorofila a/b									
	Cg	Mc	Me	MI	Mm	Pl	Rp		
Aa	0,326	0,088	0,004	0,214	0,449	0,004	0,352	Pin vs Angio	0,300
Cg		0,135	0,125	0,121	0,777	0,384	0,289	Mag vs Eudico	0,931
Mc			0,015	0,694	0,246	0,008	0,916	Ros vs Aster	0,385
Me				0,003	0,681	0,666	0,083	Pin vs Mag	0,291
MI					0,345	0,042	0,719	Pin vs Aster	0,198
Mm						0,845	0,365	Pin vs Ros	0,432
Pl							0,124	Mag vs Aster	0,060
								Mag vs Ros	0,798

Clorofila/ massa

	Cg	Mc	Me	MI	Mm	Pl	Rp		
Aa	0,132	0,831	0,613	0,974	0,737	0,417	0,973	Pin vs Angio	0,128
Cg		0,643	0,165	0,031	0,111	0,280	0,414	Mag vs Eudico	0,461
Mc			0,288	0,100	0,235	0,346	0,411	Ros vs Aster	0,786
Me				0,183	0,646	0,457	0,782	Pin vs Mag	0,127
MI					0,362	0,055	0,712	Pin vs Aster	0,470
Mm						0,259	0,928	Pin vs Ros	0,485
Pl							0,609	Mag vs Aster	0,896
								Mag vs Ros	0,308

MFA

	Cg	Mc	Me	MI	Mm	Pl	Rp		
Aa	0,379	0,843	0,543	0,562	0,431	0,104	0,468	Pin vs Angio	0,001
Cg		0,363	0,775	0,355	0,939	0,933	0,167	Mag vs Eudico	0,079
Mc			0,507	0,510	0,421	0,236	0,275	Ros vs Aster	0,375
Me				0,434	0,754	0,721	0,176	Pin vs Mag	0,312
MI					0,387	0,261	0,997	Pin vs Aster	0,008
Mm						0,992	0,223	Pin vs Ros	0,067
Pl							0,178	Mag vs Aster	0,034
								Mag vs Ros	0,358

Estiolamento									
	Cg	Mc	Me	MI	Mm	Pl	Rp		
								Pin vs Angio	0,240
Aa	0,344	0,806	0,115	0,882	0,227	0,563	0,789	Mag vs Eudico	0,588
Cg		0,397	0,169	0,496	0,230	0,277	0,709	Ros vs Aster	0,497
Mc			0,341	0,998	0,472	0,964	0,760	Pin vs Mag	0,729
Me				0,443	0,849	0,148	0,330	Pin vs Aster	0,859
MI					0,509	0,861	0,845	Pin vs Ros	0,233
Mm						0,310	0,423	Mag vs Aster	0,930
Pl							0,658	Mag vs Ros	0,410

Anexo 4- Comparações coeficiente de regressão das espécies entre os dois locais. Valores em negrito indicam diferença significativa entre os locais, testadas através de Ancova ($P < 0,1$).

Espécies	Clorofila a/b	Clorofila/ massa	MFA	Estiolamento
<i>A. angustifolia</i>	0,185	0,328	0,512	0,833
<i>C. glaziovii</i>	0,609	0,004	0,187	0,638
<i>M. cinerascens</i>	0,505	0,121	0,836	0,804
<i>M. elegans</i>	0,049	0,364	0,049	0,019
<i>M. lorentziana</i>	0,278	0,679	0,324	0,695
<i>M. myrcioides</i>	0,806	0,583	0,453	0,558
<i>P. lambertii</i>	0,893	0,197	0,520	0,451
<i>R. parquioides</i>	0,267	0,572	0,444	0,392

Considerações Finais

Por entender que os padrões ecológicos observados hoje resultam tanto das interações ecológicas atuais (com o ambiente e entre as espécies) assim como dos fatores históricos e evolutivos (Webb *et al.*, 2002), nosso estudo se propôs a entender a relação de espécies florestais que co-ocorrem na Floresta Ombrófila Mista e que pertencem a diferentes clados filogenéticos, com o ambiente de luz em campo.

No primeiro artigo foram avaliadas as diferenças nos nicho de luz entre os clados, visando compreender se eles diferenciavam na sua posição no gradiente assim como em sua amplitude. Os clados cujas ramificações são mais basais diferenciaram quanto ao seu nicho, enquanto os que se diferenciaram mais recentemente, assim como as espécies mais próximas, não apresentaram diferenças, sugerindo assim conservação filogenética de nicho. As coníferas, ao contrário do que se esperava, foram as que se mostraram com uma distribuição mais ampla no gradiente e aquelas que ocuparam os locais mais expostos ao sol, enquanto as angiospermas ocuparam nichos menos amplos e mais sombrios.

No segundo artigo, foi possível fazer o caminho inverso: se no primeiro olhávamos pelo lado do ambiente, neste segundo momento foi possível olhar através dos parâmetros. As espécies e clados foram comparados quanto à plasticidade de quatro parâmetros em resposta à luz. Embora as espécies tenham se diferenciado quanto aos valores de plasticidade, não foi possível visualizar um padrão filogenético e nem mesmo fisiológico. A maneira com que os dados coletados foram analisados pode ter dificultado a detecção de qualquer padrão de resposta, necessitando um maior detalhamento das análises sobre os diversos dados gerados. Ainda assim, os resultados encontrados podem ser resultantes do efeito de outros fatores sobre a plasticidade, como

a ontogenia e a exposição da vegetação a diferentes estresses que ocorrem simultaneamente (Valladares & Niinemets 2008).

Um dos pontos mais interessantes do nosso trabalho foi a oportunidade de poder comparar grupos que aparentemente são muito diferentes, mas que co-ocorrem na floresta, como coníferas e angiospermas. Iniciamos este trabalho com a visão amplamente difundida (e ainda verdadeira) de que as coníferas são um grupo cujos atributos são fortemente conservados, o que permite a sobrevivência destas em ambientes perturbados (Diaz *et al.* 2004). Com o aprofundamento na literatura, foi possível compreender que linhagens do hemisfério sul, como as Araucariáceas e as Podocarpaceas, seguiram rotas diferentes e irradiaram de forma a acompanhar as angiospermas na competição pela luz (Brodribb *et al.* 2012) e que as coníferas podem habitar uma maior diversidade de habitats do que se pensava anteriormente.

Embora tenhamos assumido que não há um padrão filogenético claro para o índice de plasticidade, o fato dos clados mais basais terem apresentado maior plasticidade em alguns parâmetros pode ser uma indicação de um padrão inverso ao inicialmente esperado, onde aparentemente os clados mais tolerantes a estresses bióticos estariam mais aptos a ter uma maior amplitude de nicho de luz e de respostas fisiológicas. Assim, se faz necessário um maior entendimento dos limites de tolerância destas espécies e clados aos estresses abióticos aos quais são expostos. Além disso, é importante o aprofundamento no conhecimento do nicho luminoso destas espécies e clados, a partir de plantas cultivadas sob condições controladas, com a finalidade de melhor compreendermos as características fisiológicas (tolerâncias e preferências) inerentes a cada um destes clados, e assim compararmos ao que foi observado em campo (na presença de interações). Também seria interessante um maior investimento em estudos com *P. lambertii*, cuja família vem sendo alvo de interesse crescente em

muitos estudos ecofisiológicos que veê possibilitando um novo olhar sobre a irradiação do grupo como um todo.

Referências Bibliográficas

- Ackerly, D.D. & Donoghue, M.J. (1995) Phylogeny and ecology reconsidered. *Journal of Ecology* **83**,730-733.
- Ackerly, D.D. & Reich P.B. (1999) Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* **86**, 1272-1281.
- Bateman, R. M., Crane, P. R., DiMichele, W. A., Kenrick, P. R., Rowe, N. P., Speck, T., & Stein, W. E. (1998) Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**, 263-92
- Boyce, C.K., Brodribb, T.J., Field, T.S., Zwieniecki, M.A. (2009) Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B*. **276**, 1771-1776.
- Brodribb, T.J. & Feild, T. S. (2010) Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters* **13**, 175–183.
- Brodribb, T. J., Pittermann, J., & Coomes, D. A. (2012) Elegance versus speed: examining the competition between conifer and angiosperm trees. *International Journal of Plant Sciences* **173**, 673-694.
- Brodribb, T. J., McAdam, S. A., Jordan, G. J., & Feild, T. S. (2009) Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. *New Phytologist* **183**, 839-847
- Chase, M. W., & Reveal, J. L. (2009). A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**, 122-127.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N. (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. p.5-55, Chapman & Hall, New York.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A. & Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* **15**, 295-304.

- Duarte, L.S.; Dillenburg, L.R. (2000) Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany* **48**, 531-537.
- Elton, C. (1933) *The ecology of animals*. 103p. Methuen, London.
- Feild, T.S. & Arens, N.C. (2007) The ecophysiology of early angiosperms. *Plant, Cell and Environment* **30**, 291–309.
- Feild, T. S., Chatelet, D. S., & Brodribb, T. J. (2009) Ancestral xerophobia: a hypothesis on the whole plant ecophysiology of early angiosperms. *Geobiology* **7**, 237-264.
- Feild, T. S., Arens, N. C., Doyle, J. A., Dawson, T. E., & Donoghue, M. J. (2004) Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology. *Paleobiology* **30**, 82-107.
- Feng Y.L.; Cao K.F. & Zhang J.L. (2004) Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica* **42**, 431–437.
- Franco, A.M.S. & Dillenburg, L.R. (2007) Ajuste morfológico e fisiológico em plantas jovens de *Araucária angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. *Hoehnea* **34**, 135-144.
- Givnish, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**, 63-92.
- Gratani, L.; Covone, F. & Larcher W. (2006) Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* **20**, 549-558.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* **34**, 427-433.
- Harvey, P.H., Read, A.F. & Nee, S. (1995) Further remarks on the role of phylogeny in comparative ecology. *Journal of Ecology* **83**, 733-734.
- Henry, R. J. (2005) *Plant diversity and evolution: genotypic and phenotypic variation in higher plants*. Centre for Plant Conservation Genetics Southern Cross University, Lismore.
- Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, vol. 22,,p 415-427. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor.
- Kenrick, P., & Crane, P. R. (1997) The origin and early evolution of plants on land. *Nature* **389**, 33-39.

- Lusk, C. H.; Reich, P. B.; Montgomery, R. A.; Ackerly, D. D. & Cavender-Bares, J. (2008) Why are *evergreen* leaves so contrary about *shade*? *Trends in Ecology & Evolution* **6**, 299-303.
- Oldeman, R.A.A. (1990) *Forest Elements of Silvology*. 624 p, Springer-Verlag, Berlin.
- Palmer, J. D., Soltis, D. E., & Chase, M. W. (2004) The plant tree of life: an overview and some points of view. *American Journal of Botany* **91**, 1437-1445.
- Ricklefs, R.S. (1996) Phylogeny and ecology. *Tree* **6**, 229-230.
- Souza, R.P. & Válio I. F. M. (2003) Leaf optical properties as affected by shade in saplings of six tropical tree species differing in successional status. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **15**, 49-54.
- Swaine, M. D., & Whitmore, T. C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**, 81-86.
- Taiz, L.; Zeiger, E. (2004) *Fisiologia Vegetal*. 3ed. 719p. Artmed, Porto Alegre.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**, 237-257.
- Walters, M. B & Reich, P. B. (1999) Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, **143**, 143–54.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**, 475-505.
- Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**, 536-538.
- Whitmore, T. C. (1996) A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine, M. D. (Ed.) *The ecology of tropical forest seedlings*. p 3-39, UNESCO and Parthenon Publishing Group, Paris.
- Wiens, J. J. (2004) Speciation and Ecology Revisited: Phylogenetic Niche Conservatism and the Origin of Species. *Evolution* **58**, 193-197.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **36**, 519-539.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V. & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* **13**, 1310-1324.