

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA:
DIVERSIDADE E MANEJO DA VIDA SILVESTRE
NÍVEL DOUTORADO

LEONARDO MARQUES URRUTH

RECONSTRUÇÃO DO HISTÓRICO DE DISTÚRBIOS NO DOSSEL E SEUS EFEITOS
NA ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA

SÃO LEOPOLDO

2016

Leonardo Marques Urruth

**RECONSTRUÇÃO DO HISTÓRICO DE DISTÚRBIOS NO DOSSEL
E SEUS EFEITOS NA ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DA
FLORESTA OMBRÓFILA MISTA**

Tese apresentada como requisito parcial para
obtenção do título de Doutor em Biologia, pelo
Programa de Pós-Graduação em Biologia da
Universidade do Vale do Rio dos Sinos -
UNISINOS

Orientador: Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira

São Leopoldo

2016

U81p Urruth, Leonardo Marques.

Reconstrução do histórico de distúrbios no dossel e seus efeitos na estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Mista / por Leonardo Marques Urruth. – 2016.

76 f. ; 30 cm.

Tese (doutorado) – Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-Graduação em Biologia, 2016.

“Orientação: Prof. Dr. Juliano Morales de Oliveira”

Catálogo na Publicação:

Bibliotecária Fabiane Pacheco Martino - CRB 10/1256

Leonardo Marques Urruth

RECONSTRUÇÃO DO HISTÓRICO DE DISTÚRBIOS NO DOSSEL
E SEUS EFEITOS NA ESTRUTURA E FUNCIONAMENTO DA
FLORESTA OMBRÓFILA MISTA

Tese apresentada como requisito parcial para
obtenção do título de Doutor em Biologia, pelo
Programa de Pós-Graduação em Biologia da
Universidade do Vale do Rio dos Sinos -
UNISINOS

Aprovado em

BANCA EXAMINADORA

Dr. Ênio Egon Sosinski Júnior - Embrapa Clima Temperado

Dr. Gerhard Ernst Overbeck - Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS

Dr. Alexandro Marques Tozetti - Universidade do Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS

Dr. Thiago Closs De Marchi - Universidade do Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente ao meu orientador Professor Dr. Juliano Morales de Oliveira pela dedicação, entusiasmo e generosidade em compartilhar seu conhecimento durante o período do doutorado. Mas, sobretudo agradeço pela amizade, que espero que seja mais longa do que as Araucárias. Muito obrigado!

Ao Professor Dr. Victor Hugo Valiati, pela solicitude e orientações que me prestou durante o período do doutorado.

Aos professores, colegas e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Biologia da UNISINOS pelo suporte na execução deste trabalho, e pela convivência enriquecedora durante os últimos anos.

À BAESA S/A pela concessão de bolsa e recursos ao projeto.

Aos sempre solícitos servidores da Floresta Nacional de São Francisco de Paula: Damiane Maria Boziki, Edenice Souza, Artur José Soligo, e Arselino Pereira de Moraes (o Cabo), em nome dos demais.

Aos colegas da Secretaria Estadual do Meio Ambiente pelo incentivo e compreensão nos vários momentos de afastamento durante a execução deste trabalho.

Ao Professor Dr. Alexandre Fadigas de Souza pelo acesso aos dados dos inventários florestais da Floresta Nacional de São Francisco de Paula.

Agradeço igualmente a Professora Dra. Sandra Cristina Muller e ao Rodrigo Scarton Bergamin pelo acesso aos dados dos inventários do Centro de Pesquisas e conservação da natureza Pró-Mata e Parque Nacional Aparados da Serra.

Agradeço a Bruna Chites pelo auxílio na elaboração do mapa de localização das áreas de estudo.

Aos amigos que ajudaram nos trabalhos de campo e de laboratório: André Camatti, Bruna Chites, César Bartzen, Daison Garces, Edinei Moreira, Gustavo Simon, Jamilly Couto,

Marcus Lanner Vieira, Silvano Martens, e Valéria Lemke. Sem vocês este trabalho não seria possível. Muito obrigado!

Agradeço aos colegas que passaram pelo Laboratório de Ecologia Vegetal da Unisinos durante os últimos sete anos. Obrigado pelo excelente convívio, amizade e aprendizado.

Agradeço à minha família, pela educação, apoio e amor incondicional em todas as horas.

Agradeço a minha Mãe, Maria Nazaré Marques, por tudo! Te amo Mãe!

Agradeço especialmente à minha esposa, Cristiana Silveira Barbosa, que me acompanha desde a graduação e me deu suporte em toda minha jornada acadêmica. Muito obrigado pela paciência, compreensão, companheirismo e incentivo durante todos esses anos. Esse trabalho também é teu.

Beijo Cris. Te amo!

RESUMO

Árvores são organismos sésseis que consomem recursos e interagem primariamente com as árvores vizinhas. Considerando que muitos fatores afetam o crescimento das árvores, compreender melhor as causas de variações no crescimento ao longo de sua trajetória de vida é informação muito valiosa em ecologia, e pode ter muitas aplicações. A dendrocronologia fornece a abordagem adequada para a reconstrução da variação de longo prazo no crescimento de espécies arbóreas. Nesta tese abordo a reconstrução do regime de distúrbios de dossel, por meio da análise dos padrões de crescimento abrupto verificados na variação de largura dos anéis de crescimento de espécies de árvores da Floresta Ombrófila Mista (FOM) no nordeste do Rio Grande do Sul. Usando dados morfológicos de inventários de dois projetos de parcelas permanentes observamos que os históricos de distúrbios descritos estão fortemente relacionados com a estrutura atual da floresta. Considerando que a FOM foi amplamente submetida a extração de árvores de interesse madeireiro, e que as cronologias de distúrbios revelaram eventos sincrônicos de mudanças abruptas de crescimento das árvores, é provável que os distúrbios passados que identificamos se devam ao corte seletivo de árvores do dossel. Considerando que os distúrbios do dossel afetam o crescimento das árvores, e que as interações entre elas envolvendo acesso aos recursos se dão antes em nível de vizinhança, desenvolvo no segundo capítulo uma análise de como as relações entre diferenças funcionais entre árvores focais e sua vizinhança imediata, afetam o crescimento das árvores focais, e, como os distúrbios influenciam nessas relações. Para realizar essa análise eu emprego dados de atributos funcionais das espécies, a idade das árvores focais, obtida pela datação dos anéis de crescimento, e, também aplico os dados dos históricos de distúrbios construídos no primeiro capítulo. Foram encontrados efeitos positivos da dissimilaridade funcional de *A. angustifolia* e árvores vizinhas sobre o crescimento (efeito de complementariedade de vizinhança). Além disso, tais efeitos positivos foram dependentes do histórico de maior tempo

de estabilidade pós-distúrbios. Também observamos que para árvores da família Lauraceae ocorrentes em florestas mais intensamente submetidas a distúrbios de dossel, o efeito de complementariedade não é relevante, e a performance de crescimento das árvores depende das respostas das espécies ao filtro ambiental.

Palavras-chave: Anéis de crescimento; atributos funcionais; corte seletivo; distúrbios de dossel, Floresta com Araucária, Mata Atlântica.

ABSTRACT

Trees are sessile organisms that consume resources and interact primarily with neighboring trees. Whereas many factors affect tree-growth, understand the causes of variations in growth over their tree life trajectories is very valuable information on ecology, and may have many applications. Dendrochronology provides the proper approach to the reconstruction of the long-term tree-growth variation. In this thesis, I realized a canopy disturbance reconstruction, through the analysis of tree growth surges patterns in Ombrophyllous Mixed Forests (FOM) in northeastern Rio Grande do Sul. Using morphological data from two permanent plots projects inventories we observed that the disturbance histories described were strongly related to the current forest structure. Whereas the FOM has been widely and intensively subjected to logging, and disturbance chronologies revealed synchronistic events of abrupt changes in tree growth, likely due to selective logging. I also investigate the complementarity effect on tree growth, based on functional dissimilarity between focal trees and surrounding tree communities, analyzing also the influences of disturbance histories. Positive effects of complementarity were observed in trees of *A. angustifolia*. Furthermore, such positive effects were dependent on the history of longtime post-disturbance stability. We also observed that Lauraceae trees occurring in intensively logged plots the complementarity effect was significant, and the growth performance of the trees depends on the responses to environmental filter.

Key-words: Atlantic forest, Araucaria forest, canopy disturbances, functional traits; logging, tree-rings.

LISTA DE FIGURAS

1. Tree-growth patterns reveal canopy disturbance histories related to stand structure in subtropical Atlantic rain forests of South America.

Figure 1. Three study site locations (polygons filled in black) within the Mixed Ombrophyllous Forest range in Southeastern South America, and the indication of study sites at Rio Grande do Sul northeastern highland plateau: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP); Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (CPM); Parque Nacional de Aparados da Serra (PAS).

Figure 2. Principal Component Analysis biplot, showing the structural variation among the 10 studied Mixed Ombrophyllous Forest stands, distributed in three highland plateau sites in Southern Brazil: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (triangles), Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (circles) and Parque Nacional de Aparados da Serra (squares). Forest stands were described by tree's total basal area, stem density, average total height and average bole height.

Figure 3. Principal Component Analysis biplot, showing the disturbance history variation among the 10 studied Mixed Ombrophyllous Forest stands, distributed in three highland plateau sites in Southern Brazil: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (triangles), Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (circles) and Parque Nacional de Aparados da Serra (squares). Forest stands were described by highest disturbance intensity (HDI), time since the most intense disturbance (TID), last disturbance intensity (LDI), time since the last disturbance (TLD) and stability time (STA).

2. Efeito de complementaridade de vizinhança no crescimento de árvores numa floresta subtropical dependem do histórico de distúrbios

Figura 1. Localização dos três sítios de estudo (polígonos preenchidos em preto) na área de distribuição da Floresta Ombrófila Mista no Sudeste da América do Sul. FSP – Floresta Nacional de São Francisco de Paula; CPM - Centro de pesquisa e conservação da natureza – Pró-Mata; PAS – Parque Nacional Aparados da Serra.

Figura 2: Análise de Componentes Principais mostrando a variação no histórico de distúrbios entre 10 parcelas (ha^{-1}) em Floresta Ombrófila Mista, distribuídos em três sítios montanos no sul do Brasil: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (triângulos), Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (círculos) e Parque Nacional de Aparados da Serra (quadrados). Estandes florestais foram descritos por maior intensidade de distúrbios (HDI), tempo desde o distúrbio mais intenso (TID), intensidade do último distúrbio (LDI), tempo desde o último distúrbio (TLD) e tempo de estabilidade (STA).

LISTA DE APÊNDICES

2. Tree-growth patterns reveal canopy disturbance histories related to stand structure in subtropical Atlantic rain forests of South America.

Appendix 1: Chronology of synchronous growth release frequency to Floresta Nacional de São Francisco de Paula. Empty circles represent a major growth release events.

Appendix 2: Chronology of synchronous growth release frequency to Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata. Empty circles represent a major growth release events.

Appendix 3: Chronology of synchronous growth release frequency to Parque Nacional de Aparados da Serra. Empty circles represent a major growth release events.

Appendix 4: A – Results of Structure PCA: DENS: Density of trees; H: Tree height; BH: Bole height; BA: Basal area. B – Results of Disturbance PCA: HDI: disturbance intensity; LID: intensity of last disturbance; TID: time after maximum disturbance; TLD: time after last disturbance; STA: stability time.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS.....	16
2 TREE-GROWTH PATTERNS REVEAL CANOPY DISTURBANCE HISTORIES RELATED TO STAND STRUCTURE IN SUBTROPICAL ATLANTIC RAIN FORESTS OF SOUTH AMERICA	19
ABSTRACT.....	19
INTRODUCTION.....	21
METHODS	24
RESULTS.....	31
DISCUSSION	34
CONCLUSIONS	37
REFERENCES	39
APPENDIX.....	48
3 CAPÍTULO II – EFEITO DE COMPLEMENTARIDADE DE VIZINHANÇA NO CRESCIMENTO DE ÁRVORES NUMA FLORESTA SUBTROPICAL DEPENDE DO HISTÓRICO DE DISTÚRBIOS.....	52
RESUMO.....	52
INTRODUÇÃO	53
MÉTODOS.....	55
RESULTADOS.....	62
DISCUSSÃO.....	63
CONCLUSÕES.....	66
REFERÊNCIAS.....	68
4 CONCLUSÕES.....	74

1 INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais e subtropicais estão sujeitas a uma ampla gama de perturbações de origem natural ou antrópica com duração, intensidade e frequência variáveis (Chazdon 2003). Perturbações de larga-escala (furacões, deslizamentos, terremotos) dão origem a extensas áreas de florestas sucessionais (Souza 2008). Porém, na ausência de distúrbios de larga-escala a dinâmica de regeneração no interior da floresta é fortemente influenciada por fatores considerados endógenos, como a estrutura da vegetação e as interações interespecíficas que operam em escala de vizinhança: mortalidade de recrutas devido aos patógenos, herbivoria, predação de sementes, alelopatia, heterogeneidade no ambiente físico, e a formação de clareiras (Grau 2000). Portanto, distúrbios de menor escala em florestas, como a queda de galhos ou a morte de uma ou mais árvores produzem aberturas no dossel fechado afetando estrutura e dinâmica florestal. A queda de uma árvore na floresta dá início a um evento sucessional chamado fase de regeneração de clareira, que culmina na ocupação do dossel por uma nova árvore (Hubbell e Foster 1986). A dinâmica de clareiras influencia grande parte da diversidade de árvores em florestas (Brokaw e Busin 2000) por promover a coexistência de espécies com diferentes estratégias de usos de recursos, dispersão e habilidades competitivas (Connell 1978). Por outro lado, os distúrbios florestais também podem ter origem antrópica, variando desde a completa remoção da floresta até a colheita de sementes (Souza et al. 2012). O empobrecimento da biodiversidade é também causado pela degradação florestal, incêndios florestais, criação de bordas, e o corte seletivo de árvores para exploração madeireira (Barlow et al. 2016).

Considerando que um dos paradigmas atuais da ecologia florestal atesta a existência de um eixo dominante de variação na história de vida entre espécies de árvores em florestas de dossel fechado, onde espécies pioneiras demandantes de luz, e espécies tolerantes à sombra ocupam seus dois extremos (Denslow 1987, Wright et al. 2003), árvores de diferentes

espécies, que ocupam diferentes posições ecológicas nesse eixo, crescem em direção ao dossel de forma diferente dependendo das variações no gradiente de luz existente. No entanto, não apenas as tolerâncias e requisitos das espécies determinam seu crescimento no interior da floresta. As árvores também sofrem impedimentos ou retardos em crescimento por forças mecânicas, como a sobreposição de galhos ou troncos, ou pela extensão lateral de copas adjacentes (supressão de crescimento), de forma que outros distúrbios podem permitir novamente seu crescimento (liberação de crescimento) (Baker e Bunyavejchewin 2006). Tais eventos de mudança abrupta no crescimento das árvores ao longo de sua trajetória de vida podem indicar, portanto, aberturas no dossel da floresta devido a distúrbios, e podem ser identificados e interpretados através da aplicação de técnicas dendrocronológicas.

Anéis de crescimento são estruturas anatômicas do xilema secundário de plantas lenhosas e resultam da atividade periódica do câmbio vascular, meristema responsável pelo crescimento lateral em plantas (Fritts 1976; Schweingruber 1988). A dendrocronologia tem sido amplamente empregada para reconstruir históricos de distúrbios em florestas temperadas. Svoboda et al. (2012) reconstruíram o histórico de distúrbios de larga-escala (vendavais) e seus impactos sobre a estrutura de florestas subalpinas maduras de *Picea abies*, separando os efeitos causados a estrutura florestal pelos distúrbios pretéritos, daqueles atribuídos até então a gradientes altitudinais locais. Camarero et al. (2011) analisaram os anéis de crescimento da conífera *Abies alba*, cujo tipo florestal é apontado como em declínio, para reconstruir o histórico de manejo florestal e suas relações com as mudanças regionais no clima. Os autores apontam como causas para o declínio das florestas temperadas na região dos Pirineus espanhóis tanto o histórico de sobre-exploração madeireira na região, quanto o aumento das secas causadas pelo aquecimento climático. Nos trópicos destaca-se o trabalho de Baker et al. (2005) que reconstruíram históricos de distúrbios de longo prazo em uma Floresta Estacional da Tailândia, combinando análise de anéis de crescimento e aplicação de modelos de

estimação de idades sobre dados demográficos de longo prazo de parcelas permanentes. Os autores identificaram eventos de distúrbios de larga-escala, ao estabelecer relação sincrônica de pulsos de aumento abrupto de crescimento na largura dos anéis de crescimento de 12 espécies de árvores, em diferentes períodos, alcançando até 250 anos pretéritos. Baker e Bunyavejchewin (2006) analisaram os anéis de crescimento para reconstruir padrões de supressão e liberação de crescimento em cinco espécies simpátricas de dossel com diferentes tolerâncias à sombra em florestas estacionais da Tailândia. Nock et al. (2016) estudaram a trajetória de crescimento e ascensão ao dossel de duas espécies de Araucariaceae na Austrália, inferindo os efeitos do histórico de distúrbios sobre o crescimento das árvores.

Na Bolívia, Rozendaal et al. (2010) analisaram os anéis de crescimento de duas espécies de dossel reconstruindo o histórico de formação de clareiras como um *proxy* da substituição de espécies na floresta (turnover). Isso se deve ao fato de que um aumento no “turnover” ao longo do tempo implica em um aumento na frequência de formação de clareiras, que podem ser identificadas nos registros dos anéis de crescimento simplesmente por eventos sincrônicos de aumentos abruptos nas taxas de crescimento das árvores remanescentes, o que passa a ocorrer a partir da formação da clareira. Na região subtropical da América do Sul merece destaque o trabalho de Grau (2000) que analisou os anéis de crescimento para estudar a dinâmica de regeneração de *Cedrela lilloi* C. DC. na Argentina. Reconstruções de históricos de distúrbios, a partir das análises dos anéis de crescimento, têm sido empregadas para as mais diferentes abordagens em dinâmica florestal e em última análise para conservação de biodiversidade. Com a finalidade de investigar os mecanismos que permitem a coexistência de espécies de árvores pioneiras e tolerantes à sombra em florestas pluviais temperadas maduras do oeste e centro do Chile, Gutiérrez et al. (2004) utilizaram dados estáticos de regeneração de plântulas e juvenis em clareiras e análises de anéis de crescimento para estabelecer períodos de estabelecimento de coortes e relacionar a influência

dos distúrbios à dinâmica de regeneração das principais espécies do dossel. Os padrões de liberação de crescimento obtidos sugerem que as florestas estudadas permanecem livres de grandes distúrbios ao menos durante os últimos 450 anos, de forma que os registros dos anéis de crescimento apontam um regime de distúrbios dominado pela formação de clareiras devido a queda de pequenos conjuntos de árvores.

Nosso sistema de estudo é a Floresta Ombrófila Mista (FOM – Veloso et al. 1991), ou Floresta com Araucárias. A FOM é um ecossistema florestal montano subtropical que representa uma subdivisão do ameaçado Bioma Mata Atlântica, considerado como um hotspot de biodiversidade (Myers et al. 2000, Souza et al. 2014). As pesquisas em dendrodronologia na região iniciaram há poucos anos (Seitz & Kanninen 1989, Seitz 1991), mas já possuem resultados substanciais como os trabalhos sobre padrões de crescimento de longo prazo em *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, usando séries temporais de anéis de crescimento anuais e associações com o clima atual e pretérito (Oliveira et al. 2010, Silva et al. 2009). Além de *A. angustifolia*, trabalhos recentes têm revelado que espécies de árvores da família Lauraceae ocorrentes na FOM apresentam grande potencial para estudos dendrocronológicos (Cavalli 2014, Ávila 2015). Visando explorar tais potencialidades procedo no primeiro capítulo desta tese uma análise de padrões de crescimento de árvores de *A. angustifolia*, e oito espécies de árvores da família Lauraceae ocorrentes na FOM do nordeste do Rio Grande do Sul, com o objetivo de validar um método rápido de reconstrução de histórico de distúrbios florestais, avaliando as relações desses históricos com a estrutura florestal corrente.

Os padrões de crescimento das árvores ao longo de sua trajetória de vida respondem a aberturas no dossel da floresta, em decorrência dos distúrbios, permitindo a reconstrução histórica desses eventos. Por outro lado, outros fatores também influenciam no crescimento das árvores, como as interações bióticas em escala de vizinhança. Portanto, no segundo capítulo da tese, eu abordo as relações entre as diferenças funcionais entre árvores e suas

vizinhas imediatas para avaliar se maiores dissimilaridades funcionais, que podem ser uma expressão da diferenciação de nicho entre as espécies, afetam o crescimento das árvores (Loureau e Hector 2001). Esse fenômeno é chamado efeito de complementariedade de vizinhança (Chen et al. 2016). Considerando que o corte seletivo de árvores na FOM foi uma prática amplamente difundida, e que os distúrbios podem alterar a sucessão por modificar bruscamente a disponibilidade de recursos, eu analiso também os efeitos do histórico de distúrbios sobre a ocorrência de efeitos de complementariedade de vizinhança em florestas subtropicais montanas do sul da Mata Atlântica.

REFERÊNCIAS

- Ávila, G.F.R. 2015. Anéis de crescimento em espécies da família Lauraceae: características anatômicas e sinais dendroclimáticos. Master's thesis, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, BR.
- Baker P.J., Bunyavejchewin, S. 2006. Suppression release and canopy recruitment in five tree species from a seasonal tropical forest in western Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 22:521–529.
- Baker P. J., Bunyavejchewin, S., Oliver, C.D., Ashton, P.S. 2005 Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in Western Thailand. *Ecological Monograph* 75:317–343.
- Barlow, J., Lennox, G.D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., MacNally, R., Thomson, J.R., Ferraz, S.F., Louzada, J., Oliveira, V.H., Parry, L., Solar, R.R., Vieira, I.C., Aragão, L.E., Begotti, R.A., Braga, R.F., Cardoso, T.M., Oliveira Jr, R.C., Souza, C.M., Moura, N.G., Nunes, S.S., Siqueira, J.V., Pardini, R., Silveira, J.M., Vaz-de-Mello, F.Z., Veiga R.C., Venturieri A., Gardner, T.A. 2016. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 7:535(7610):144-7.
- Brokaw, N. V. L. Busing, R. T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183-188.

- Camarero, J. J., Bigler, C., Linares, J. C., Gil-Pelegrín, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759–769.
- Cavalli, J. 2014. Dendroecologia de *Nectandra Megapotamica* (SPRENG.) MEZ. (LAURACEAE) em florestas subtropicais de altitude: efeitos climáticos e de distúrbios no crescimento. Master's thesis, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, BR.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- Chen, Y., Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Hubbell, S. P., Wang, Y. Shixiao, Y. 2016. Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical forest *Ecology* 97: 776–785.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199 (4335): 1302-1310.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Fritts HC. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Grau, H.R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 227-242.
- Gutiérrez, A. G., Armesto, J. J., Aravena, J. C. 2004. Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* 92: 598–608.
- Hubbell, S. P., and R. B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In M. J. Crawley (Ed.). *Plant ecology*, pp. 77-96. Blackwell Scientific Publications, London, UK.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72–76.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nock, C. A., Metcalfe, D. J., Hietz, P. 2016. Examining the influences of site conditions and disturbance on rainforest structure through tree ring analyses in two *Araucariaceae* species. *Forest Ecology and Management* 366: 65–72. Oliveira et al. 2009,
- Oliveira, J. M, Roig, F. A, Pillar, V. D. 2010. Climatic signals in tree-rings of *Araucaria angustifolia* in the southern Brazilian highlands. *Austral Ecology* (2010) 35:134-147.

- Rozendaal, D. M. A., Soliz-Gamboa, C. C., Zuidema, P. A. 2010. Assessing long-term changes in tropical forest dynamics: a first test using tree-ring analysis. *Trees-Structure and Function* 25:115-124.
- Schweingruber, F. H. 1988. *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. D. Reidel Publishers, Dordrecht.
- Seitz, R. A., 1991. Avanços na silvicultura de *Pinus* sp. e *Araucaria angustifolia* no Sul do Brasil. in: Seitz, R.A., Reissmann, C.B., Carneiro, J.G.A., Malinovski, J.R., Soares, R.V. (Eds), *O Desafio das Florestas Neotropicais*. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, pp. 153–176.
- Seitz, R. A., Kanninen, M., 1989. Tree ring analysis of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil: preliminary results. *IAWA Bull.* 10, 170–174. DOI: 10.1163/22941932-90000485
- Silva, L. C. R., Anand, M., Oliveira, J. M., Pillar, V. D., 2009. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. *Glob. Change Biol.* 15, 2387–2396.
- Souza, A.F., Forgiarini, C., Longhi, S.J., Brena, D.A. 2008. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. *Acta Oecologica* 34:221-232.
- Souza A.F., Cortez L.S.R., Longhi, S.J. 2012. Native forest management in subtropical South America: long-term effects of logging and multiple-use on forest structure and diversity. *Biodiversity Conservation* 21:1953–69.
- Souza, A. F., Forgiarini, C., Longhi, S.J., Oliveira, JM. 2014. Detecting ecological groups from traits: a classification of subtropical tree species based on ecological strategies.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T. A., Fraver, S., Rejzek, J., Bace, R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 23:86–97.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R., Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal*. IBGE, Rio de Janeiro, BR.
- Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Condit, R., Hubbell, S. P., 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.

2 TREE-GROWTH PATTERNS REVEAL CANOPY DISTURBANCE HISTORIES RELATED TO STAND STRUCTURE IN SUBTROPICAL ATLANTIC RAIN FORESTS OF SOUTH AMERICA†

ABSTRACT

Forest ecosystems are subject to a variety of disturbance regimes, among which selective logging has become a major disrupting force acting in most forested landscapes of the world. Logging of even a few canopy trees per hectare can alter profoundly the forest structure, leading the explored patches at early successional stages, where above ground biomass recovery may take several decades. Disturbance histories confers valuable information toward an understanding of community dynamics. Dendrochronological analyses may provide extensive evidence to infer disturbance histories in woody and forested landscapes, especially in boreal and temperate zones, and have proven feasible, in some cases, to access long-term tree growth and disturbance histories in tropical and subtropical regions. Here, we sought to apply a rapid assessment of canopy disturbance history in Mixed Ombrophylous Forest based on dendrochronological evidence of synchronous growth surges among trees, assuming the premises that selective logging was a widespread practice in MOF and that canopy disturbance influences forest structure. We build a disturbance chronology for forest stands of MOF region and found discrete periods of higher frequency of tree growth surges that indicate canopy disturbances attributable to logging. We found that plots with several subsequent events of high frequency of major growth releases, denoting episodes of canopy disturbances, and consequently had less time to recovery, showed successional profiles, with higher density of trees, and lower height and basal area. Inversely, we found that plots

subjected to longer time without disturbances attributable to logging are more closely related to late successional stands. Our results showed the feasibility to apply a disturbance reconstruction method in Mixed Ombrophyllous Forest through dendrochronology. The method has several potential applications, opening the possibility of obtaining unprecedented long-term data, allowing to access the potential slow decay of biodiversity or ecosystem functions after logging, especially in heavily exploited ecosystems as Mixed Ombrophyllous Forest.

Keywords: Selective logging, Disturbance history, tree-rings, Mixed Ombrophyllous Forest, Araucaria Forest.

† With collaboration of Juliano Moraes Oliveira, Sandra Cristina Müller, Rodrigo Scarton Bergamin, Solon Jonas Longhi and Alexandre Fadigas de Souza

* Formatted according to guidelines for publication in “Applied Vegetation Science”.

INTRODUCTION

Contrary to the pristine forest myth, the disturbance/recovery paradigm states that every forest has experienced at least some level of disturbance, making forested landscapes a mosaic of patches with distinct historical disturbances and recovery stages (Chazdon 2003, Barlow et al. 2016). Forest ecosystems are subject to a wide range of disturbance regimes, varying in frequency, intensity, severity, synergism and return interval or turnover time (White & Pickett 1985). Logged forests are becoming an increasingly dominant component of many landscapes and their conservation value are less understood and likely overestimated than cleared forests (Putz et al. 2012, Burivalová et al. 2014). Selective logging of even a few canopy trees per hectare can alter profoundly forest structure, affecting biomass, biodiversity and ecosystem functions (Felton et al. 2006, Gatti et al. 2014). Tree mortality post-logging can be spatially pervasive, and temporally persistent, even increasing forest structural decay with time (higher tree density, lower basal area and height), contributing to kept logged patches at early successional stages, in a retrogressive succession perspective (Cannon et al. 1994, Gatti et al. 2014, Osazuwa-Peters et al. 2015, Rocha Santos et al. 2016). After a few decades, logged patches frequently presented higher density of thinner stems (Hall et al. 2003, Gutiérrez-Granados et al. 2011, Osazuwa-Peters et al. 2015, Rutten et al. 2015) and increased occurrence of pioneer species, more typical from early successional stages (Souza & Martins 2005, Broadbent et al. 2008, Gutiérrez-Granados et al. 2011, Souza et al. 2012), where above ground biomass recovery may take several decades (Gourlet-Fleury et al. 2013, Lewis et al. 2015).

The knowledge of disturbance histories in forested landscapes thus provides an important basis to assess community recovery (Chazdon 2003) and carbon budgets drivers (Frolking et al. 2009), as well as to develop conservation and management strategies (Boucher

et al. 2009, Edwards et al. 2014). However, for the most diverse and threatened forests of the world – in the tropics and subtropics, documental or *proxy* evidences of disturbances are scarce, and usually of low spatial and temporal resolution and coverage (Chazdon 2003, Li et al. 2016). In boreal and temperate zones, dendrochronological analyses have provided extensive evidence to infer disturbance histories in woody and forested landscapes with high accuracy, wide coverage and high resolution, at different spatial and temporal scales (*eg.* Lorimer & Frelich 1989, Pollmann 2002, Rubino e McCarthy 2004, Camarero et al. 2011, Svoboda et al. 2012, Ko & Lee 2013). Tree-rings evidence has proven feasible, in some cases, to access long-term tree growth and accurately determine tree ages in tropical forests (Rozendaal & Zuidema 2011). Using this approach, disturbance reconstructions were developed recently in tropical (Baker et al. 2005, Baker & Bunyavejchewin 2006, Rozendaal et al. 2010, Middendorp et al. 2013, Nock et al. 2016) and subtropical forest regions (Grau 2000, Gutiérrez et al. 2004). Dendrochronology have several applications as investigations in recruitment patterns, gap dynamics, aboveground biomass variations, canopy ascension trajectories, compositional turnover, and have been recommended as promising research strategy to fill current gaps in forest ecology (Zuidema et al. 2013).

In the high latitudes of the Atlantic Rain Forest of South America, a subtropical mixed conifer-hardwood forest predominates in the highlands, the so-called Mixed Ombrophillous Forest (MOF; Veloso et al. 1991). This forest type is characterized by the dominance of a long-lived pioneer conifer – *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, that forms an emergent (and/or canopy) stratum over (or intermingled with) a species-rich flora of angiosperm trees (Souza 2007, Souza et al. 2008); *A. angustifolia* accounts for the greatest proportion of the aboveground biomass (Rosenfield & Souza 2014), and Lauraceae is usually the angiosperm family with higher richness and abundance of large trees (Canalez et al. 2006, Higuchi et al. 2012, Sonogo et al. 2007). Spatially extensive natural disturbance events are unlikely in MOF,

once earthquakes are absent, hurricanes and wildfires are rare (Soares & Cordeiro 1974, Reckziegel 2007). The natural disturbances vary from infrequent large landslides and windstorms, to more frequent canopy gap creation caused by natural falling trees. Human induced forest alterations related to logging of large *A. angustifolia* and other timber species is, on the other hand, a widespread disturbance in MOF remnants (Souza et al. 2008; Vibrans et al. 2011). Since late 19th century until recent decades, *A. angustifolia* was widely exploited because of their high timber value (Cabral & Cesco 2008, Eduardo 1974), leading to its Critically Endangered conservation status (Thomas 2013). Latter logging operations in MOF also focused on other less valuable timber species, such as *Ocotea* spp. (Lauraceae) (Hueck 1972, Souza et al. 2012). Indeed, evidences of selective logging were detected in 78% of the MOF stands recently inventoried in Brazilian Santa Catarina state (Vibrans et al. 2011). In a comprehensive analysis of management impacts in MOF, Souza et al. (2012) found that selective logging of commercial timber species, fragmentation and chronic degradation by multiple-use practices, lead forest remnants to an early successional stage, as indicated by forest structural and floristic characteristics. However, interaction between those factors was not determined because logging history was unknown for the forest stands sampled out of their control site (a natural reserve). Such canopy disturbance histories can be accessed in FOM through Dendrochronology. *A. angustifolia* is known to form annual growth rings in response to seasonal conditions (Seitz & Kanninen 1989, Oliveira et al. 2009), allowing the development of climate sensitive tree-ring chronologies (Silva et al. 2009, Oliveira et al. 2010). Recent works has also revealed annual growth-rings in Lauraceae trees from MOF, such as *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez, *Ocotea elegans* Mez, and *Ocotea pulchella* (Nees) Mez (Cavalli 2014, Ávila 2015).

Here, we sought to apply a rapid assessment of canopy disturbance history in MOF, based on dendrochronological evidence of synchronous growth surges among trees in

highland plateau region. Assuming the premises that selective logging was a widespread practice in MOF (Cabral & Cesco 2008, Eduardo 1974, Vibrans et al. 2011) and that canopy disturbance influences forest structure (Cannon et al. 1994, Souza et al. 2012, Gatti et al. 2014, Rocha Santos et al. 2016), we evaluated the feasibility of such methodological approach by testing the validity of the following theoretical expectations:

Expectation 1 - In most MOF stands we expect to identify periods of concentrated synchronous growth surges among trees, likely to be the general growth response of trees to a more opened forest canopy after logging operations.

Expectation 2 - Forest stands submitted to higher frequency of synchronous tree-growth surges, expressing higher disturbance intensity, or submitted to longer periods of subsequent tree-growth surges, expressing a chronic disturbance regime mediated mainly by logging, are kept at early successional stages, with higher tree density, lower height of trees and basal area. The opposite is also true, where forest stands under the higher undisturbed period, will present forest structure more closely related to late successional forests, as higher height of trees, higher basal area, and lower tree density.

METHODS

Study sites

We studied stands of MOF at three sites, under similar altitude, relief and climatic conditions, in northeastern highlands of Rio Grande do Sul state, Brazil. The Floresta Nacional de São Francisco de Paula (29°25S, 50°23W) is a federal protected area declared in 1945 in São Francisco de Paula municipality, and extends for 1606 ha of forests, at average altitude of 930 m. The vegetation is a mosaic of well-conserved MOF patches alternated with

secondary patches where logging operations were intensively carried out, mainly focused on *Araucaria angustifolia* and a few other timber species up to 1945 or 1987 (Souza et al. 2008). The Parque Nacional de Aparados da Serra (29°07S, 50°50S) is a federal protected area declared in 1959 in Cambará do Sul municipality, with 10250 ha. The area comprises a mosaic of MOF and natural grasslands at high altitudes ranging from 800 m to 1200 m, besides fog forest and rupicolous vegetation in canyons and lower altitudes (IBAMA 2003). The Centro de Pesquisa e Conservação da natureza – Pró-Mata (29°26S, 50°08W) is a private protected area declared in 1994 in São Francisco de Paula municipality. It covers 3103 ha, with altitudes ranging between 800 to 950 m, comprising MOF and grasslands on the plateau, and Dense Ombrophyllus Forest in scarps at lower altitudes (PUCRS 2011). The regional climate on Köppen-Geiger's classification system (Peel et al. 2007) is Cfb – humid temperate with mild summer. The mean annual temperature is 14.5°C and the mean annual rainfall is 2256 mm, evenly distributed over the year (Backes 1998). The geomorphologic formation Planalto das Araucárias predominate, where relief is undulated and smoothly undulated and altitude presents a gradient of increasing elevation to northeast direction, with cambisoils and lithosols (Streck et al. 2008).

Sampling design

We study ten 1-ha plots of MOF, that were inventoried by two previous research projects, namely: “Conservation and Management of Forest Ecosystems - Araucaria Biome and transitions”, carried in the Floresta Nacional de São Francisco de Paula from 2001 to 2008 (Netto et al. 2013), and “Permanent sample plots of the Southern Atlantic forest Corridor on Northeastern of Rio Grande do Sul”, carried out in the Parque Nacional Aparados da Serra and Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza – Pró-Mata, ongoing since 2008. In both projects the sample plots were squares of 100 x 100 m, included only trees with

bole diameter wider than 10 cm at breast height. Every sampled tree was determined to the species level and had its bole circumference, bole height and total height measured. However, their protocols differ in sampling effort. In the first project, each plot was fully subdivided in 100 quadratic subplots of 100 m², while in the latter project each plot was twelve circular subplots of 100 m², distributed regularly between plot quarters and evenly within plot quarters. Here, we considered four plots from the Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP 1, 2, 3 and 4), three plots from Parque Nacional dos Aparados da Serra (PAS 1, 2 and 3) and three plots from Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza – Pró-Mata (CPM 1, 2 and 3).

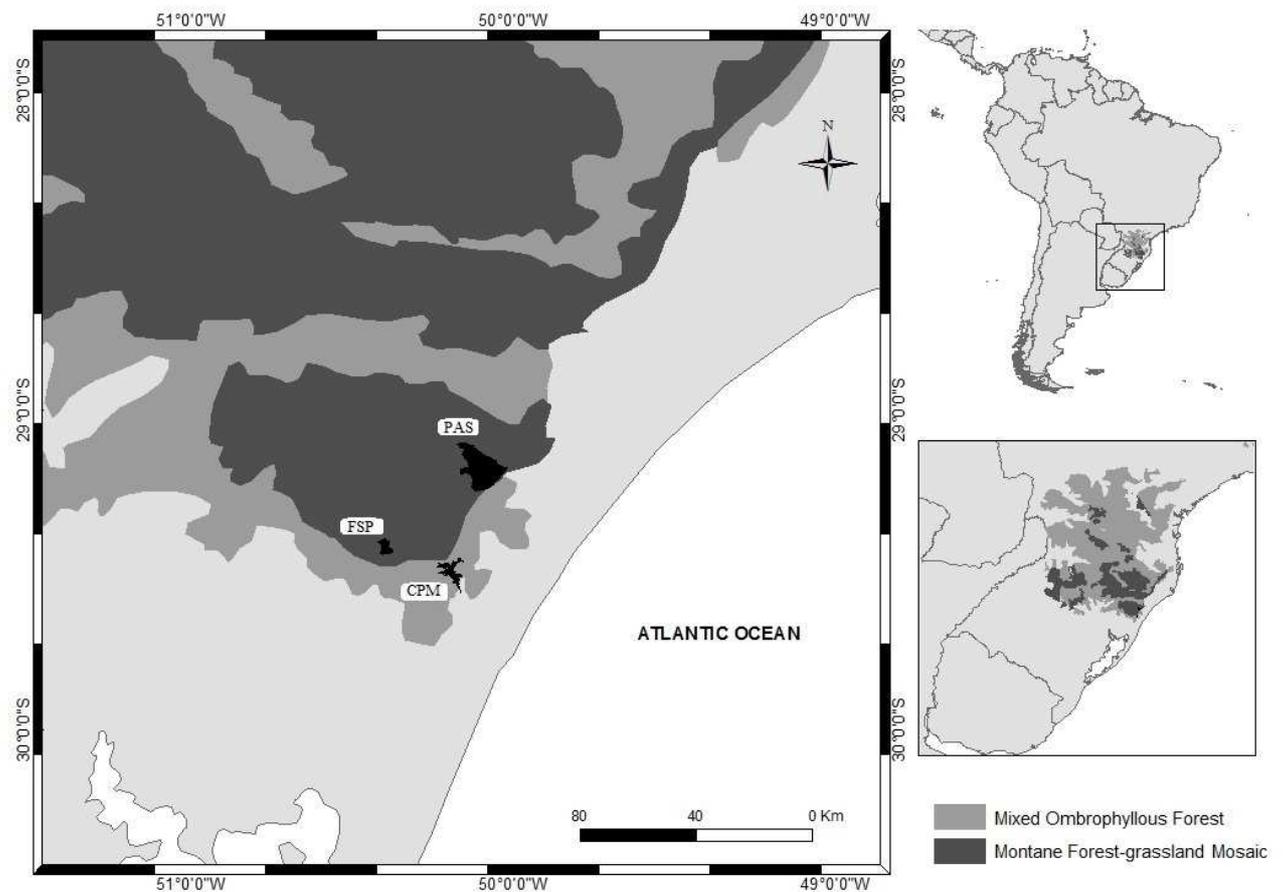


Fig. 1. Three study site locations (polygons filled in black) within the Mixed Ombrophyllous Forest range in Southeastern South America, and the indication of study sites at Rio Grande do Sul northeastern highland plateau: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP); Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (CPM); Parque Nacional de Aparados da Serra (PAS).

Stand structure patterns

For each plot, we determined the following structural descriptors, based on inventories carried out in 2008 for all sites: total tree density (stems \times ha^{-1}), total basal area (stem's transversal surface \times ha^{-1}) and mean tree height. Those descriptors were estimated by average of the subplot values. For plots from Floresta Nacional de São Francisco de Paula, the estimates were based on twelve subplots taken regularly between plot quarters and evenly within plot quarters (the same criteria defined for the other two sites). To identify independent

structural axes we used Principal Component Analysis, on a Pearson correlation matrix between structural descriptors. The first ordination axis (58%) highlighted the variation among stands in relation to tree size and density, likely related to the process of stand thinning with increasing tree size, and was hereafter named tree size axis. The second axis (22%) was markedly related to the number of stems in the stands, hereafter named density axis. The third axis (19%) showed a negative relation between stand basal area and tree height among stands, evidencing an allometry axis (Figure 2).

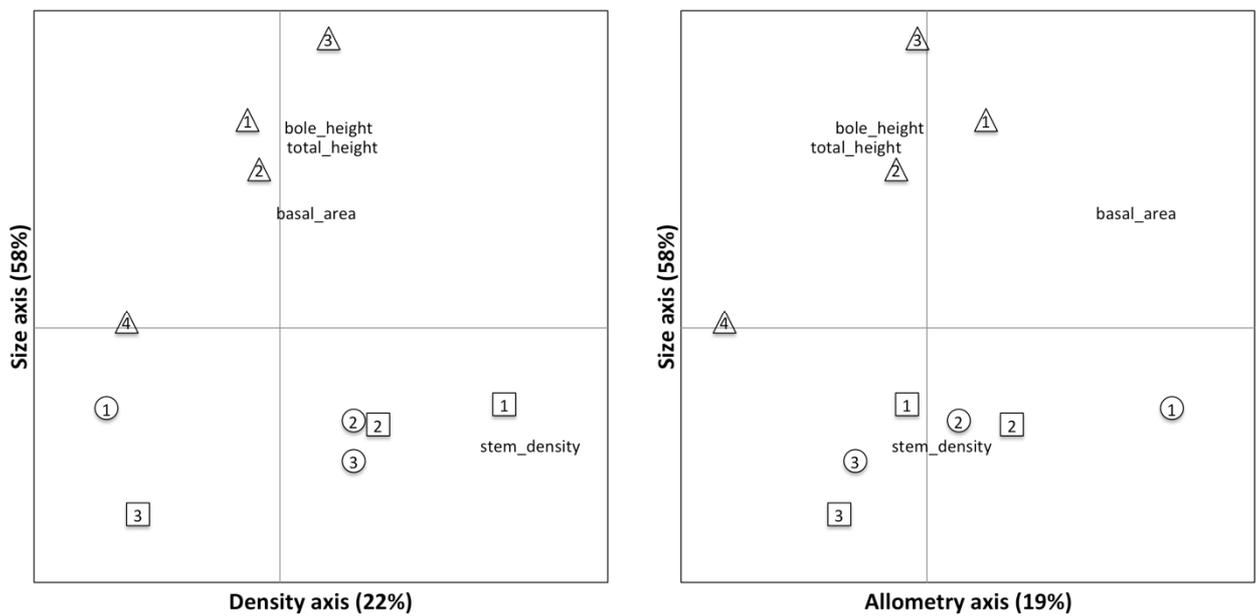


Figure 2: Principal Component Analysis biplot, showing the structural variation among the 10 studied Mixed Ombrophyllous Forest stands, distributed in three highland plateau sites in Southern Brazil: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (triangles), Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (circles) and Parque Nacional de Aparados da Serra (squares). Forest stands were described by tree's total basal area, stem density, average total height and average bole height.

Synchronous growth-release chronologies

To obtain lifetime growth series of trees we performed preferential sampling of canopy trees in the sample plots. In total, we sampled 83 trees, 35 of *Araucaria angustifolia* and 48 of Lauraceae species: one *Cryptocarya aschersoniana* Mez, one *Nectandra grandiflora* Nees, 10 *Nectandra megapotamica*, four *Ocotea bicolor* Vattimo-Gil, 11 *Ocotea elegans*, three *Ocotea indecora* (Shott) Mez, three *Ocotea porosa* (Nees) Barroso, 15 *Ocotea pulchella*. All species are typical or frequently occupants of forest canopy in MOF region, except for *N. grandiflora* which only eventually occurs among the tallest trees in secondary stands. Species nomenclature was verified in the Tropicos database of the Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>). For each tree we extracted two to four transversal trunk cores (bark-pith) with an increment borer ($\varnothing = 5.1$ mm), approximately at 1.3 m height. Wood sampling was carried out in 2009 and 2013 at CPM and PAS, and 2012 to 2015 at FSP. The cores were fixed in wooden supports, air-dried and mechanically polished with sandpaper of gradually finer grades of grit (from 60 to 600 grains) to highlight the anatomical structures. Under stereomicroscope the growth rings were identified, dated and measured to the nearest 0.01 mm, with the help of a Velmex® measurement system, following Stoke & Smiley (1968) procedures. Growth-ring series were not cross-dated, and thus give only an approximated growth time series.

We applied the radial-growth averaging method (Nowacki & Abrams 1997) to verify the occurrence of sustained growth release events in each tree. This method focuses on trees that were not directly affected by the disturbance, but had their growth influenced by the disturbed neighborhood trees (Altman et al. 2014). Such approach is based on sudden and sustained radial growth increase due to improved light input that follows a canopy disturbance (Lorimer & Frelich 1989). We sampled only one recording tree by subplot, to avoid

overvaluation of local disturbance (subplot scale) that can affect more than one tree, confounding release event frequency.

A growth release was defined as percentage growth change in a given period exceeds a given threshold. The percentage growth change (%GC) was calculated for each year from the formula: $\%GC = [(M2 - M1)/M1] \times 100$, where M1 is the mean annual diameter growth of the preceding 10-yr period (including the current year), and M2 is the mean annual diameter growth of the subsequent 10-yr period (Nowacki & Abrams 1997). Before defining the growth change threshold, we tested for possible differential maximum growth levels between lineages, by comparing tree's %GC third quartile between *A. angustifolia* and Lauraceae. For this, we applied an ANOVA with randomization test (Pillar & Orłócci 1996), constraining permutations within plots to control for among plot differences in growth conditions. We found no difference in maximum growth levels between *A. angustifolia* and Lauraceae trees ($p = 0.235$), and therefore adopt a unique arbitrary growth change threshold value of 75% to infer growth release events in the sampled trees. Calculations of %GC and release events was performed on program ARSTAN version 44h3 (Cook 1985), and ANOVA with randomization tests on MULTIV version 3.34b (Pillar 2006). Then, a chronology of synchronous growth release frequency was obtained to each plot, by computing in 11-year moving windows the number of growth release events divided by the number of recording trees.

Growth-release patterns

Assuming that the frequency of synchronous growth release would reflect the intensity of canopy disturbances, because most intense disturbances are likely to affect more trees in a stand, we defined the following disturbance descriptors for each stand: highest disturbance

intensity (HDI) – the highest frequency of synchronous growth-release in a chronology; time since the most intense disturbance (TID) – the time elapsed (in years) after the most intense disturbance in a chronology; last disturbance intensity (LDI) – frequency of the last synchronous growth-release event in a chronology; time since the last disturbance (TLD) – the time elapsed (in years) after the last synchronous growth-release event in a stand chronology; and stability time (STA) – the number of years with no synchronous growth-release in a chronology. To allow comparison among sites, only their common period were considered to compute those descriptors.

The association between stand structure and disturbance history were accessed through the Procrustes Correlation between matrices of stands described by the four structural and the five disturbance variables, and tested the statistical significance through randomization test (Legendre & Legendre 2012). Once a significant association was found, we explored association patterns, by computing a Principal Component Analysis (PCA), on a Pearson correlation matrix between disturbance descriptors, and compared its ordination axes to the structure PCA's axes, through Pearson correlations and permutation tests. These analyses were run on MULTIV version 3.34b (Pillar 2006).

RESULTS

The period covered by two or more trees with ring-width series recording growth surges extended back to late 1800's in most plots from Floresta Nacional de São Francisco de Paula and Parque Nacional de Aparados da Serra, and back to early or mid 1900's in the plots from Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza - Pró-Mata. Among all plots, along those respective periods, 66 trees (71% of *A. angustifolia* and 85% of Lauraceae) recorded one or multiple (up to three) growth release events, adding up to 104 release records.

At Floresta Nacional de São Francisco de Paula it was observed that FSP1 plot presented the first synchronous growth-release period in the 1930's, a second period initiated in the mid-forties until 1960, and other period in the 1970's. FSP2 showed three distinct periods of synchronous growth releases, from the forties until the mid-fifties, in seventies, and, a last one in nineties. FSP3 presented an early synchronous growth release event near 1900, and a second period distributed along the most of the twentieth century (1920-1980), and most recent period in nineties. FSP4 presented two periods of synchronous growth releases, when the first was near 1970, and other from mid-eighties to mid-nineties. At Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza - Pró-Mata, the CPM1 plot revealed three distinct periods, in mid-forties, near 1960, and other in eighties. CPM2 showed an unique period of synchronous growth releases in seventies, and CPM3 a main period near 1980. At Parque Nacional de Aparados da Serra, the PAS1 plot showed four distinct periods of synchronous growth release events in the thirties, forties, sixties, and eighties. PAS2 and PAS3 presented one main period of synchronous release events near 1960.

For the comparative analysis among plots we considered the 1945 to 2000 period, when all plot chronologies had two or more trees, except plot CPM2 that attained this sample size a bit latter, in 1951 (See appendix). The most intense disturbance event, inferred as the synchronous growth release of higher frequency in a given plot, was about two-thirds of recording trees (HDI average = 0.65, cv = 0.34). The intensity of last disturbance period was about a half of recording trees (LID average = 0.43, cv = 0.29). The elapsed years after the more intense disturbance event was in average three and a half decades (TID average = 34.4, cv = 44.19%), and the time after the last disturbance events was less than two decades (TLD average = 17.4, cv = 70.4%). The overall time when no trees registered growth surges was in average more than forty years (STA average = 41.4, cv = 26.1%).

The Procrustes correlation evidenced strong congruence between stand structural and disturbance matrices ($r = 0.73$; $p = 0.002$). The PCA on the disturbance matrix decomposed the variation among plots in three main ordination axes, accounting for 94% of the total variation. The first axis (44%) had strong positive component loadings for the total time without synchronous tree growth surges (STA), that is the time to forest recovery, expressing namely a recovery time axis. The second axis had positive loadings for higher frequency of growth releases (HDI) and frequency of last growth releases event (LID), representing a disturbance intensity axis. The third axis had large negative loadings for time after maximum disturbance (TID), followed by time after last disturbance (TLD), which we interpret as time after disturbance axis. The remaining variables were weak contributors (Figure 3, and Appendix 4).

Correlation matrix showed a significant strong positive relation among stability axis (Disturbance PCA) and tree size axis ([Forest structure PCA] $r = 0.79$, $p = 0.006$). Namely, this result emphasizes that in stands subject to longer periods in absence of disturbances, greater the forest size reached. Moreover, the correlation matrix analysis also indicates a strong negative relation among the third axis of Disturbance PCA (Disturbance time axis), and the second axis of Forest structure PCA (Density axis) ($r = -0.73$, $p = 0.01$). This relationship highlight that forest stands subjected to recent periods of intensive disturbances remains in early successional stages, with higher number of stems and lower basal area and tree height.

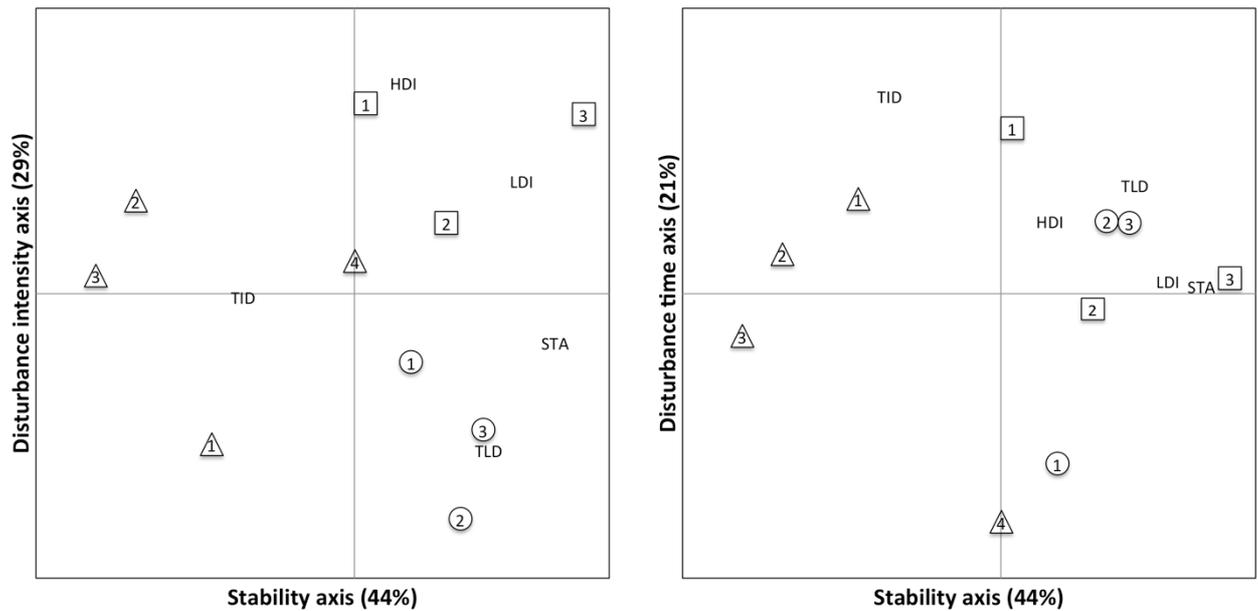


Figure 3: Principal Component Analysis biplot, showing the disturbance history variation among the 10 studied Mixed Ombrophyllous Forest stands, distributed in three highland plateau sites in Southern Brazil: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (triangles), Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (circles) and Parque Nacional de Aparados da Serra (squares). Forest stands were described by highest disturbance intensity (HDI), time since the most intense disturbance (TID), last disturbance intensity (LDI), time since the last disturbance (TLD) and stability time (STA).

DISCUSSION

Disturbances that causes gaps in forest canopy as natural falling trees or selective logging operate at forest stand scale (Asner et al. 2004, Espírito-Santo et al. 2014). In our study system, the southern Brazilian Mixed Ombrophyllous Forest, the disturbance regime is strongly affected by logging. Our results showed heterogeneity among plots with regard to temporal distribution of tree growth releases. Considering the common period 1945-2000, logging practices were widespread in northeastern Rio Grande do Sul State, and throughout

the entire MOF region in southern Brazil (Cabral & Cesco 2008). International timber demand increases in post-war period (Eduardo 1974) especially for wood of *A. angustifolia* (Mähler Junior & Larocca 2009) with greater intensity of logging between 1945-1960, and subsequent reduction in the following decades. Logging operations usually generate larger gaps in canopy comparing to natural falling trees, because the felled tree is objectively chosen, targeting the larger, healthier and well-formed individuals (Felton et al. 2006). In opposite, natural death of even the largest trees may have a relatively smaller impact (Gatti et al. 2014) due to faster recovery of small gaps (Brokaw 1985, Asner et al. 2004). These must apply particularly to our study system where most logged species are large-sized as *A. angustifolia*, *O. porosa*, and *O. pulchella*, usually taller than 25 meters. Since that canopy gaps by logging are larger than natural ones, and the recovery is slower, those types of gaps become more frequent, and probably accounting for most of high frequency of tree growth surges in understory and sub-canopy. In addition, contrary to the likely random distribution of natural tree fall gaps, our results showed temporally grouped patterns of growth surges, allowing us to interpret them as caused by selective logging. Accordingly, the results of our disturbance chronology partially agree with the management history to FSP site indicated by Souza et al. (2008). Those authors indicated three levels of management history of plots: recently logged: (operations until 1987), logged (operations until 1945), and unlogged plots. In FSP2 and FSP4 (recently logged plots) we found higher frequency of occurrence of major growth release events between mid eighties to mid nineties. In FSP1 (logged plot) we found synchronous growth surges distributed mainly around 1945, corroborating the management history indication. But, we also found other two periods of synchronous growth surges in 1960 and near 1975. In FSP3 (unlogged plot), contrary to our expectations we found the highest frequency of occurrence of tree growth releases, distributed for almost entire common period of disturbance chronology. This plot is the most conserved of sampled plots on FSP

site, presenting the highest values of tree basal area, tallest trees and lower tree density. Probably, such a pattern is due to uncertainty in the management history, but either way FSP3 is a late successional stand. The higher frequency of growth releases observed may be due to natural falling trees, where canopy gaps becomes more frequent as tree size increases during secondary succession (Brokaw 1982).

We have no detailed information about the management history of PAS and CPM plots. However, PAS site was declared a protected area in 1959, and our disturbance chronology showed a period of highest frequency of tree growth surges at that time. It is possible that the announcement of the creation of the protected area has caused increased logging before an expected legal prohibition. Our results are so much direct with regard to CPM site, since we found the predominance of tree growth surges near 1980. CPM stands was exploited by selective logging operations until the 1990's when the research center was created. These results confirm, yet partially, our first expectation, as the majority of identified periods with concentration of growth releases seems to respond to stronger intensity of canopy disturbance attributable to logging operations.

Logging practices degrade forest structure far beyond the extraction of individual selected tree, reducing the number of large trees (Gatti et al. 2014), causing pervasive edge effects, enhancing tree mortality and favoring colonization to pioneer species (Broadbent et al. 2008, Souza & Martins 2005, Gutiérrez-Granados et al. 2011, Souza et al. 2012). Therefore, analogously to period between natural disturbances (returnal interval [White & Pickett 1985]) logged forests that suffer such structural damages, require periods in the absence of intensive disturbances to recovery (Asner et al. 2004). Our results highlighted the relationship between available time to recovery and forest structure. We found that plots with several subsequent events of high frequency of major growth releases, denoting episodes of canopy disturbances, along the 55 analyzed years and consequently had less time to recovery,

showed successional profiles, with higher density of trees, and lower height and basal area. Such a chronic disturbances ally to pervasive edge effects (e.g. cattle grazing, hunting, firewood extraction and others) preventing forest succession to advanced levels in MOF region (Souza et al. 2012). Inversely, we found that plots subjected to longer time in absence of disturbances attributable to logging are more closely related to late successional stands, confirming our second expectation. This result reinforces the findings by Souza et al. (2012) to MOF region, where forest stands with undisturbed time post-logging of 55 years showed signs of recovery, albeit restricted to angiosperm component, since that time span is not enough to *A. angustifolia* populations to recovery.

Similar results were observed in forest ecosystems worldwide, where logging cycles of until 30 years are too short to allow for a complete recovery of forest structure (Chapman & Chapman 2004, Bonnell et al. 2011, Hawthorne et al. 2012, Rutten et al. 2015). Contrasting, we also found that past canopy disturbance intensity was not a good predictor of current forest structure, when disassociated from elapsed time to recovery. We detected signals of canopy disturbances intensity on current forest structure only indirectly, through elapsed time after synchronous periods of higher frequency of growth surges. A possible explanation lies in the multiple drivers that acting in forest recovery, (e.g. species composition, dispersion limitation, presence of dispersal agents, soil conditions, germination requirements, and much more [Picket et al. 1987]).

CONCLUSIONS

The role of disturbances in sharp forest communities are still poorly understood, especially in tropical and subtropical regions (Baker et al. 2005), and remains much uncertainty on their effects on forest dynamics and recovery (Chazdon 2003). Therefore, to

access the disturbance history of forest patches is very helpful to understand forest dynamics. Our results showed the feasibility to apply disturbance reconstructions in Mixed Ombrophyllous Forest through analysis of growth patterns of *A. angustifolia* and Lauraceae trees. Those results are supported both by some coincidence with a known management history to a few plots, and mainly by strong relationship between disturbance histories obtained and current forest structure. So, it is a promising approach, with several potential applications, as descriptions of historical land-use of forest stands, expand the knowledge about tree species regeneration strategies, enhancing conservation, sustainable management, and restoration plans in MOF region. An important advantage of dendrochronological disturbance reconstruction to logging impacts investigations lies in the possibility of obtaining unprecedented long-term data, allowing to access the potential slow decay of biodiversity or ecosystem function after logging (Edwards et al. 2014), especially in heavily exploited ecosystems as Mixed Ombrophyllous Forest.

REFERENCES

- Altman, J., Fibicha, P., Dolezal, J., Aakalac, T. 2014. TRADER: A package for Tree Ring Analysis of Disturbance Events in R. *Dendrochronologia* 32: 107-112.
- Asner, G.P., Keller, M., Pereira, R., Zweede, J.C., Silva, J.N.M. 2004. Canopy damage and recovery after selective logging in Amazonia: field and satellite studies. *Ecological Applications* 14: 280-298.
- Ávila, G.F.R. 2015. Anéis de crescimento em espécies da família Lauraceae: características anatômicas e sinais dendroclimáticos. Master's thesis, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, BR.
- Backes A. 1999. Condicionamento Climático e distribuição geográfica de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze no Brasil – II. *Pesquisa (Bot.)* 49: 31–51.
- Baker P.J., Bunyavejchewin, S. 2006. Suppression release and canopy recruitment in five tree species from a seasonal tropical forest in western Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 22:521–529.
- Baker P.J., Bunyavejchewin, S., Oliver, C.D., Ashton, P.S. 2005 Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in Western Thailand. *Ecological Monograph* 75:317–343.
- Barlow, J., Lennox, G.D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., MacNally, R., Thomson, J.R., Ferraz, S.F., Louzada, J., Oliveira, V.H., Parry, L., Solar, R.R., Vieira, I.C., Aragão, L.E., Begotti, R.A., Braga, R.F., Cardoso, T.M., Oliveira Jr, R.C., Souza, C.M., Moura, N.G., Nunes, S.S., Siqueira, J.V., Pardini, R., Silveira, J.M., Vaz-de-Mello, F.Z., Veiga R.C., Venturieri A., Gardner, T.A. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 7:535(7610):144-7.

- Bonnell, T.R., Reyna-Hurtado, R., Chapman, C.A. 2011. Post-logging recovery time is longer than expected in an East African tropical forest. *Forest Ecology Management* 261: 855–864.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L. 2009. Logging history (1820–2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: Insights from sunken logs and forestry maps. *Forest Ecology and Management* 258: 1359–1368.
- Broadbent, E.N., Asner, G.P., Keller, M., Knapp, D.E., Oliveira, P.J.C., Silva, J.N. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in Brazilian Amazon. *Biological conservation*, 141: 1745-1757.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 11: 158–160.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Pickett, S.T.A. and White, P.S. (eds.), 472pp, Academic Press, New York, 53–69.
- Burivalova, Z., Sekercioglu, Ç.H., Koh, L.P. 2014. Thresholds of Logging Intensity to Maintain Tropical Forest Biodiversity. *Current Biology* 24, 1–6.
- Cabral, D.C. & Cesco, S. 2008. Notas para uma história da exploração madeireira na Mata Atlântica do Sul-Sudeste. *Ambiente & Sociedade* 1: 33-48.
- Camarero, J.J., Bigler, C., Linares, J.C., Gil-Peigrín, E. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management* 262: 759–769.
- Canalez G.G., Corte A.P.D., Sanquetta, C.R. 2006. Dinâmica da estrutura da comunidade de Lauráceas no período 1995-2004 em uma Floresta de Araucária no sul do estado do Paraná, Brasil. *Ciência Florestal*. 16(4): 357-367.

- Cannon, C. H., Peart, D. R., Leighton, M., Kartawinata, K. 1994. The structure of lowland rainforest after selective logging in West Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 67: 49-68.
- Cavalli, J. 2014. Dendroecologia de *Nectandra Megapotamica* (SPRENG.) MEZ. (LAURACEAE) em florestas subtropicais de altitude: efeitos climáticos e de distúrbios no crescimento. Master's thesis, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, BR.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., 2004. Unfavorable successional pathways and the conservation value of logged tropical forest. *Biodiversity Conservation* 13: 2089–2105.
- Chazdon, R.L. 2003 Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- Cook, E. R. 1985. A time-series analysis approach to tree-ring standardization, Ph.D. Thesis, University of Arizona, Tucson, USA.
- Eduardo, R.P. 1974. A Madeira em Santa Catarina 1930-1972. Master's Thesis, Curitiba, Universidade Federal do Paraná, BR.
- Edwards, D. P., Tobias, J. A., Sheil, D., Meijaard, E., Laurance, W. F. 2014. Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 29 (9) 509-520.
- Espírito-Santo, F.D.B., Gloor, M., Keller, M., Malhi, Y., Saatchi, S., Nelson, B., Oliveira Junior, R.C., Pereira, C., Lloyd, J. 2014. Size and frequency of natural forest disturbances
- Felton, A., Felton, A.M., Wood, J., Lindenmayer, D.B. 2006. Vegetation structure, phenology, and regeneration in the natural and anthropogenic tree-fall gaps of a reduced-impact logged subtropical Bolivian forest. *Forest Ecology and Management* 235: 186–193.
- Frolking, S., Palace, M.W., Clarck, D.B., Chambers, J.Q., Shugart, H.H., Hurtt, G.C. 2009. Forest disturbance and recovery: a general review in the context of spaceborne remote sensing

of impacts on aboveground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research* 114, G00E02.

Gatti, R.C., Castaldi, S., Lindsell, J.A., Coomes, D.A., Marchetti, M., Maesano, M., Di Paola, A., Paparella, F., Gatti, R.V. 2014. The impact of selective logging and clearcutting on forest structure, tree diversity and aboveground biomass of African tropical forests. *Ecological Research* 30: 119–132.

Gourlet-Fleury, S., Mortier, F., Fayolle, A., Baya, F., Ouédraogo, D., Bénédet, F., Picard, N. 2013. Tropical forest recovery from logging: a 24 year silvicultural experiment from Central Africa. *Philosophical Transactions of Royal Society London B Biological Science* 368: 20120302.

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

Gutiérrez, A.G., Armesto, J.J., Aravena, J.C. 2004. Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* 92: 598–608.

Gutiérrez-Granados, G., Pérez-Salicrup, D. R., Dirzo, R. 2011. Differential diameter-size effects of forest management on tree species richness and community structure: implications for conservation. *Biodiversity Conservation* 20:1571-1585.

Hall, J.S., Harris, D.J., Medjibe, V., Ashton, P.M.S. 2003. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* 183 (1–3): 249–264.

Hawthorne, W.D., Sheil, D., Agyeman, V.K., Abu Juam, M., Marshall, C.A., 2012. Logging scars in Ghanaian high forest: towards improved models for sustainable production. *Forest Ecology Management* 271: 27–36.

- Higuchi, P., Silva, A.C., Ferreira, T.S., Souza, S.T., Gomes, J.P., Silva, K.M., Santos, K.F. 2012. Floristic composition and phytogeography of the tree component of Araucaria Forest fragments in southern Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 35 (2): 145-157.
- Hueck, K. 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica*. 1rd ed. Polígono, São Paulo, BR.
- Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 2003. *Plano de Manejo do Parque Nacional de Aparados da Serra e Serra Geral*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, BR.
- Ko, D.W., Lee, D. 2013. Dendroecological reconstruction of the disturbance dynamics and human legacy in an old-growth hardwood forest in Korea. *For Ecol Manag* 302:43–53.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical Ecology*, 3rd ed., Elsevier, Amsterdam, NE.
- Li, M., Huang, C., Shen, W., Ren, X. Lv, Y., Wang, J., Zhu, Z. Characterizing long-term forest disturbance history and its drivers in the Ning-Zhen Mountains, Jiangsu Province of eastern China using yearly Landsat observations (1987–2011). 2016. *Journal of Forestry Research* 27: (6) 1329–1341.
- Lorimer, C.G., Frelich, L.E. 1989. A method for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 651-663.
- Mähler Junior, J.K.F. & Larocca, J.F. 2009. Fitosionomias, desmatamento e fragmentação da Floresta com Araucária. In Fonseca, C.R., Souza, A.F., Leal-Zanchet, A.M., Dutra, T., Backes, A. & Ganado G. *Floresta com Araucária: ecologia, conservação de desenvolvimento sustentável*. Holos, Ribeirão Preto, BR.
- Middendorp, R.S., Vlam, M., Rebel, K.T, Baker, P.J., Bunyavejchewin, S., Zuidema, P.A. 2013. Disturbance history of a seasonal tropical forest in western Thailand: a spatial dendroecological analysis. *Biotropica* 45: 578-586.

- Netto, S.P., Sanqueta, C.R., Longhi, S.J. 2013. Conservação e Manejo Sustentável de Ecossistemas
- Nock, C.A., Metcalfe, D.J., Hietz, P. 2016. Examining the influences of site conditions and disturbance on rainforest structure through tree ring analyses in two Araucariaceae species. *Forest Ecology and Management* 366: 65–72.
- Nowacki, G.J., Abrams, M.D., 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67: 225– 249.
- Oliveira, J.M, Roig, F.A, Pillar, V.D. 2010. Climatic signals in tree-rings of *Araucaria angustifolia* in the southern Brazilian highlands. *Austral Ecology* (2010) 35:134-147.
- Oliveira, J.M., Santarosa, E., Pillar, V.D., Roig, F.R., 2009. Seasonal cambium activity in the subtropical rain forest tree *Araucaria angustifolia*. *Trees* 23, 107–15.
- Peters, O. L, Chapman, C. A., Zanne, A. E. 2015. Selective logging: does the imprint remain on tree structure and composition after 45 years? *Conservation Physiology* 3(1), cov012.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, n.11:1633–1644.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L., Armesto, J.J., 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53: 335–371.
- Pillar, V.D., Orłóci, L.,1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science* 7:585–592.
- Pillar, V.D. 2006. *Multiv: multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling*. Porto Alegre: UFRGS. 51 p.
- Pollmann, W., 2002. Effects of natural disturbance and selective logging on nothofagus forests in south-central Chile. *J. Biogeogr.* 29, 955–970.
- PUCRS – Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. 2011. Plano de manejo do Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata. Porto Alegre.

- Putz, F. E., Zuidema, P. A., Synnott, T., Peña-Claros, M., Pinard, M. A., Sheil, D., Vanclay, J. A., Sist, P., Gourlet-Fleury, S., Griscom, B., Palmer, J., Zagt, R. 2012. Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: the attained and the attainable. *Conservation Letters* 5:296-303.
- Reckziegel, B.W. 2007. Levantamento dos desastres desencadeados por eventos naturais adversos no estado do Rio Grande do Sul no período de 1980 a 2005. Master's thesis, Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, RS, BR.
- Rocha-Santos, L., Pessoa, M. S., Cassano, C. R., Talora, D. C., Orihuela, R. L. L., Mariano-Neto, E., Morante-Filho, J. C., Faria, D., Cazetta, E. The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. *Biological Conservation* 196: 1-9.
- Rosenfield, M. F., Souza, A. F. 2014. Forest biomass variation in Southernmost Brazil: the impact of *Araucaria* trees. *Revista de Biologia Tropical* 62: 359-72.
- Rozendaal, D.M.A. & Zuidema, P.A. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees* 25: 3–16.
- Rozendaal, D.M.A., Soliz-Gamboa, C.C., Zuidema, P.A. 2010. Assessing long-term changes in tropical forest dynamics: a first test using tree-ring analysis. *Trees-Structure and Function* 25:115-124.
- Rubino, D.L. & McCarthy, B.C. 2004. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia* 21: 97–115.
- Rutten, G., Ensslin, A., Hemp, A., Fischer, M. 2015. Forest structure and composition of previously selectively logged and non-logged montane forests at Mt. Kilimanjaro. *Forest Ecology and Management* 337: 61–66.
- Seitz, R.A., Kanninen, M., 1989. Tree ring analysis of *Araucaria angustifolia* in Southern Brazil: preliminary results. *IAWA Bull.* 10, 170–174.

- Silva, L.C.R., Anand, M., Oliveira, J.M., Pillar, V.D. 2009. Past century changes in *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze water use efficiency and growth in forest and grassland ecosystems of southern Brazil: implications for forest expansion. *Global Change Biology* 15: 2387–2396.
- Soares, R. V., Cordeiro, L. 1974. Análise das causas e épocas de ocorrência de incêndios florestais na região centro-paranaense. *Revista Floresta* 5 (1) 46-49.
- Sonego R.C., Backes A., Souza A.F. 2007. Descrição da estrutura de uma Floresta Ombrófila Mista utilizando estimadores não-paramétricos de riqueza e rarefação de amostras. *Acta botânica brasílica*. 21(4): 943-955.
- Souza, A.F., Martins, F.R. 2005. Spatial variation and dynamics of flooding, canopy openness, and structure in a Neotropical swamp forest. *Plant Ecology* 180:161–173.
- Souza, A.F. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: the case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology*, 32: 524-533.
- Souza, A.F., Forgiarini, C., Longhi, S.J., Brena, D.A. 2008. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. *Acta Oecologica* 34:221-232.
- Souza A.F., Cortez L.S.R., Longhi, S.J. 2012. Native forest management in subtropical South America: long-term effects of logging and multiple-use on forest structure and diversity. *Biodiversity Conservation* 21:1953–69.
- Stokes, M.A., Smiley, T.L. 1968. *An Introduction to Tree-ring Dating*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S., Klamt E., Nascimento, P.C., Schneider, P., Giasson, E., Pinto, L.F.S. 2008. *Solos do Rio Grande do Sul*, 2nd eds. Emater/RS-Ascar, Porto Alegre, BR.

Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T.A., Fraver, S., Rejzek, J., Bace, R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 23:86–97.

Thomas, P., 2013. *Araucaria angustifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T32975A2829141.en> . Accessed 10 september 2016.

Tropicos. 2016. Tropicos, botanical information system at the Missouri botanical garden. <http://www.tropicos.org>. Accessed 23 april 2016.

Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A. 1991. Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal. IBGE, Rio de Janeiro, BR.

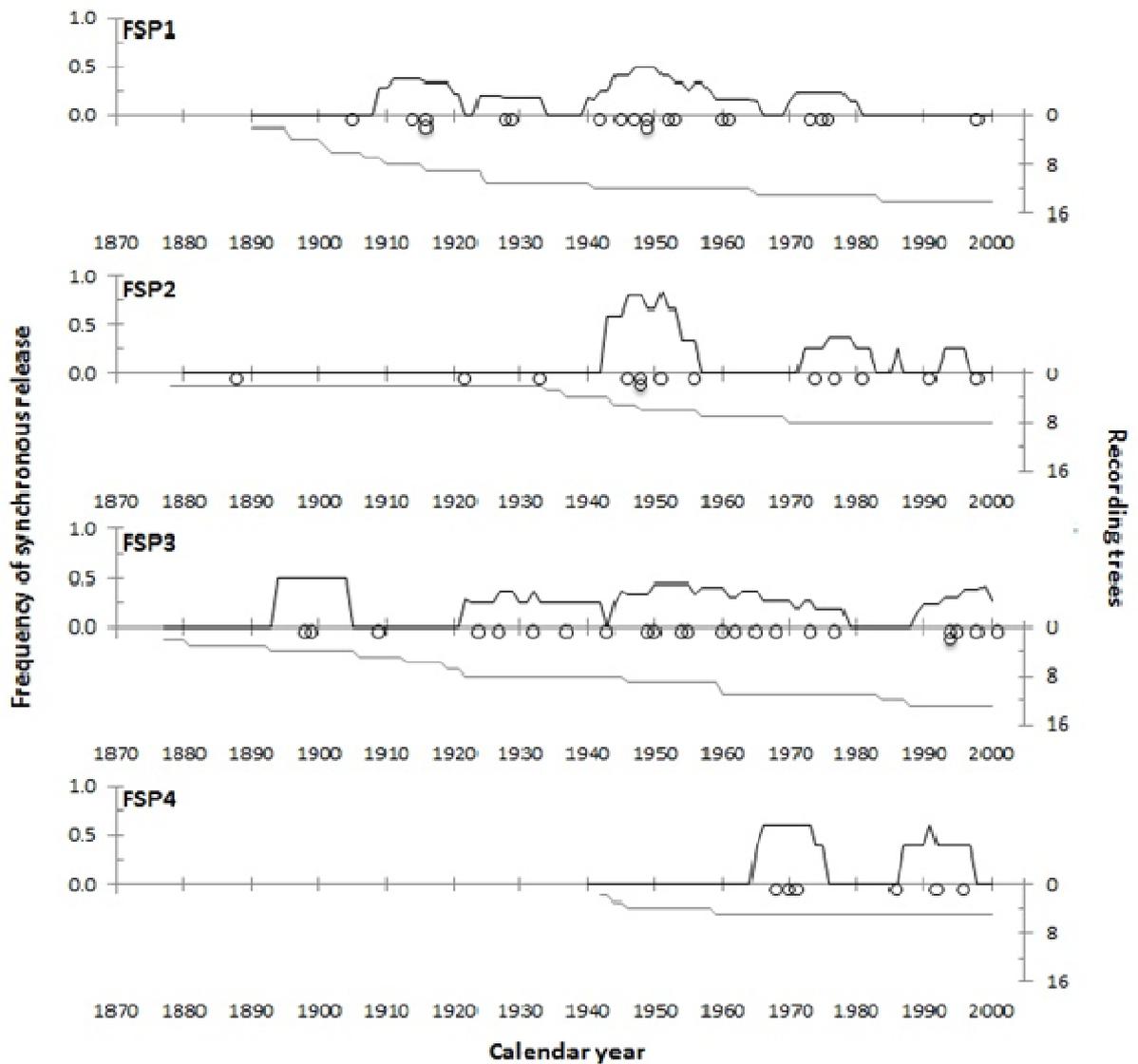
Vibrans, A.C., Sevegnani, L., Uhlmann, A., Schorn, L.A., Sobral, M.G., Gasper, A.L., Lingner, D.V., Brogni, E., Klemz, G., Godoy, M.B., Verdi, M., 2011. Structure of Mixed Ombrophylous Forests with *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) under external stress in southern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 59 (3): 1371–1387.

White, P.S. & Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett STA, White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, pp 3–13.

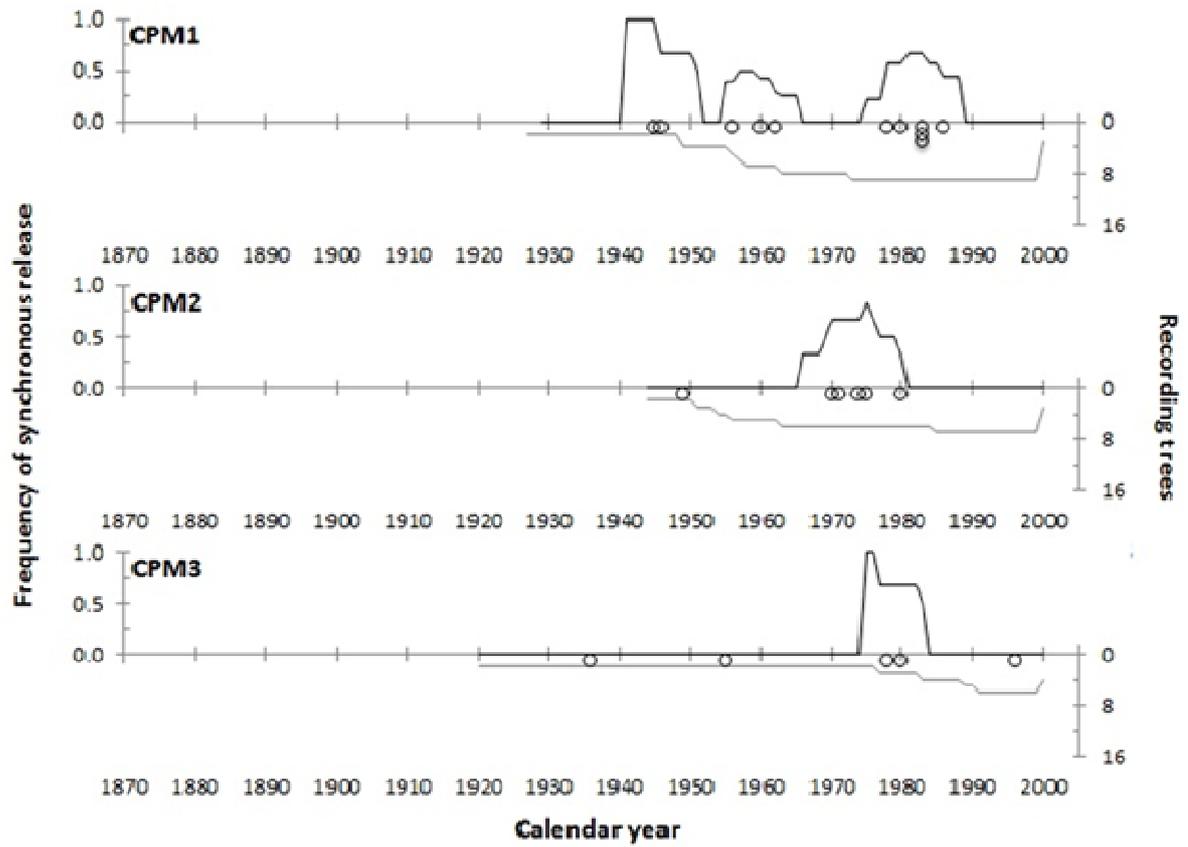
Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18: 413-419.

APPENDIX

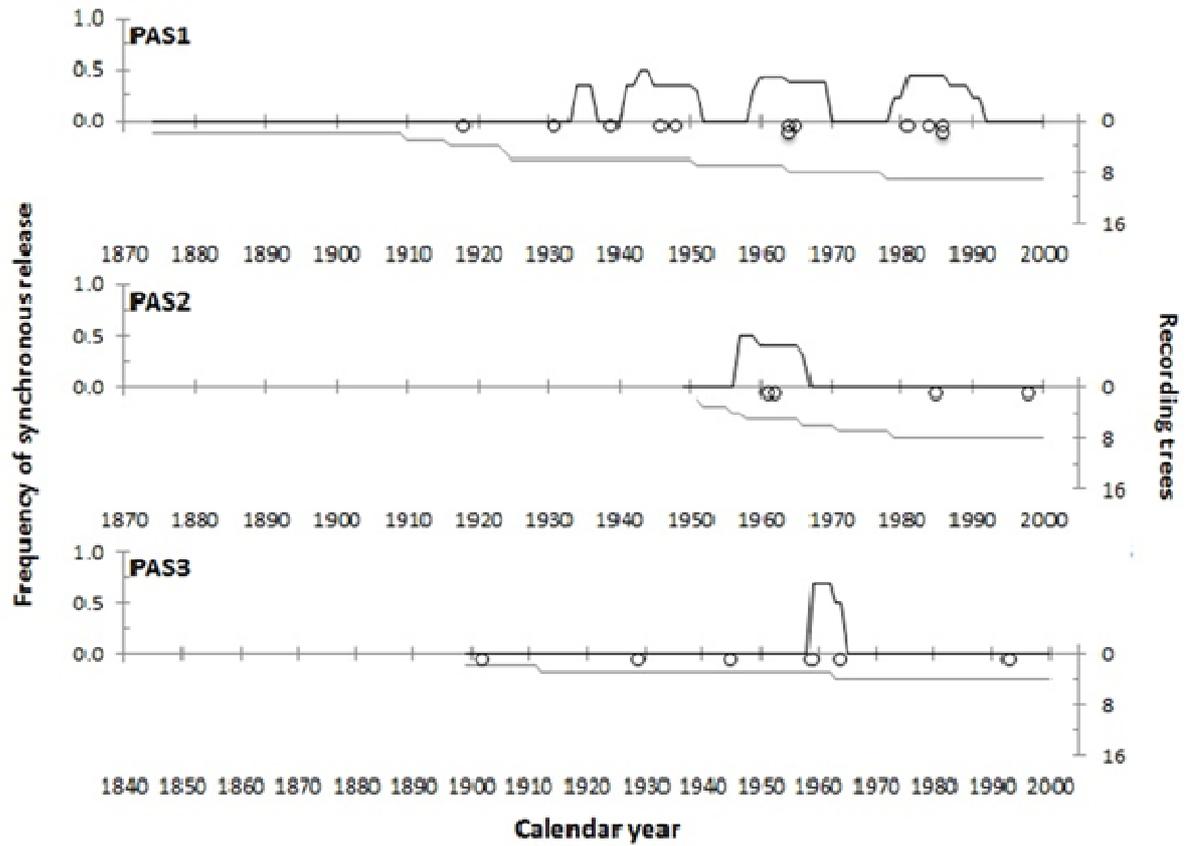
Appendix 1: Chronology of synchronous growth release frequency to Floresta Nacional de São Francisco de Paula. Empty circles represent a major growth release events.



Appendix 2: Chronology of synchronous growth release frequency to Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata. Empty circles represent a major growth release events.



Appendix 3: Chronology of synchronous growth release frequency to Parque Nacional de Aparados da Serra. Empty circles represent a major growth release events.



Appendix 4: A – Results of Structure PCA: DENS: Density of trees; H: Tree height; BH: Bole height; BA: Basal area. **B – Results of Disturbance PCA:** HDI: disturbance intensity; LID: intensity of last disturbance; TID: time after maximum disturbance; TLD: time after last disturbance; STA: stability time.

A

	Eigenvalue	Percentage	Variable loadings			
			DENS	H (m)	BH (m)	BA (m ²)
Axis 1	2.3317	58.293	-0.44 (8.27)	0.93 (37.42)	0.95 (39.05)	0.59 (15.24)
Axis 2	0.8844	22.11	0.89 (91.11)	0.21 (4.95)	0.11 (1.58)	0.14 (2.35)
Axis 3	0.757	18.925	-0.03 (0.13)	-0.26 (9.31)	-0.24 (8.14)	0.78 (82.4)

B

	Eigenvalue	Percentage	Variable loadings				
			HDI	LID	TID	TLD	STA
Axis 1	2.2163	44.326	-0.23 (2.38)	-0.78 (27.63)	0.52 (12.21)	-0.62 (17.84)	-0.94 (39.92)
Axis 2	1.4229	28.458	0.88 (54.80)	0.47 (15.78)	-0.01 (0.009)	-0.61 (26.38)	-0.2 (3.01)
Axis 3	1.0397	20.794	-0.31 (9.42)	-0.05 (0.30)	-0.84 (69.19)	-0.46 (20.96)	-0.03 (0.10)

3 CAPÍTULO II – EFEITO DE COMPLEMENTARIDADE DE VIZINHANÇA NO CRESCIMENTO DE ÁRVORES NUMA FLORESTA SUBTROPICAL DEPENDE DO HISTÓRICO DE DISTÚRBIOS

RESUMO

Árvores são organismos sésseis e interagem primariamente na sua vizinhança imediata, e entre as interações árvore-árvore, o acesso aos recursos acima e abaixo do solo pode ensejar tanto relações de competição, quanto de facilitação. Interações competitivas são menos severas em comunidades mais biodiversas, e a competição coespecífica deve ser mais intensa. Portanto, as interações árvore-árvore em escala de vizinhança imediata repercutem na produtividade do ecossistema florestal, afetando o acúmulo de biomassa. Estudos recentes revelaram a existência de relação positiva entre biodiversidade e produtividade dos ecossistemas florestais. Há um acelerado empobrecimento em biodiversidade ocorrendo em escala global, com consequências negativas sobre as funções dos ecossistemas naturais, e efeitos negativos da perda de biodiversidade sobre a produtividade foram encontrados recentemente em ecossistemas florestais ao longo do globo. Tais relações entre biodiversidade e produtividade, que afetam as funções ecossistêmicas, podem mudar ao longo da sucessão ecológica. E os distúrbios florestais possuem papel preponderante nesse processo. Neste estudo, foi avaliada a existência de efeitos de complementariedade de vizinhança em duas linhagens de espécies arbóreas dominantes, e se tais efeitos dependem do histórico de distúrbio numa floresta subtropical mista de coníferas e latifoliadas. Foram encontrados efeitos positivos da dissimilaridade funcional entre árvores de *Araucaria angustifolia* e árvores vizinhas sobre o seu crescimento (efeito de complementariedade de vizinhança). Além disso, tais efeitos positivos foram dependentes do histórico de maior tempo de estabilidade pós-distúrbios. Também observamos que para árvores da família Lauraceae ocorrentes em florestas mais intensamente submetidas a distúrbios de dossel, o efeito de complementariedade não é relevante, e a performance de crescimento das árvores depende das respostas das espécies ao filtro ambiental.

Palavras-chave: Atributos funcionais, complementariedade, distúrbios de dossel, nicho, Floresta Ombrófila Mista.

INTRODUÇÃO

O crescimento de uma árvore pode ser definido como o aumento de suas dimensões ao longo do seu tempo de vida (Bowman et al. 2012). Este processo é sabidamente afetado por fatores endógenos, relacionados à filogenia e ontogenia, e exógenos como topografia, disponibilidade de recursos, condições climáticas, distúrbios e interações bióticas (White e Picket 1985; Schweingruber 1996; Fichter et al. 2015). Organismos sésseis, como as árvores, são espacialmente discretos, consumindo recursos e interagindo primariamente na sua vizinhança imediata, portanto, vivendo em habitats fortemente subdivididos e espacialmente estruturados (Tilman 1994). Entre as interações árvore-árvore, o acesso aos recursos acima e abaixo do solo pode ensejar tanto relações de competição, quanto de facilitação entre os indivíduos (Fichter et al. 2015). A teoria prevê que a habilidade competitiva das plantas na grande maioria dos casos está diretamente relacionada ao seu tamanho, a chamada relação tamanho-assimétrica (Schwinning e Weiner 1998), e que o arranjo espacial das árvores parece ter influência direta na intensidade da competição entre indivíduos (Fraver et al. 2014). Além disso, as interações competitivas se mostram menos severas em comunidades florestais ricas em espécies (Coates et al. 2013), sugerindo que a competição entre indivíduos da mesma espécie seja mais intensa localmente (Fichter et al. 2015). Portanto, as interações árvore-árvore em escala de vizinhança imediata repercutem na produtividade do ecossistema florestal, afetando o acúmulo de biomassa porque influenciam o crescimento, a reprodução e a sobrevivência das árvores individualmente (Gurevitch et al. 2009). Apesar do longo debate na literatura ecológica sobre as relações entre biodiversidade e produtividade dos ecossistemas (MacArthur e Levin 1967), estudos sobre este tema em florestas são relativamente recentes e poucos (Ruiz-Benito et al. 2014, Jucker et al. 2015, Chen et al. 2016, Liang et al. 2016, Ali et al. 2016), quando comparados aos realizados em ecossistemas campestres (Fraser et al. 2015, Grace et al. 2016).

Há um acelerado empobrecimento em biodiversidade (taxonômica, genética, filogenética e funcional) ocorrendo em escala global, com consequências negativas sobre as funções dos ecossistemas naturais (Naeem et al. 2012). A perda de habitats, devido a mudanças no uso da terra é a principal causa de extinções e depleção da biodiversidade (Brooks et al. 2002). No entanto, atualmente é sabido que o empobrecimento da biodiversidade também é causado pela degradação das florestas, sobretudo devido aos incêndios florestais, ampliação dos efeitos de borda e ao corte seletivo de árvores com fins no comércio de madeira (Barlow et al. 2016). Efeitos negativos da perda de biodiversidade sobre a produtividade foram encontrados recentemente em ecossistemas florestais ao longo do globo, onde a perda de espécies pode afetar as taxas de sequestro de carbono, comprometendo o sumidouro global de carbono (Liang et al. 2016).

Em escala de organismo, onde operam intensamente as relações árvore-árvore, tais efeitos da biodiversidade sobre a produtividade florestal podem decorrer tanto da diferenciação de nicho, quanto de interações de facilitação entre árvores, e esse processo é chamado de efeito de complementariedade (Loureau e Hector 2001). Determinados atributos funcionais são associados a importantes eixos de variação na história de vida das plantas, sendo importantes preditores do seu crescimento e estratégias competitivas (Westoby e Wright 2006, McGill et al. 2006, Poorter 2008, Reich 2014). Portanto, uma maior dissimilaridade funcional entre árvores focais e seus vizinhos imediatos deve promover a redução da competição por recursos e o conseqüente aumento na produtividade (Uriarte et al. 2010). Efeitos positivos de complementariedade de vizinhança foram encontrados recentemente em uma floresta tropical úmida (Chen et al. 2016).

Tais relações entre biodiversidade e produtividade, que afetam as funções ecossistêmicas, podem mudar ao longo da sucessão ecológica (Lasky et al. 2014). Segundo a hipótese do nicho sucessional, as espécies se distribuem ao longo de um eixo de variação

entre habilidade competitiva e crescimento rápido quando os recursos são abundantes e os competidores são raros ou estão ausentes (estágios sucessionais iniciais) versus crescimento lento e alta mortalidade mais tardiamente na sucessão, devido à limitação de recursos e à presença mais abundante dos competidores (Pacala e Rees 1998, Kunstler et al. 2015).

Distúrbios de dossel florestal causados pelo corte seletivo de árvores podem afetar a sucessão ecológica (Gatti et al. 2014), e causar mudanças na estrutura e na composição de espécies em resposta a alterações bruscas na disponibilidade de recursos (Chambers et al. 2009). Em remanescentes florestais submetidos a maior intensidade de distúrbios, e, portanto, com maior representação de espécies típicas de estágios sucessionais iniciais, é mais provável a detecção de efeitos de interações competitivas sobre árvores de espécies demandantes de luz (Uriarte et al. 2010). Lasky et al (2014) encontraram relações positivas entre a diversidade funcional e a biomassa florestal acima do solo para remanescentes em estágios iniciais de regeneração, e inversamente, relações fracas e negativas para remanescentes em estágios sucessionais mais tardios.

Neste estudo, nós objetivamos testar a existência de efeitos de complementariedade de vizinhança em duas linhagens de espécies arbóreas dominantes, e se tais efeitos dependem do histórico de distúrbio numa floresta subtropical mista de coníferas e latifoliadas.

MÉTODOS

Áreas de estudo

As três áreas estudadas estão localizadas na região nordeste do estado do Rio Grande do Sul, sobre as elevações do Planalto Sul-brasileiro, cuja fisionomia vegetal predominante é da Floresta Ombrófila Mista (Veloso 1991), ou Floresta com Araucárias, entremeada pelos campos de altitude. Se trata da extensão subtropical do Bioma Mata Atlântica (Souza et al.

2012). A primeira área de estudo é uma Unidade de Conservação Federal: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (FSP; 29°25S, 50°23W), que foi criada em 1945 no município de São Francisco de Paula, e cobre 1606 ha com altitude média de 930 m. FSP possui topografia irregular composta de morros suaves e pequenos vales. A vegetação é caracterizada por remanescentes bem conservados de Floresta Ombrófila Mista, alternados com floresta secundária que sofreu corte seletivo de árvores de *Araucaria angustifolia* e espécies de latifoliadas de valor madeireiro (especialmente de Lauraceae), em alguns casos até a década de 1980. A segunda área de estudo é o Parque Nacional de Aparados da Serra (PAS; 29°07S, 29°15S), que é uma unidade de conservação federal criada em 1959 com 12250 ha, situada no município de Cambará do Sul. O PAS protege mosaicos de campos e Florestas com Araucária em altitudes que variam de 800 a 1200m, além de proteger vegetação nebulosa e rupícola nos cânions em altitudes mais baixas (IBAMA 2003). A terceira área de estudo está situada no Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata (CPM; 29°26S, 50°08) que foi criado em 1994 em São Francisco de Paula. O CPM possui uma área total de 3103 ha, com altitudes variando entre 800 e 950 m, e é formado por Floresta Ombrófila Mista e mosaicos campo-floresta no platô, e composto por Floresta Ombrófila Densa nas escarpas em altitudes mais baixas (Mello 2006). O clima regional é classificado como do tipo Cfb, pela classificação de Köppen-Geiger, que é um tipo de clima úmido temperado, onde falta uma verdadeira estação seca e apresenta um verão quente (Peel et al. 2007). A temperatura média anual pode chegar a 14.5° C, e a média de precipitação anual é de 2250 mm, que é uniformemente distribuída ao longo do ano (Fernandes e Backes, 1998), atingindo até 2500 mm (Teixeira et al. 1986). A unidade geomorfológica do Planalto das Araucárias predomina (Herrmann e Rosa 1990), onde o relevo varia entre ondulado e ondulado suave, ocorrendo um gradiente de aumento de elevação para direção nordeste, com cambissolos e litossolos (Streck et al. 2008).

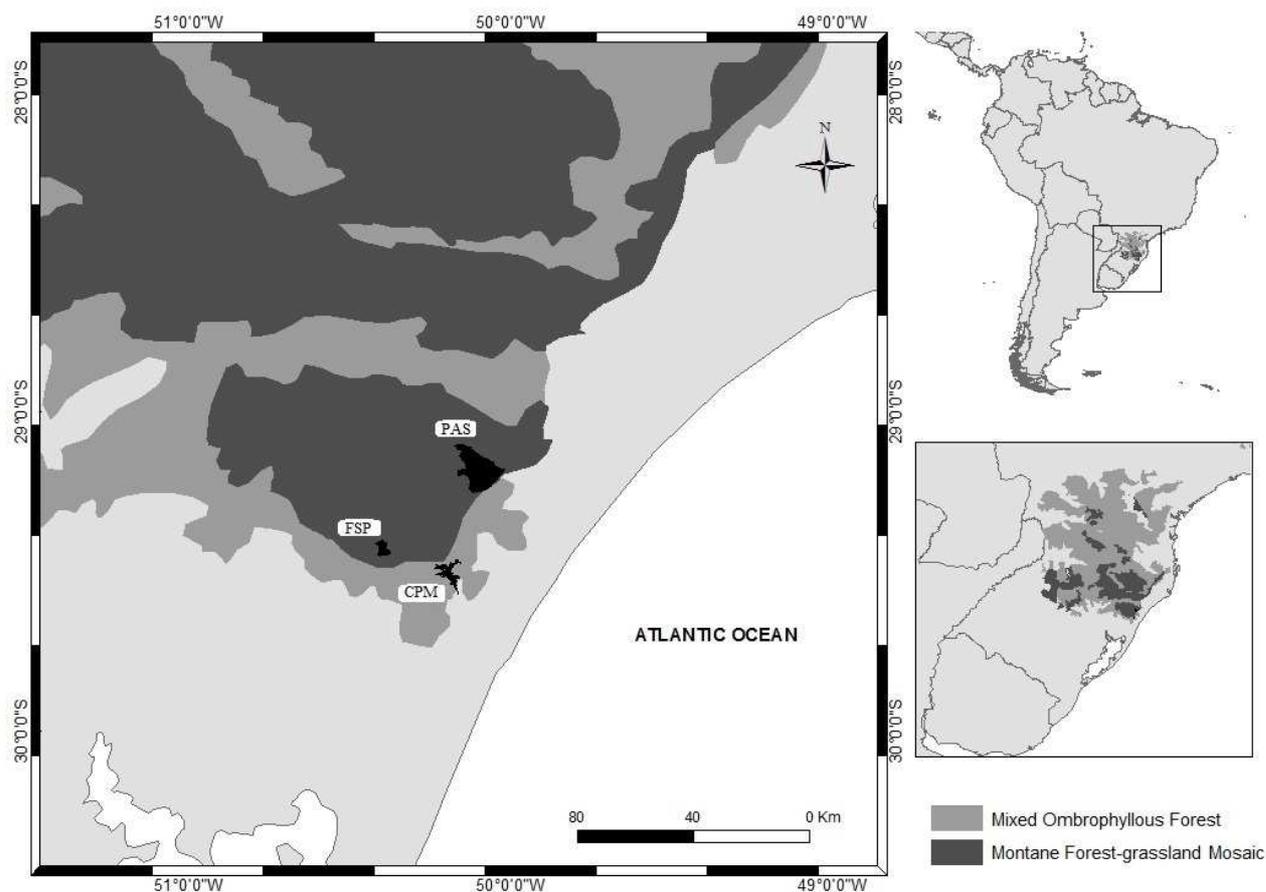


Figura 1. Localização dos três sítios de estudo (polígonos preenchidos em preto) na área de distribuição da Floresta Ombrófila Mista no Sudeste da América do Sul. FSP – Floresta Nacional de São Francisco de Paula; CPM - Centro de pesquisa e conservação da natureza – Pró-Mata; PAS – Parque Nacional de Aparados da Serra.

Delineamento experimental

Os dados utilizados no presente trabalho foram coletados em campo nas unidades amostrais ou extraídos dos bancos de dados de dois projetos de parcelas florestais permanentes: “Conservação e manejo de ecossistemas florestais – Bioma Araucária e transições”, e “Parcelas permanentes do corredor nordeste da Mata Atlântica do Rio Grande do Sul”. Os dois projetos possuem protocolos de inventário florestal similares, variando

apenas no esforço amostral. Na FSP foram coletados dados em quatro parcelas de um ha cada, subdividida em 100 sub parcelas de 100 m². No PAS e CPM os dados foram coletados em três parcelas de um ha, em cada sítio, totalizando 10 ha de parcelas amostrais nos três sítios de estudo. Diferentemente da FSP, no PAS e no CPM foram inventariados três sub parcelas de 100m² aleatoriamente alocadas em cada parcela de um hectare. Foram amostradas árvores de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze, e nove espécies de Lauraceae: *Cinnamomum glaziovii* (Mez) Kosterm., *Cryptocarya aschersoniana* Mez, *Nectandra grandiflora* Nees, *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez, *Ocotea bicolor* Vattimo-Gil, *Ocotea elegans* Mez, *Ocotea indecora* (Shott) Mez, *Ocotea porosa* (Nees) Barroso, *Ocotea pulchella* (Nees) Mez. Todas as espécies amostradas são típicas do dossel florestal na região da Floresta Ombrófila Mista, exceto *N. grandiflora*, que ocorre apenas eventualmente entre as árvores mais altas em florestas secundárias. A nomenclatura das espécies foi verificada em consulta à base de dados Tropicos, do Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org/>). Para cada árvore foram extraídas de duas a quatro amostras de lenho, preferencialmente da casca até a medula, com auxílio de trado de incremento ($\varnothing = 5.1$ mm), ou Sonda Pressler (método não destrutivo). As amostras foram extraídas a aproximadamente 1.3 m de altura, com o objetivo de obter-se a idade estimada das árvores a partir da contagem dos anéis de crescimento. As campanhas de amostragem em campo foram realizadas em 2008 e 2013 no CPM e PAS, e entre 2012 e 2015 na FSP. As amostras de lenho foram fixadas em suportes de madeira, secaram ao ar, e foram mecanicamente polidas com lixas de granulometrias distintas (de 80 até 600), progressivamente, afim de salientar as estruturas anatômicas. Os anéis de crescimento foram individualizados e contados com auxílio de um estereomicroscópio.

Os dados dendrológicos das árvores foram extraídos dos inventários realizados em 2008 para todos os sítios de estudo. Os atributos funcionais das espécies utilizados foram densidade da madeira (WD), altura máxima (HMAX), e área foliar específica (SLA), e foram

calculados seguindo protocolos consagrados na literatura (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy 2013), e estão discutidos em detalhe em trabalhos recentes realizados na FOM (Souza et al. 2014, Forgiarini et al. 2015). Os dados de densidade da madeira não disponíveis para o nível de espécie foram substituídos pela média dos valores do gênero, conforme sugerido por (Chave et al. 2006). Foram extraídos dos bancos de dados dos dois projetos de parcelas permanentes a listagem florística com a identificação taxonômica em nível de espécie, altura total e diâmetro do caule à altura do peito (DAP), para cada árvore ocorrente nas subparcelas (100 m²) das árvores focais nos três sítios.

Análise dos dados

Para testar a existência de efeito de complementariedade de vizinhança na Floresta Ombrófila Mista, nós aplicamos uma abordagem baseada no indivíduo, com intuito de analisar a própria escala onde os fenômenos de interesse ocorrem (Zuidema et al. 2013). As árvores focais foram aquelas cujos dados de crescimento foram obtidos através de análise dendrocronológica, e a vizinhança imediata foi considerada como a comunidade de árvores ocorrentes na própria subparcela de 100 m² da árvore focal. Foram incluídas na análise apenas as árvores focais consideradas como pertencentes ao extrato do dossel da floresta, expresso pelas árvores mais altas do que a mediana da altura dos indivíduos da subparcela de 100 m², como forma de controlar os efeitos da assimetria de tamanho nas interações árvore-árvore (Schwinning e Weiner 1998). Cada subparcela teve apenas uma árvore focal considerada na análise. Foram analisadas 119 árvores de dossel e sua vizinhança imediata, distribuídas em 10 parcelas de um hectare cada, nos três sítios estudados. Desse total, foram amostradas 59 árvores focais de dossel de espécies da família Lauraceae e 60 árvores de *A. angustifolia*.

Pela análise dendrocronológica estimamos a idade das árvores focais, e a medida de crescimento utilizada foi o diâmetro do caule à altura do peito medido para o ano de 2008 (DAP). Como forma de controlar efeitos da idade das árvores sobre seu crescimento, nós utilizamos os resíduos de regressão do diâmetro do caule à altura do peito pela idade da árvore (DAP_i). Para descrever a comunidade de árvores vizinhas das árvores focais, nós calculamos o índice de composição funcional da comunidade, como a média dos atributos funcionais das espécies, ponderados pela área basal de cada árvore da comunidade (CWM, do inglês *community weighted means* [Garnier et al. 2004]). Os valores dos atributos funcionais das espécies de árvores focais também foram ponderados pela área basal do indivíduo. As árvores focais foram subtraídas do cálculo de CWM como forma de se reduzir o viés e a auto correlação nos dados. Então, adaptando a abordagem de Chen et al. (2016) o índice de complementariedade de vizinhança foi calculado como a dissimilaridade funcional entre árvores focais e a comunidade vizinha. Também foi calculado o índice de vizinhança com base na dissimilaridade funcional, usando separadamente cada um dos três atributos funcionais (densidade da madeira – WD, área foliar específica – SLA e altura máxima – Hmax) como forma de melhor distinguir eventuais efeitos da dissimilaridade sobre o crescimento das árvores focais, conforme sugerido no trabalho de Chen et al. (2016). Analisamos separadamente as relações entre árvores de *A. angustifolia*, e de espécies de Lauraceae, com sua vizinhança, prevendo possíveis respostas distintas por representarem diferentes linhagens evolutivas, e grupos ecológicos.

Ainda, para avaliar o efeito do histórico de distúrbios associado ao efeito de complementariedade nós utilizamos como descritores de distúrbios os escores dos três primeiros eixos de uma análise de ordenação de componentes principais, obtidas no primeiro capítulo desta tese (Figura 2). O primeiro eixo de PCA representa o tempo decorrido na ausência de eventos de distúrbios, e está positivamente relacionado com trechos de floresta de

maior porte, indicando que passaram por maior tempo de regeneração pós-distúrbios (histórico de distúrbio 1). O segundo eixo de PCA representa maior frequência de ocorrência de distúrbios. E o terceiro eixo de PCA representa o tempo decorrido pós-distúrbio, e está relacionado com estandes florestais secundários em estágios sucessionais não tardios (histórico de distúrbio 2).

Modelos de regressão linear por quadrados mínimos foram empregados para verificar como o crescimento das árvores focais foi afetado pela complementariedade de vizinhança e histórico de distúrbio. As análises estatísticas de ordenação e as matrizes de dissimilaridade foram realizadas no programa Multiv (Pillar 2006), e os modelos de regressão foram realizados no programa Systat (Systat inc. 2011).

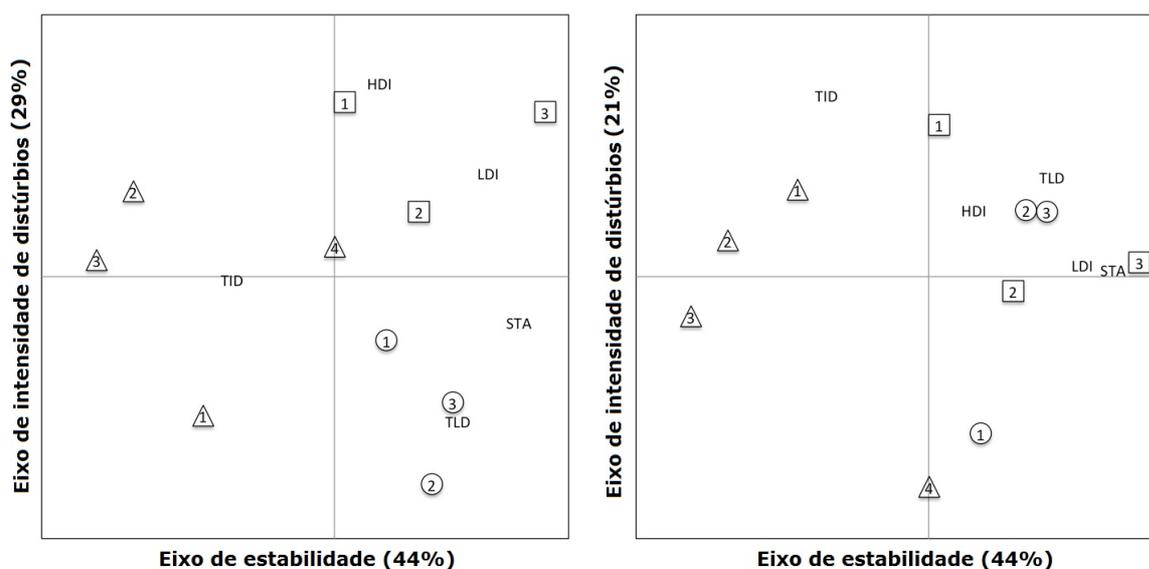


Figura 2: Análise de Componentes Principais mostrando a variação no histórico de distúrbios entre 10 parcelas (ha^{-1}) em Floresta Ombrófila Mista, distribuídos em três sítios montanos no sul do Brasil: Floresta Nacional de São Francisco de Paula (triângulos), Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza – Pró-Mata (círculos) e Parque Nacional de Aparados da Serra (quadrados). Estandes florestais foram descritos por maior intensidade de distúrbios (HDI),

tempo desde o distúrbio mais intenso (TID), intensidade do último distúrbio (LDI), tempo desde o último distúrbio (TLD) e tempo de estabilidade (STA).

RESULTADOS

Nossos resultados revelaram efeitos distintos da dissimilaridade funcional sobre o crescimento das árvores entre *A. angustifolia* e espécies de Lauraceae na Floresta Ombrófila Mista. Observamos que o crescimento das árvores de Lauraceae é afetado pela dissimilaridade funcional multi-atributos (HMAX, WD, SLA) em interação com histórico de distúrbios 2, que descreve estandes florestais submetidos a maior intensidade de distúrbios (F (5, 53) = 6.812, $r^2 = 0.391$, $p = 0.001$). Considerando que o efeito principal da dissimilaridade funcional sobre o crescimento é negativo ($\beta = -1.140$, $p = 0.185$) e que a interação teve coeficiente positivo ($\beta = 3.948$, $p = 0.06$), quanto maior a intensidade de distúrbios mais forte será o efeito negativo da dissimilaridade funcional sobre o crescimento das árvores de Lauraceae.

Os demais fatores não apresentaram relações significativas com o crescimento das árvores: Histórico de distúrbios 1 ($\beta = 0.180$, $p = 0.121$); Histórico de distúrbios 2: ($\beta = -0.019$, $p = 0.900$); Histórico de distúrbios 3: ($\beta = -0.290$, $p = 0.263$); Interação entre dissimilaridade funcional e Histórico de distúrbio 1: ($\beta = -0.331$, $p = 0.854$), e interação entre dissimilaridade funcional e histórico de distúrbios 3 ($\beta = 3.181$, $p = 0.316$). Quando analisamos os efeitos da dissimilaridade funcional de único atributo (HMAX, WD ou SLA) sobre o crescimento em Lauraceae não observamos efeitos significativos.

Para árvores focais de *A. angustifolia* não encontramos relações significativas entre a dissimilaridade funcional multi-atributos e o crescimento (F (5, 54) = 1.192, $r^2 = 0.09$, $p = 0.326$). Por outro lado, encontramos relação significativamente positiva entre a

dissimilaridade funcional e o crescimento, quando a dissimilaridade foi calculada unicamente como a altura máxima potencial: H_{max} ($F(5, 54) = 3.040$, $r^2 = 0.22$, $p = 0.01$), e em interação com o histórico de distúrbios 1 ($\beta = 5.264$, $p = 0.01$). Esse tipo de histórico é descrito por maiores intervalos de tempo sem a ocorrência de distúrbio, e está correlacionado com estandes florestais mais maduros onde ocorrem árvores de maior porte.

DISCUSSÃO

Características fenotípicas das plantas como área foliar específica (SLA), densidade da madeira (WD), e altura máxima potencial (HMAX), são atributos-chave entre os poucos eixos de variação de história de vida já identificados para plantas (Poorter et al. 2008, Westoby e Wright 2006). Um desses é o eixo de aquisição rápida ou lenta de recursos versus tolerância ao estresse (Reich 2014). Árvores de espécies pioneiras, que precisam crescer rápido aproveitando as oportunidades efêmeras de abertura no dossel florestal investem em folhas grandes e de baixo custo construtivo, portanto, com alta área foliar específica, e baixa densidade da madeira. Muitas vezes as espécies desse grupo se aproveitam de elevada altura máxima potencial, para ter preferência na partição vertical do acesso ao recurso luminoso (Poorter et al. 2008, Forgiarini et al. 2014, Souza et al. 2014). No outro extremo residem as espécies tolerantes a sombra, que aplicam recursos captados visando persistência no ambiente, com crescimento lento e investimento em defesa contra danos mecânicos e patógenos (Poorter 2008, Forgiarini et al. 2014). Entre as espécies de Lauraceae incluídas na análise, quatro (*Cinnamomum glaziovii*, *Cryptocarya aschersoniana*, *Nectandra megapotamica*, e *Ocotea indecora*) são consideradas pioneiras (Souza et al. 2014) e as demais (*Nectandra grandiflora*, *Ocotea bicolor*, *Ocotea elegans*, *Ocotea porosa* e *Ocotea pulchella*) são citadas na literatura como espécies mais tolerantes ao sombreamento (Onofre e

Cassola 2010, Ferreira et al. 2013, Souza et al. 2014). Nossos resultados revelaram a existência de relação negativa entre a dissimilaridade funcional e o crescimento das árvores de Lauraceae na FOM, porém tal relação é dependente do histórico de maior intensidade de distúrbios. Ou seja, em estandes florestais submetidos a maior intensidade de distúrbios de dossel uma maior dissimilaridade funcional entre árvores vizinhas não favorece o crescimento. Segundo Chen et al. (2016), relações negativas entre a dissimilaridade funcional e o crescimento, sob determinadas condições (como estandes sob intensa exploração madeireira), podem expressar que interações interespecíficas, como efeitos positivos de complementariedade, são menos relevantes do que a resposta das espécies a seleção pelo filtro ambiental.

A FOM sofreu intensa pressão de extração seletiva de madeira (Cabral e Cesco 2008, Vibrans et al. 2011), e a diferenciação de nicho das espécies de árvores da FOM se dá principalmente de acordo com o gradiente de históricos de distúrbios (intensidade de corte seletivo [Souza et al. 2016]). É provável que isso ocorra devido às mudanças bruscas na disponibilidade de recursos que os distúrbios causam, podendo alterar a estrutura e composição de espécies (Chambers et al. 2009). Portanto, nossos resultados mostram que árvores de espécies de Lauraceae ocorrentes em sítios intensamente explorados, e, portanto, submetidos a distúrbios de dossel não aumentam seu crescimento em decorrência de maior dissimilaridade funcional com a vizinhança. De outra forma, é provável que sua performance de crescimento naqueles ambientes seja determinada pelo nicho das espécies.

Apesar de menos da metade das espécies de Lauraceae analisadas terem características típicas de espécies pioneiras, comumente ocorrentes em florestas intensamente perturbadas, e as demais espécies serem secundárias tardias na sucessão da FOM, portanto mais tolerantes ao sombreamento, essas últimas espécies não são típicas de ambientes de baixa luz, mas sim ocupantes frequentes do subdossel da floresta. Ou seja, mesmo para essas

espécies um aumento brusco da disponibilidade de luz devido a um distúrbio no dossel representa importante oportunidade de crescimento. Isso pode ser válido para um grande número de espécies de árvores da FOM, uma vez que parecem ocupar posições intermediárias no eixo de variação de história de vida entre pioneiras e tolerantes à sombra, conforme demonstrado por Forgiarini et al. (2014), que constatou a ausência de espécies de pioneiras extremas na FOM.

Nossos resultados também revelaram a existência de efeitos positivos de complementariedade de vizinhança sobre o crescimento de árvores de dossel em Floresta Ombrófila Mista, porém, somente para árvores de *A. angustifolia*, e apenas quando a dissimilaridade funcional foi calculada com altura máxima potencial (HMAX), e em interação com o regime de maior tempo de recuperação da floresta pós-distúrbio. Este resultado confirma observações recentes desse fenômeno em uma floresta tropical úmida (Chen et al. 2016). Ainda, sendo a luz um recurso unidirecional e a competição por luz altamente assimétrica (Schwinning e Weiner 1998), onde árvores de espécies potencialmente mais altas interceptam maior luminosidade, HMAX exerce papel fundamental no acesso à luz conferindo maiores taxas de crescimento às espécies com elevados valores para esse atributo (Westoby 1998, Poorter et al. 2005). HMAX foi o atributo funcional que teve o efeito mais importante no crescimento das árvores na floresta tropical da ilha de Barro Colorado, no Panamá (Chen et al. 2016), evidenciando que a complementariedade de nicho em estratégias de competição por luz é central na relação entre biodiversidade e produtividade.

A. angustifolia possui a maior altura máxima potencial da FOM, formando muitas vezes um extrato emergente monoespecífico acima do dossel de angiospermas (Klein 1960, Souza 2007). E, sendo uma espécie pioneira de vida longa que apresenta falhas de regeneração em condições de dossel florestal fechado (Souza 2007), e, portanto, tem seu crescimento dependente do regime de distúrbios (Souza et al. 2008), a altura máxima

potencial de *A. angustifolia* é fator diferencial na competição por luz. Provavelmente por esse motivo que a relação positiva entre dissimilaridade funcional em HMAX e o crescimento de *A. angustifolia* (efeito positivo da complementariedade de vizinhança) tenha sido observado em interação com o regime de maior tempo de recuperação da floresta pós-distúrbio. Tal histórico está relacionado com trechos de floresta madura com maior área basal, maior altura média e menor densidade de árvores, indicando a presença de árvores de maior porte. Nesses ambientes, a partição de nicho por acesso ao recurso luminoso, expresso pela dissimilaridade funcional em HMAX, parece conferir vantagem competitiva determinante no crescimento de árvores de *A. angustifolia*.

CONCLUSÕES

A acelerada perda de espécies tem justificado uma crescente atenção nas relações entre biodiversidade e produtividade dos ecossistemas florestais, sobretudo devido aos potenciais reflexos sobre as funções ecossistêmicas (Lasky et al. 2014). Tais relações podem ser alteradas pelos distúrbios, incluindo aqueles de origem antrópica, como o corte seletivo (Chambers et al. 2009). Nossos resultados confirmaram que o histórico de distúrbios é determinante na produtividade florestal, sendo mais relevante na determinação da performance de crescimento das árvores da família Lauraceae na FOM, do que a complementariedade de nicho das espécies.

Além disso, observamos efeito positivo de complementariedade de vizinhança para árvores de dossel de *A. angustifolia*, em estandes florestais com maior estabilidade, ou seja, sob maior período na ausência de distúrbios. Esse resultado confirma achados recentes (Chen et al. 2016, Liang et 2016) que apontam para melhor performance de crescimento de árvores

com maior dissimilaridade funcional com as árvores vizinhas. Tal resultado pode sustentar ações de restauração florestal, manejo silvicultural, e contribuir como subsídio em ações de conservação.

REFERÊNCIAS

- Ali, A., Yan, E., Chang, S. X., Cheng, J., Liu, X. 2016. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests. *Science of the Total Environment* 574: 654–662.
- Barlow, J., Lennox, G. D., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., MacNally, R., Thomson, J. R., Ferraz, S.F., Louzada, J., Oliveira, V. H., Parry, L., Solar, R. R., Vieira, I. C., Aragão, L. E., Begotti, R. A., Braga, R. F., Cardoso, T. M., Oliveira Jr, R. C., Souza, C. M., Moura, N. G., Nunes, S. S., Siqueira, J. V., Pardini, R., Silveira, J. M., Vaz-de-Mello, F. Z., Veiga, R. C., Venturier, A., Gardner, T. A. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. *Nature* 7:535 (7610):144-7.
- Bowman, D. M. J. S., Brienen, R. J. W., Gloor, E., Phillips, O. L., Prior, L. D. Detecting trends in tree growth: not so simple. TRPLSC-1007.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R. Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat Loss and Extinction in the Hotspots of Biodiversity. *Conservation Biology* 16 (4) 909-923.
- Cabral, D. C. & Cesco, S. 2008. Notas para uma história da exploração madeireira na Mata Atlântica do Sul-Sudeste. *Ambiente & Sociedade* 1: 33-48.
- Chambers, J. Q., Robertson, A. L., Carneiro, V. M. C., Lima, A. J. N., Smith, M., Plourde, L. C., Higuchi, N. 2009. Hyperspectral remote detection of niche partitioning among canopy trees driven by blowdown gap disturbances in the Central Amazon. *Oecologia* 160: 107–117.
- Chave, J., Muller-Landau, H., Baker, T. R., Easdale, T. A., ter Steege, H., Webb, C. O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356–2367.
- Chen, Y., Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Hubbell, S. P., Wang, Y. Shixiao, Y. 2016. Positive effects of neighborhood complementarity on tree growth in a Neotropical Forest *Ecology* 97: 776–785.
- Coates, K. D, Lilles, E. B, Astrup, R. 2013. Competitive interactions across a soil fertility gradient in a multispecies forest. *Journal of Ecology*, 101:806–818.
- Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standarised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Fernandes, A.V., Backes, A. 1998. Produtividade primária em Floresta com *Araucaria angustifolia* no Rio Grande do Sul. *Iheringia (Sér. Bot.)*, Porto Alegre, 51(1): 63-78.

Ferreira, P. I., Gomes, J. P., Batista, F., Bernardi, A. P., Costa, N. C. F., Bortoluzzi, R. L. C., Mantovani, A. 2013. Espécies Potenciais para Recuperação de Áreas de Preservação Permanente no Planalto Catarinense. *Floresta e Ambiente* 20 (2): 173-182.

Fichtner, A., Forrester, D.I., Härdtle, W., Sturm, K., von Oheimb, G. 2015. Facilitative-Competitive Interactions in an Old-Growth Forest: The importance of large-diameter trees as benefactors and stimulators for forest community assembly. *PLoS ONE* 10(3): e0120335.

Forgiarini, C., Souza, A. F., Longhi, S. J., Oliveira, J. M. 2014. In the lack of extreme pioneers: trait relationships and ecological strategies of 66 subtropical tree species. *Journal of Plant Ecology* 8(4):359-367.

Fraser, L. H., Pither, J., Jentsch, A., Sternberg, M., Zobel, M., Askarizadeh, D., Bartha, S., Beierkuhnlein, C., Bennett, J. A., Bittel, A., Boldgiv, B., Boldrini, I., Bork, E., Brown, L., Cabido, M., Cahill, J., Carlyle, J. N., Campetella, G., Chelli, G., Cohen, O., Csergo, A. M., Díaz, S., Enrico, L., Ensing, D., Fidelis, A., Fridley, J. D., Foster, B., Garris, H., Goheen, J. R., Henry, H. A. L., Hohn, M., Jouri, M. H., Klironomos, J., Koorem, K., Lawrence-Lodge, R., Long, R., Manning, P., Mitchell, R., Moora, M., Müller, S.C., Nabinger, C., Naseri, K., Overbeck, G.E., Palmer, T. M., Parsons, S., Pesek, M., Pillar, V. D. P., Pringle, R. M., Roccaforte, R., Schmidt, A., Shang, Z., Stahlmann, R., Stotz, G. C., Sugiyama, S., Szentes, S., Thompson, D., Tungalag, R., Undrakhbold, S., van Rooyen, M., Wellstein, C., Wilson, J. B., Zupo, T. 2015. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science* 349: 302–305.

Fraver S., D'Amato A.W., Bradford J.B., Jonsson B.G., Jönsson M., Esseen, P. A. 2014. Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. *Journal of Vegetation Science* 25: 374–385.

Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.

Gatti, R. C., Castaldi, S., Lindsell, J. A., Coomes, D. A., Marchetti, M., Maesano, M., Di Paola, A., Paparella, F., Gatti, R. V. 2014. The impact of selective logging and clearcutting on forest structure, tree diversity and aboveground biomass of African tropical forests. *Ecological Research* 30: 119–132.

Grace, J. B., Anderson, T. M., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Adler, P. B., Harpole, W. S., Hautier, Y., Hillebrand, H., Lind, E. M., Partel, M., Bakker, J. D., Buckley, Y. M., Crawley, M. J., Damschen, E. I., Davies, K. F., Fay, P. A., Firn, J., Gruner, D. S., Hector, A., Knops, J. M., MacDougall, A. S., Melbourne, B. A., Morgan, J. W., Orrock, J. L., Prober, S. M., Smith, M.D., 2016. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature* 529, 390–393.

Gurevitch, J., Scheiner, S. M., Fox, G. A. 2009. *Ecologia vegetal*. Artmed editora.

Herrmann, M. L. P., Rosa, R. 1990. Relevô. In: IBGE. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Geografia do Brasil: Região Sul. Rio de Janeiro, p. 59-83.

Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. 2003. Plano de Manejo do Parque Nacional de Aparados da Serra e Serra Geral. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, BR.

Jucker, T., Sanchez, A. C., Lindsell, J. A., Allen, H. D., Amable, G. S., Coomes, D. A. 2015. Drivers of aboveground wood production in a lowland tropical forest of West Africa: teasing apart the roles of tree density, tree diversity, soil phosphorus, and historical logging. *Ecology and Evolution* 6 (12): 4004–4017.

Klein R. M. 1960. O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. *Sellowia* 12: 17–51.

Kunstler et al. 2015. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529, 204–207.

Lasky, J. R., Uriarte, M., Boukili, V. K., Erickson, D. L., Kress, J., Chazdon, R. L. 2014. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters* 17 (9) 1158–1167.

Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E., McGuire, A. D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de-Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C. B., Glick, H. B., Hengeveld, G. M., Nabuurs, G., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A. C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J. V., Chen, H. Y. H., Lei, X., Schelhaas, M., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E. I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H. S., Bruelheide, H., Coomes, D. A., Piotta, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gurllet-Fleury, S., Sonké, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E. B., Neldner, V. J., Ngugi, M. R., Baraloto, B., Frizzera, L., Bałazy, R., Oleksyn, J., Zawila-Niedzwiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A. M., Peri, P. L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E. H., Marshall, A. R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P. A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N. L., Ferreira, L. V., Odeke, D. E., Vasquez, R. M., Lewis, S. L., Reich P. B. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354(6309).

Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72–76.

MacArthur, R., Levins, R., 1967. The limiting similarity convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101, 377.

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Ecology and Evolution* 21(4): 178-185.

- Mello, R. S. P. 2006. Detecção de padrões de coexistência arbórea e processos ecológicos em zona de contato de Florestas Ombrófilas Montanas no Sul do Brasil. Ph.d Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, BR.
- Naeem, S., Duffy, J. M., Zavaleta, E. The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science* 336 (6087):1401-6.
- Onofre, F. F., Engel, V. L., Cassola, H. 2010. *Scientia Forestalis* 38 (85): 39-52.
- Pacala, S., Rees, M. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *The American Naturalist* 152(2): 729:737.
- Peel M. C, Finlayson B. L, McMahon T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11:1633–1644.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, M., Bret-Harte, S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, L., Poschlod, P., Vaieretti, M. G., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*: 61:137–234.
- Pillar V. D. 2006. MULTIV. Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. [Cited June 2007.] Available from URL: <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J. C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S. J., Muller-Landau, H. C., Peña-Claros, M., Webb, M. O., Wright, I. J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89: 1908–1920.
- Reich, PB. 2014. The world-wide "fast-slow" plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275-301.
- Poorter L, Bongers F, Sterck FJ, Wöll H. 2005. Beyond the regeneration phase: differentiation of height-light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology* 93: 256–267.
- Ruiz-Benito et al. 2014. Ruiz-Benito, P., L. Gómez-Aparicio, A. Paquette, C. Messier,
- Schweingruber, FH. 1996. *Tree-Rings and Environment. Dendroecology.* Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Paul Haupt Verlag, Vienna. 609 pp.
- Schwinning, S, Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants, 113:447-455.
- Souza, A. F. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: the case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology*, n. 32: 524- 533.

- Souza A. F, Cortez LSR, Longhi, SJ. 2012. Native forest management in subtropical South America: long-term effects of logging and multiple-use on forest structure and diversity. *Biodiversity Conservation*, n. 21:1953–69.
- Souza, A. F, Forgiarini, C, Longhi, S. J, Brena, DA. 2008. Regeneration patterns of a long-lived dominant conifer and the effects of logging in southern South America. *Acta Oecologica*, n. 34:221-232.
- Souza, AF, Forgiarini, C, Longhi, SJ, Oliveira, JM. 2014. Detecting ecological groups from traits: a classification of subtropical tree species based on ecological strategies.
- Souza, A. F., Bezerra, A. D., Longhi, S. J. 2016. Quasi-neutral community assembly: Evidence from niche overlap, phylogenetic, and trait distribution analyses of a subtropical forest in South America. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 23: 1–10.
- Streck, E.V., Kämpf, N., Dalmolin, R.S., Klamt E., Nascimento, P.C., Schneider, P., Giasson, E., Pinto, L.F.S. 2008. *Solos do Rio Grande do Sul*, 2nd eds. Emater/RS-Ascar, Porto Alegre, BR.
- Tropicos. 2016. Tropicos, botanical information system at the Missouri botanical garden. <http://www.tropicos.org>. Accessed 23 april 2016.
- SYSTAT 11.0 Inc. 2004, Version 11. Systat Standard Version.
- Teixeira, M.B., Coura-Neto, A.B., Pastore, U., Rangel Filho, A.L.R. 1986. *Vegetação: as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos: estudo fitogeográfico Levantamento de recursos naturais*, 33. IBGE, Rio de Janeiro, BR.
- Tilman, D., 1994. Competition and Biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2–16.
- Uriarte, M., Swenson, N. G., Chazdon, R. L., Comita, L. S., Kress, W. J., Erickson, D., Forero-Montaña, J., Zimmerman, J. K., Thompson, J. 2010. Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecology Letters* 13:1503–1514.
- Veloso, H. P.; Rangel filho, A. L. R.; Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, 123p.
- Vibrans, A. C., Sevegnani, L., Uhlmann, A., Schorn, L. A., Sobral, M. G., Gasper, A. L., Lingner, D. V., Brogni, E., Klemz, G., Godoy, M. B., Verdi, M. 2011. Structure of Mixed Ombrophylous Forests with *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) under external stress in southern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 59 (3): 1371–1387.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213–227.

Westoby, M., Wright, I. J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 261–268. Zuidema, P.A., Baker, P.J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: Filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18 (8):413-419.

White, P. S. e Pickett, S. T. A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett STA, White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, pp 3–13.

Zuidema, P. A., Baker, P. J., Groenendijk, P., Schippers, P., van der Sleen, P., Vlam, M., Sterck, F. 2013. Tropical forests and global change: filling knowledge gaps. *Trends in Plant Science* 18: 413-419.

4 CONCLUSÕES

Diante da atual crise da biodiversidade, onde se observa elevadas taxas de extinções de espécies motivadas por inúmeras formas de super exploração antrópica dos ambientes naturais, é premente que os esforços em pesquisa ecológica, mesmo teórica, objetivem avanços em conservação da biodiversidade e, por consequência, das funções ecossistêmicas.

Os múltiplos ecossistemas que compõem a Floresta Atlântica brasileira estão entre os ambientes mais ameaçados do planeta. Um desses ecossistemas, a Floresta Ombrófila Mista está inclusa no cenário de alta fragmentação, e empobrecimento florístico e estrutural dos remanescentes. A exploração da madeira da *Araucaria angustifolia* e de outras espécies, como as canelas (Lauraceae) foi extensa e seus efeitos negativos sobre a floresta têm sido cada vez melhor entendidos. Considerando que informações históricas sobre as atividades humanas que mais impactam o ambiente são escassas no Brasil, e a atenção ao monitoramento da biodiversidade é algo recente, a possibilidade de resgate da história dos regimes de distúrbios aos quais a Floresta Ombrófila Mista foi submetida é algo animador. E, quando esse resgate permite inferir-se sobre a intensidade, temporalidade, e causas dos distúrbios, a partir de informações que tem origem na história de vida das próprias árvores da floresta, se passa a ter uma fonte de informação rica e disponível.

Nessa tese nós observamos que a reconstrução de distúrbios de dossel a partir da análise de padrões de mudanças súbitas no crescimento de nove espécies de árvores comumente ocorrentes na Floresta Ombrófila Mista é factível, e os resultados muito promissores. Nossa análise teve foco na segunda metade do século XX, no entanto, diante da longevidade de árvores de *A. angustifolia*, Lauraceae, e outras, que são muitas vezes multi-seculares, é possível projetar-se a reconstrução de históricos de distúrbios mais extensamente no passado na FOM. Nossa análise revelou robustas relações entre os diferentes históricos de

distúrbios dos sítios estudados, e a estrutura florestal recente. Isso reforça achados anteriores na FOM, e resultados de pesquisa ao redor do globo, que demonstram o impacto negativo do corte seletivo de árvores sobre a floresta. Nós observamos que nos sítios que registraram maior frequência de ocorrência de picos relativamente sincrônicos de crescimento das árvores, ou seja, foram submetidos a mais intensa exploração madeireira, se encontram atualmente estruturalmente depauperados, E, o contrário também foi evidenciado, os sítios com menor frequência de ocorrência de distúrbios, e com consequente maior tempo de recuperação da vegetação, apresentam sinais claros de maior maturidade estrutural.

Informações inéditas sobre a história dos distúrbios em um determinado sítio ou região agregam substancial valor às investigações em ecologia. Considerando os impactos negativos da extração madeireira na FOM, e que distúrbios florestais afetam as relações entre biodiversidade e produtividade dos ecossistemas, nós exploramos tais relações no segundo capítulo da tese. Nossos resultados mostraram que a performance de crescimento das árvores de duas linhagens importantes na FOM é determinada por diferentes mecanismos, porém dependente do regime de distúrbios. Para Lauraceae observamos que o crescimento é mediado por seleção, onde as espécies respondem ao filtro ambiental, quando essas árvores se encontram em florestas mais intensamente perturbadas, e as interações (efeito de complementariedade) são menos importantes. E, para *A. angustifolia*, observamos que em florestas menos perturbadas, maior dissimilaridade com as árvores vizinhas é determinante no crescimento. Esses resultados reforçam o conhecimento atual sobre impactos da extração madeireira intensa sobre a Floresta Ombrófila Mista, e salientam que avaliar relações ecológicas à luz da história de distúrbios é fundamental para interpretações e predições em ecologia.

Nossos resultados podem servir como subsídio para novas pesquisas e no planejamento de ações de conservação, restauração e em manejo de remanescentes da Floresta Ombrófila Mista.