

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

GUSTAVO GALETTI

**RELAÇÃO ENTRE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E
DESEMPENHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA RESTAURAÇÃO
FLORESTAL: uma abordagem experimental**

SÃO CARLOS -SP
2021

GUSTAVO GALETTI

RELAÇÃO ENTRE CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E DESEMPENHO
DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA RESTAURAÇÃO FLORESTAL: uma
abordagem experimental

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais¹.

Orientador(a): Profa. Dra. Andréa Lúcia
Teixeira de Souza

São Carlos-SP
2021

¹ Apoio: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001

Galetti, Gustavo

Relação entre características funcionais e desempenho de espécies arbóreas na restauração florestal: uma abordagem experimental / Gustavo Galetti -- 2021. 83f.

Tese de Doutorado - Universidade Federal de São Carlos, campus São Carlos, São Carlos

Orientador (a): Andréa Lúcia Teixeira de Souza

Banca Examinadora: Luciano Elsinor Lopes, Raquel Stucchi Boschi, Maria Teresa Zugliani Toniato, Nathalle Cristine Alencar Fagundes

Bibliografia

1. Restauração florestal. 2. Características funcionais. 3. Plasticidade fenotípica.. I. Galetti, Gustavo. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática (SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Ronildo Santos Prado - CRB/8 7325



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais

Folha de Aprovação

Defesa de Tese de Doutorado do candidato Gustavo Galetti, realizada em 13/09/2021.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Andrea Lucia Teixeira de Souza (UFSCar)

Prof. Dr. Luciano Elsinor Lopes (UFSCar)

Profa. Dra. Raquel Stucchi Boschi (UFSCar)

Profa. Dra. Nathalle Cristine Alencar Fagundes (UEMG)

Profa. Dra. Maria Teresa Zugliani Toniato (IF)

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

À Universidade Federal de São Carlos - Campus São Carlos e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCAM) pela oportunidade de realizar o doutorado.

À minha orientadora Profa. Dra. Andréa Lúcia Teixeira de Souza, com a qual tive o privilégio de trabalhar e tenho profunda admiração. Agradeço pela disponibilidade em me acompanhar de perto durante todo o desenvolvimento da tese, pelas idas a campo, por entender e respeitar as dificuldades encontradas durante o processo, por prezar pelo aprendizado e desenvolvimento dos seus alunos. Além de orientadora é um exemplo a ser seguido. Muito obrigado!

Ao espaço cedido para realização do experimento pela Secretaria de Gestão Ambiental e Sustentabilidade (SGAS) da Universidade Federal de São Carlos, e aos seus funcionários, representados pela Dra. Gabriela Strozzi e Dra. Raquel Stucchi Boschi, pela solicitude e apoio.

Aos professores do Departamento de Ciências Ambientais da UFSCar (DCAM-UFSCar) por todos os ensinamentos.

Ao Prof. Dr. Luciano Elsinor Lopes, Dra. Maria Teresa Zugliani Toniato, Profa. Dra. Nathalle Cristine Alencar Fagundes, Profa. Dra. Raquel Stucchi Boschi e Profa. Dra. Silvia Rahe Pereira por terem aceitado o convite para participar da banca de defesa da tese e por todas as contribuições.

Ao Vinícius e todos os funcionários do DCAM e do PPGCAM pela ajuda e solicitude.

À Ariana Fernanda Protti, Débora Bessi, Jéssica Akemi Hitaka Soares, Leonardo Rissi, Luís Fernando de Abreu Pestana, Pedro Henrique de Godoy Fernandes e Rhauani Silva Costa por toda ajuda em campo, laboratório e com a preparação do mapa da área, sem a qual o desenvolvimento desta tese seria impossível.

Aos meus pais Ana e Artur, aos quais dedico esta tese. Agradeço por todo amor e carinho que dedicam à família, por me ensinarem o valor da simplicidade e por não medirem esforços para que eu chegasse até aqui. Agradeço à minha irmã Gabriela e ao meu cunhado Fabio pelo apoio, incentivo e carinho. Agradeço ao meu querido sobrinho Giulio, que me enche de amor e esperança de dias melhores através das novas gerações. Sou eternamente grato pela família maravilhosa a qual faço parte! Espero poder retribuir tudo o que fizeram e fazem por mim!

APRESENTAÇÃO

Esta tese é composta por uma Introdução Geral, seguida por dois capítulos e Considerações Finais. A Introdução Geral foi escrita para contextualizar o assunto geral da tese e também para iniciar alguns conceitos que são tratados nos capítulos. Cada capítulo é independente, mas são complementares por estarem inseridos dentro de uma mesma temática. A redação dos capítulos foi feita visando a submissão em periódicos científicos, mas conta com alguns elementos no corpo do texto, como figuras e tabelas, a fim de tornar a leitura mais fácil. Por fim, a tese encerra com as Considerações Finais gerais, onde é feita uma reflexão sobre as motivações do tema escolhido, os resultados encontrados e contribuições que podem trazer para melhoria de projetos de restauração florestal.

RESUMO

Galetti, G. – Relação entre características funcionais e desempenho de espécies arbóreas na restauração florestal: uma abordagem experimental. 2021 – 81p: Tese (Doutorado) – Universidade Federal de São Carlos, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, São Carlos – 2021.

O sucesso da restauração de florestas desmatadas depende inicialmente da seleção de espécies capazes de se estabelecer no sítio degradado. Para facilitar essa escolha, a classificação de espécies em grupos sucessionais pioneiras e não-pioneiras é comumente utilizada. Porém, essa classificação tem se mostrado confusa pela grande quantidade de parâmetros que podem ser utilizados, dificultando a comparação entre os resultados de diferentes estudos sobre restauração florestal. Neste contexto, o estudo de características funcionais de espécies arbóreas pode auxiliar a escolha adequada da composição de espécies a ser reintroduzidas, pois compreendendo as correlações entre as diferentes características e suas interações com os componentes abióticos, é possível fazer melhores previsões da performance das espécies. No primeiro capítulo deste estudo, nós avaliamos a sobrevivência e o crescimento inicial de plantas de 30 espécies reintroduzidas numa área de floresta desmatada, ao longo do primeiro ano de desenvolvimento das plantas. Descrevemos a variação dos atributos funcionais das plantas no estágio de mudas e relacionamos com grupos sucessionais pré-estabelecidos, pioneiras e não-pioneiras. Além disto, descrevemos o crescimento inicial das plantas, o que permite quantificar a variação da taxa de incremento instantâneo da biomassa ao longo do tempo. Nossos resultados mostraram o contínuo de crescimento rápido-lento, baseado nas estratégias de alocação de recursos ao invés de uma distinção clara entre espécies pioneiras e não-pioneiras. Os atributos funcionais associados às características aquisitivas, como altos valores de área foliar específica e da proporção de biomassa alocada para raízes, e baixos valores do conteúdo de massa seca foliar e de massa da semente, tenderam a ser mais comuns entre as espécies pioneiras, mas não foram associados com espécies classificadas como não-pioneiras. Além disso, este estudo mostrou que os atributos funcionais influenciaram a sobrevivência e os padrões de crescimento das espécies. No segundo capítulo, nós avaliamos a plasticidade fenotípica de oito espécies arbóreas durante quatro meses em função da variação dos parâmetros químicos do solo. Nossos resultados mostraram que espécies com características aquisitivas tiveram maior plasticidade de biomassa em função da variação dos parâmetros químicos do solo. A biomassa dessas espécies aumentou em tratamentos do solo com adição de matéria orgânica. Espécies conservativas não responderam aos diferentes tratamentos do solo, mostrando que inicialmente seu crescimento é menos dependente das condições do solo. Além disso, avaliamos a variação

intraespecífica de características foliares e de raiz em função do crescimento das plantas, e indiretamente em resposta às condições do solo. A alocação de recursos para a formação do sistema radicular diminuiu com o crescimento das plantas, o que está relacionado com o ambiente onde se encontrava o recurso limitante, no caso, abaixo do solo. No geral, nós mostramos que os atributos funcionais influenciam as taxas de crescimento e sobrevivência das espécies em campo. Além disso, a variação de tamanho dos indivíduos de espécies aquisitivas responde inicialmente às condições do solo. Sendo assim, as características funcionais podem ser utilizadas para prever o desempenho das plantas em resposta às condições ambientais de áreas degradadas, desta forma, auxiliando no planejamento mais eficiente de projetos de restauração florestal.

Palavras chave: restauração florestal; características funcionais; pioneiras e não-pioneiras; plasticidade fenotípica.

ABSTRACT

The successful restoration of deforested forests initially depends on the selection of species capable of establishing themselves in the degraded site. To facilitate the choice of species, classification into successional groups is commonly used, most often in pioneer and non-pioneer species. However, this classification has been confusing due to the large number of parameters that can be used, making it difficult to compare the results of different studies on forest restoration. In this context, the study of functional traits of tree species can help to choose the appropriate composition of species to be reintroduced, as understanding the correlations between different characteristics and their interactions with abiotic components makes it possible to make better predictions of species performance. In the first chapter of this study, we evaluated the survival and initial growth of plants from 30 species reintroduced into an area of deforested forest, over the course of the first year of plant development. We describe the variation of functional traits of plants at the seedling stage and relate it to pre-established successional groups, pioneers and non-pioneers. Furthermore, we describe the initial growth of the plants, which allows us to quantify the variation in the rate of instantaneous increase in biomass over time. Our results showed the fast-slow growth continuum based on resource allocation strategies rather than a clear distinction between pioneer and non-pioneer species. Functional traits associated with acquisitive traits, such as high values of specific leaf area and proportion of biomass allocated to roots, and low values of leaf dry mass content and seed mass, tended to be more common among pioneer species, but were not associated with species classified as non-pioneers. Furthermore, this study showed that functional traits influenced species survival and growth patterns. In the second chapter, we evaluated the phenotypic plasticity of eight tree species during four months as a function of variation in soil chemical parameters. Our results showed that species with acquisitive characteristics had greater biomass plasticity as a function of variation in soil chemical parameters. The biomass of these species increased in soil treatments with addition of organic matter. Conservative species did not respond to different soil treatments, showing that initially their growth is less dependent on soil conditions. In addition, we evaluated the intraspecific variation of leaf and root traits as a function of plant growth, and indirectly in response to soil conditions. The allocation of resources for the formation of the root system decreased with plant growth, which is related to the environment where the limiting resource was found, in this case, below ground. Overall, we show that attributes influence growth rates and species in the field. Furthermore, the variation in the size of individuals of acquisitive species initially responds to soil conditions. Therefore,

functional traits can be used to predict plant performance in response to environmental conditions in degraded areas, thus aiding in more efficient planning of forest restoration projects.

Keywords: forest restoration; functional traits; pioneers and non-pioneers; phenotypic plasticity.

SUMÁRIO

Introdução geral.....	12
Referências bibliográficas.....	15
Capítulo 1.....	19
Introdução.....	20
Material e Métodos.....	24
Resultados.....	32
Discussão.....	39
Considerações finais.....	45
Referências bibliográficas.....	45
Capítulo 2.....	53
Introdução.....	54
Material e Métodos.....	57
Resultados.....	65
Discussão.....	71
Considerações finais.....	75
Referências bibliográficas.....	76
Considerações finais.....	82

INTRODUÇÃO GERAL

As mudanças no uso do solo de áreas florestais para o desenvolvimento de atividades antrópicas, principalmente agropecuárias e de expansão urbana, têm impactado fortemente os ecossistemas florestais em todo o mundo, resultando em grandes perdas de biodiversidade e o conseqüente declínio das funções e serviços ecossistêmicos (SWEENEY et al., 2004; KOMINOSKI et al., 2013; PALMER et al., 2014). Uma área é considerada degradada quando perde características estruturais e funcionais, alterando sua trajetória após um distúrbio ambiental, o que denota falta de equilíbrio dinâmico, ou seja, o ecossistema perde sua capacidade de resistência e resiliência (DÍAZ & CABIDO, 2001; ENGEL & PARROTA, 2003; SER, 2004). A degradação de um ecossistema impacta profundamente as interações que nele acontecem, afetando desde solo, em suas características químicas, físicas e biológicas, biodiversidade, e até mesmo características climáticas, quando em grande escala (CARDINALE et al., 2012, CHAZDON & URIARTE, 2016).

O tempo e as técnicas de recuperação dos ecossistemas, dependem do grau de degradação da área e da presença de condutores de degradação (CHAZDON, 2008). Em situações nas quais é detectada extinções locais de espécies, a regeneração natural torna-se inviável ou extremamente lenta, pela dependência de chegada de propágulos de áreas vizinhas (MARTINS, 2001). Nessas situações, a recuperação dos ecossistemas requer o uso da regeneração artificial, com a reintrodução de espécies arbóreas anteriormente suprimidas (SUDING, 2011; PERRING et al., 2015). A restauração dos ecossistemas degradados é um dos grandes desafios do século XXI, dada a complexidade das interações entre as espécies vegetais disponíveis, condições abióticas e a disponibilidade de recursos das áreas a serem restauradas (FOROUGHBAKHCH et al. 2006; SOVU et al., 2010; STANTURF et al. 2014; LAUGHLIN, 2014).

O agrupamento de espécies em padrões sucessionais é uma maneira de simplificar as estruturas do ecossistema (DA SANTOS SILVA et al., 2004), facilitando a escolha da composição de espécies a ser utilizada em projetos de restauração. No Brasil, vários estudos têm proposto a divisão de espécies em apenas duas categorias, as heliófitas ou pioneiras (P), para as quais são esperadas maiores taxas de crescimento e sementes de menor tamanho produzidas em grande quantidade, e as umbrófilas ou não pioneiras (NP), para as quais são esperadas menores taxas de crescimento e sementes de maior tamanho em menor quantidade (GIBBS & LEITÃO FILHO, 1978; DURIGAN & NOGUEIRA,

1990; BARBOSA et al., 1993). No estado de São Paulo, a Resolução SMA nº 32, de 3 de abril de 2014 (SÃO PAULO, 2014), se baseia nessa classificação como diretriz para os projetos de restauração de áreas degradadas, porém a disseminação de práticas com modelos pré-estabelecidos tem gerado altos índices de insucesso nos plantios que visam a restauração florestal (DURIGAN et al., 2010; RODRIGUES, 2013).

A escolha de espécies utilizando as medidas categóricas pioneiras e não-pioneiras não garante a efetividade do plantio, uma vez que as interações bióticas e as condições abióticas como temperatura, intensidade de luz e as condições físicas e químicas do solo podem induzir diferentes respostas das espécies em condições específicas (PYWELL et al., 2003; GÖTZENBERGER et al., 2012; GAFTA et al., 2018). Nesse contexto, o conhecimento de características funcionais das plantas pode facilitar a escolha de espécies visando a restauração florestal, uma vez que fornecem informações sobre a resposta das espécies aos fatores limitantes, que servem como filtros ambientais em ambientes degradados (ASANOK et al., 2013; LAUGHLIN, 2014).

Características funcionais, são atributos morfológicos, fisiológicos e fenológicos mensuráveis de um indivíduo, que potencialmente afeta a capacidade de obter, utilizar e conservar recursos, influenciando sua performance, expressa como sobrevivência, crescimento e sucesso reprodutivo (REICH et al., 2003; VIOLLE et al. 2007). A taxa de crescimento relativo é um exemplo de característica funcional, e está relacionada às estratégias de obtenção de recursos e produtividade das plantas em resposta às condições ambientais (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; BELLO et al., 2021). A fração de massa radicular, expressa pela razão entre massa seca da raiz e massa seca da planta, também pode ser considerada uma característica funcional, que mostra o investimento de recursos da planta para formação de estruturas onde existe o fator limitante do meio (BROUWER, 1963). Se o crescimento da planta está limitado por disponibilidade de recursos acima do solo, como luz, a planta deverá alocar maior quantidade de recursos para parte aérea; em sistemas em que o fator limitante seja a disponibilidade de recursos abaixo do solo, como nutrientes ou água, as plantas tendem a alocar mais biomassa para partes radiculares (BROUWER, 1963). Outros exemplos de características funcionais são a massa da semente, área foliar específica, conteúdo de matéria seca foliar e densidade específica do caule (LAUGHLIN, 2014; GUSTAFSSON et al., 2016).

Informações sobre características funcionais de diferentes partes das plantas, como semente, folhas, parte aérea e raiz, podem estar relacionadas entre si e ajudam entender o desempenho de espécies em seu ambiente e sua distribuição ao longo de

gradientes ambientais espaciais e ao longo da sucessão das comunidades vegetais (LAUGHLIN, 2014). Desta forma, a forte variação de características funcionais observada entre espécies pode explicar, e até mesmo prever, diferenças entre espécies na probabilidade de estabelecimento e crescimento em determinado ambiente (HUANTE et al., 1995; FOROUGHBAKHCH et al., 2006; SANDEL et al., 2011; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2013; LARSON et al., 2015). Além disso, as diferentes características funcionais também podem variar dentro das espécies, entre populações diferentes ou até mesmo dentro de uma mesma população. Estas variações intraespecíficas podem ser reflexo de variações genéticas entre indivíduos, mas geralmente ocorrem devido a plasticidade fenotípica, em resposta as variações de fatores ambientais (BARALOTO et al., 2005; CHATURVEDI et al., 2014; JAGER et al. 2015). A plasticidade fenotípica pode refletir diferentes capacidades de resposta das plantas às variações ambientais, aumentando as chances de sobrevivência e distribuição geográfica da espécie (PRICE et al., 2003; ALBERT et al., 2011; CHATURVEDI et al., 2014; JAGER et al. 2015). Ao longo do desenvolvimento de um indivíduo os atributos funcionais podem mudar em função do tamanho da planta, o qual por sua vez pode ser altamente relacionado às condições do ambiente, em especial às condições de solo e luz (WRIGHT & MCCONNAUGHAY; 2002). Alguns estudos envolvendo dados experimentais e empíricos mostraram que para espécies de crescimento rápido a plasticidade das taxas de crescimento das plantas é fortemente relacionada com a disponibilidade de nutrientes do solo, enquanto espécies de crescimento lento sofrem alterações muito menores em resposta às variações do solo (HUANTE et al., 1995; LAMBERS & POORTER, 2004).

O estudo de características funcionais e de suas relações com as variações ambientais pode esclarecer como indivíduos de diferentes espécies ou dentro de uma mesma população respondem as características do ambiente degradado no processo de restauração. Neste estudo, nós questionamos se existe relação entre algumas características funcionais e a taxa de crescimento e sobrevivência das espécies em campo. Além disso, exploramos experimentalmente a variação intraespecífica de crescimento e características funcionais de algumas espécies em resposta a variação de fertilidade do solo. Para isso, optamos em dividir este estudo em dois capítulos independentes. No primeiro capítulo, conduzimos um experimento de campo com trinta espécies, com objetivo de avaliar se massa de semente, área foliar, área foliar específica e fração em massa de raiz das plantas em estágio de mudas são capazes de determinar a taxa crescimento relativo e sobrevivência, quando reintroduzidas em áreas degradadas. Além

disso, verificamos se existe relação entre as características funcionais das espécies e suas taxas de crescimento, e se esta relação está relacionada com a classificação por grupos sucessionais pioneiras e não-pioneiras. No segundo capítulo, conduzimos um experimento em casa de vegetação, com oito espécies, também utilizadas no primeiro capítulo, onde avaliamos a variação intraespecífica de biomassa e de algumas características funcionais em função da variação dos parâmetros químicos do solo.

Áreas degradadas são ambientes normalmente estressantes, e vários fatores agem simultaneamente afetando a performance das plantas. Assim, estudos que buscam informações detalhadas sobre o crescimento de plantas e a sua relação com as características funcionais das espécies reintroduzidas em áreas degradadas, podem ajudar a prever o desempenho de diferentes espécies ou de uma mesma espécie em resposta às condições ambientais. O estudo dessas relações pode auxiliar na escolha de espécies e no manejo mais adequado da área a ser restaurada, aumentando a probabilidade de estabelecimento das plantas em campo, e ajudando a prever a estrutura das florestas implantadas em projetos de restauração.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, C. H. et al. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology **Perspectives in plant ecology, Evolution and Systematics**, v. 13, n. 3, p. 217-225, 2011.
- ASANOK, L. et al. Relationships between functional traits and the ability of forest tree species to reestablish in secondary forest and enrichment plantations in the uplands of northern Thailand. **Forest ecology and management**, v. 296, p. 9-23, 2013.
- BARALOTO, C.; FORGET, P. M.; GOLDBERG, D. E. 2005. Seed mass, seedling size and Neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, 93 (6): 1156-1166, 2005.
- BARBOSA, L., SERRA FILHO, R., BARBOSA, J., BARRETO, R., ASPERTI, L., MOURA, S., & SEMACO, M. Desenvolvimento e implantação de modelos alternativos de recomposição vegetal com espécies nativas na Fazenda São Carlos–Santa Cruz das Palmeiras–SP. **São Paulo: Instituto de Botânica/SMA**. 1993.
- BELLO, F., CARMONA, C. P., DIAS, A. T., GÖTZENBERGER, L., MORETTI, M., & BERG, M. P. *Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools*. **Cambridge University Press**. 2021.
- BROUWER, R. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. In: **Jaarb Inst Biol Scheikd Onderzoek (IBS)**, p. 31–39. 1963.
- CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n.7401, p. 59-67, 2012.

- CHATURVEDI, R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. **Journal of Plant Ecology**, 7 (6): 544-558. 2014.
- CHAZDON, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, 320: 1458-1460. 2008.
- CHAZDON, R. L.; URIARTE, M. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. **Biotropica**, 48 (6): 709–715. 2016.
- DA SANTOS SILVA, J. H., CARACIOLO, R. L. F., DE SANTOS SOUZA, E., & JACQUELINE, I. M. M. Distinção de grupos ecológicos de espécies florestais por meio de técnicas multivariadas. **Revista Árvore**, 28(3), 387-396, 2004.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**. Vol. 16 p. 464–655. 2001.
- DURIGAN, G.; ENGEL, V.L.; TOREZAN, J.M.; MELO, A.C.G.; MARQUES, M.C.M.; MARTINS, S.V.; REIS, A.; SCARANO, F.R. Normas jurídicas para a restauração ecológica: uma barreira a mais a dificultar o êxito das iniciativas? **Revista Árvore**, v.34, n.3, p.471-485, 2010.
- DURIGAN, G.; NOGUEIRA, J. C. B. Recomposição de matas ciliares. **São Paulo: Instituto Florestal**, p. 1-14, 1990.
- ENGEL, V.L. & PARROTTA, J.A. **Definindo a restauração ecológica: tendências e perspectivas mundiais. In: Restauração Ecológica de Sistemas Naturais.** Organizadores: KAGEYAMA, P.Y (et al.). Botucatu, ed. FEPAF ed. 1, p. 3-25, 2003.
- FOROUGHBAKHCH, R., ALVARADO-VÁZQUEZ, M. A., HERNÁNDEZ-PIÑERO, J. L., ROCHA-ESTRADA, A., GUZMÁN-LUCIO, M. A., & TREVIÑO-GARZA, E. J. Establishment, growth and biomass production of 10 tree woody species introduced for reforestation and ecological restoration in northeastern Mexico. **Forest Ecology and Management**, 235(1-3), 194-201. 2006.
- GAFTA, D., ROMAN, A., & URSU, T. M. Trends in single trait dispersion between early-mid successional stages: the importance of species pool extension and habitat scale. **Journal of Plant Ecology**, 11(1), 103-113. 2018.
- GIBBS, P. E.; LEITÃO FILHO, H. de F. Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi Guaçu, state of São Paulo, SE Brazil. **Revista brasileira de Botânica**, v. 1, n. 1, p. 151-156, 1978.
- GÖTZENBERGER, L., DE BELLO, F., BRÄTHEN, KA, DAVISON, J., DUBUIS, A., GUIBAN, A., ... & ZOBEL, M. Regras de montagem ecológica em comunidades de plantas - abordagens, padrões e perspectivas. **Biological reviews**, 87 (1), 111-127. 2012.
- GUSTAFSSON, M., GUSTAFSSON, L., ALLOYSIUS, D., FALCK, J., YAP, S., KARLSSON, A., & ILSTEDT, U. Life history traits predict the response to increased light among 33 tropical rainforest tree species. **Forest Ecology and Management**, 362, 20-28. 2016.
- HUANTE, P.; RINCÓN, E.; ACOSTA, I. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology**, 9 (6): 849-858. 1995.

JAGER, MELISSA M. ET AL. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 374-385, 2015.

KOMINOSKI J.S., SHAH J.J.F., CANHOTO C., FISCHER D.G. Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. **Front Ecol Environ**, 11, 423-432. 2013.

LAMBERS, H. A. N. S.; POORTER, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. **Advances in ecological research**, v. 23, p. 187-261, 1992.

LARSON, J E. et al. Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 1, p. 199-209, 2015.

LAUGHLIN, D. C. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. **Ecology letters**, 17(7), 771-784. 2014.

MARTÍNEZ-GARZA, C., BONGERS, F., & POORTER, L. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? **Forest Ecology and Management**, 303, 35-45. 2013.

MARTINS, S.V. **Recuperação de matas ciliares**. Viçosa: Aprenda Fácil/Centro de Produções Técnicas, 146 p. 2001.

PALMER M.A., HONDULA K.L. & KOCH B.J. Ecological Restoration of Streams and Rivers: Shifting Strategies and Shifting Goals. **Annu Rev Ecol Evol Syst**, 45, 247-269. 2014.

PERRING, M. P., STANDISH, R. J., PRICE, J. N., CRAIG, M. D., ERICKSON, T. E., RUTHROF, K. X., HOBBS, R. J. Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. **Ecosphere**, 6(8), 1-25. 2015.

PRICE, T. D.; QVARNSTRÖM, A.; IRWIN, D. E. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 270, n. 1523, p. 1433-1440, 2003.

PYWELL, R. F., BULLOCK, J. M., ROY, D. B., WARMAN, L. I. Z., WALKER, K. J., & ROTHERY, P. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. **Journal of applied Ecology**, 40(1), 65-77. 2003.

REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.

RODRIGUES, C. M. **Eficiência na adoção de medidas para recuperação de áreas degradadas no estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba, SP. 2013.

SANDEL, B.; CORBIN, J. D.; KRUPA, M. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, 2 (2): 1-16. 2011.

SER (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group). 2004. **The SER International Primer on Ecological Restoration**. Disponível em: <<http://www.ser.org>>. Acesso em julho de 2021.

SMA – Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo. Resolução nº 32, de 03 de abril de 2014. **Estabelece as orientações, diretrizes e critérios sobre restauração ecológica no Estado de São Paulo, e dá providências correlatas.** Acesso em: julho de 2021.

SOVU, P.S.; TIGABU, M.; ODÉN, P.C. Restoration of former grazing lands in the highlands of Laos using direct seeding of four native tree species. **Mountain Research and Development**, v.30, p.232-243, 2010.

STANTURF, J. A., PALIK, B. J., & DUMROESE, R. K. Contemporary forest restoration: a review emphasizing function. **Forest Ecology and Management**, 331, 292-323. 2014.

SUDING, K. N. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. **Annual review of ecology, evolution, and systematics** 42:465–487. 2011.

SWEENEY B.W., BOTT, T.L., JACKSON, J.K., KAPLAN, L.A. **Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services.** Proc Natl Acad Sci USA, 101, 14132-14137. 2004.

VIOLLE, C., NAVAS, M. L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., & GARNIER, E. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, 116(5), 882-892. 2007.

WRIGHT, S. D.; MCCONNAUGHAY, K. D. M. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. **Plant Species Biology**, 17: 119–131. 2002.

CAPÍTULO 1

Relação entre as características funcionais de mudas de diferentes espécies arbóreas, o desempenho das plantas em uma área degradada e a efetividade da classificação como pioneiras ou não-pioneiras

Gustavo Galetti¹, Andréa Lúcia Teixeira de Souza²

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCAm), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brasil, e-mail: gustavo_galetti@hotmail.com

²Departamento de Ciências Ambientais (DCAm), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brasil

INTRODUÇÃO

As espécies arbóreas são classificadas, dependendo da sua ocorrência e frequência, em diferentes estágios sucessionais, sendo mais comumente utilizada a classificação entre espécies pioneiras e não-pioneiras. O agrupamento de espécies nestas duas classes é uma maneira de simplificar os projetos de restauração e facilitar a escolha da composição de espécies, estratégia amplamente usada no Brasil e em algumas outras regiões do mundo (SWAINE & WHITMORE, 1988; DA SANTOS SILVA et al., 2004; GROENENDIJK et al., 2005; ZHANG et al., 2011; MACIEIRA et al., 2020). No entanto, o agrupamento de espécies em grupos sucessionais difere com relação a quais características das espécies são usadas para esta classificação (BUDOWSKI, 1965; BAZZAZ, 1979; SWAINE & WHITMORE, 1988).

A grande quantidade de termos utilizados para distinguir grupos sucessionais torna a classificação confusa, pois os diferentes autores adotam parâmetros distintos e montam seu sistema de classificação de forma subjetiva (BARBOSA, 2000; POORTER et al., 2006; GOTZE et al., 2017), dificultando a comparação entre os diferentes estudos sobre restauração ecológica em ecossistemas florestais. A classificação de espécies entre pioneiras e não pioneiras tem como base as taxas de crescimento e a tolerância ou não a sombra em estágios juvenis (GIBBS & LEITÃO FILHO, 1978; DURIGAN & NOGUEIRA, 1990; BARBOSA et al., 1993; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2013). Consideram como pioneiras as espécies heliófilas e de rápido crescimento, capazes de gerar condições de sombreamento necessárias para o desenvolvimento de espécies não pioneiras no processo de sucessão natural (GIBBS & LEITÃO FILHO, 1978; DURIGAN & NOGUEIRA, 1990; BARBOSA et al., 1993; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2013; GUSTAFSSON et al., 2016; LAUGHLIN et al., 2018). Porém, o desempenho das espécies e suas respostas às variações das condições ambientais dependem de várias outras características funcionais (LAVOREL et al., 1997; JAGER et al., 2015).

As características que descrevem espécies como pioneiras e não-pioneiras, ou de crescimento rápido e lento, pode ser baseada nas estratégias de alocação de recursos que influenciam a sobrevivência e o crescimento das plantas, o que pode determinar a distribuição espacial das espécies, uma vez que elas podem ser mais ou menos dependentes de condições ambientais favoráveis (VIOLLE et al., 2007; MOUILLOT et al., 2013; BORN et al., 2014; GUSTAFSSON et al., 2016; LAUGHLIN et al., 2018). Em estudos sobre a relação entre as características das plantas de diferentes espécies e a

estrutura de comunidades vegetais, muitos pesquisadores deixaram de usar categorias de grupos funcionais (uma medida descontínua) em favor de medidas contínuas, que com vantagens teóricas e evidências empíricas, fornecem estimativas mais precisas e menos subjetivas de diversidade funcional (PETCHEY & GASTON, 2002; PETCHEY & GASTON, 2004; PETCHEY & GASTON, 2006, LAUGHLIN et al. 2017).

As características morfológicas, fisiológicas e fenológicas das plantas, podem determinar sua performance sob diferentes condições ambientais, e seus efeitos nas propriedades ecossistêmicas (LAVOREL et al., 1997; DÍAZ & CABIDO, 2001; DÍAZ et al., 2013; LARSON et al., 2015). Espécies pioneiras tendem a apresentar um rápido crescimento, e conseqüentemente apresentam uma forte resposta ao aumento de recursos como luz e nutrientes, ou a condições ambientais estressantes (POORTER et al., 2008; WRIGHT et al., 2010). Espécies não-pioneiras ou clímax, investem em estabilidade e resiliência, uma vez que normalmente têm maiores densidades de madeira e baixa área foliar específica (razão entre a área foliar e sua massa seca), tornando-se inicialmente menos dependentes de recursos abaixo e acima do solo (POORTER et al., 2008; WRIGHT et al., 2010). Assim, não existe uma distinção clara entre espécies pioneiras e climácicas, mas um contínuo que representa o intervalo de histórias de vida e de outros traços funcionais (BORN et al., 2014; GUSTAFSSON et al., 2016). Poucos estudos focam na descrição destas características entre espécies pioneiras e não-pioneiras, porém os conhecimentos acerca das respostas de traços a diferentes condições ambientais podem ajudar na seleção de espécies em projetos de restauração (POORTER et al., 2006; MARTÍNEZ-GARZA et al., 2013; MOUILLOT et al., 2013).

A massa de semente influencia fortemente as fases iniciais do desenvolvimento das espécies, pois ela pode determinar as taxas de emergência e o estabelecimento das plantas em sítios degradados (MOLES & WESTOBY, 2006; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; ST-DENIS et al., 2013). Espécies com sementes maiores têm maiores probabilidade de emergência, e como possuem maiores quantidades de reservas, geram plântulas maiores e com sistemas radiculares mais desenvolvidos, proporcionando assim, maiores chances de sobrevivência e estabelecimento (BARALOTO et al., 2005; MOLES & WESTOBY, 2004; POORTER et al., 2007; METZ et al., 2010). Dessa forma, a probabilidade de sobrevivência inicial em áreas degradadas é maior, pois conseguem penetrar em zonas mais profundas do solo, com maior umidade e menor quantidade de raízes de gramíneas e outras plantas competidoras (GREEN & JUNIPER, 2004; BARALOTO et al., 2005; SORIANO et al., 2013). Além disto, os

modelos geralmente propõem que sementes maiores têm maior probabilidade de sobrevivência sob condições estressantes, tais como competição, seca, sombreamento e herbívoros, do que sementes menores (KITAJIMA & POORTER, 2008; ST-DENIS et al., 2013). No entanto, outros estudos mostraram que espécies com semente de maior tamanho não investiram mais recursos para formação de raízes do que parte aérea (WULFF, 1986; JURADO & WESTOBY, 1992), sendo que essa alocação de recursos provavelmente deve estar fortemente relacionada à disponibilidade de recursos acima e abaixo do solo (BLOOM et al., 1985, POORTER et al., 2012).

Área foliar, área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar são características fortemente correlacionadas com estratégias de obtenção de recursos pelas plantas. Nos extremos do espectro da chamada “economia foliar” existem espécies com diferentes estratégias de investimento em folha (WRIGHT et al., 2004; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013). Em um dos extremos estão as espécies com estratégia aquisitiva, que têm crescimento rápido e folhas de baixo conteúdo de matéria seca (maior área foliar específica), porém de baixa longevidade (WRIGHT et al., 2004; DONOVAN et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013, BELLO et al. 2021). São folhas com maior quantidade de nitrogênio e fósforo e de altas taxas fotossintéticas e respiração (GUSTAFSSON et al. 2016). No outro extremo, estão as espécies conservativas, que possuem alto investimento em matéria seca foliar, com folhas de longa duração, com alto teor de potássio e baixa taxa fotossintética, resultando em crescimento mais lento (WRIGHT et al., 2004; KING et al. 2006; DONOVAN et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013; GUSTAFSSON et al., 2016; BELLO et al. 2021). As características foliares também podem estar correlacionados a massa de sementes das espécies. O estudo de Baraloto et al. (2005) mostrou que espécies tropicais com menor tamanho de semente geravam indivíduos com maior área foliar específica, favorecendo a capacidade fotossintética e consequentemente proporcionando maiores taxas de crescimento relativos quando comparadas a espécies de sementes maiores.

A relação entre características funcionais e o crescimento de indivíduos de diferentes espécies arbóreas depende fortemente do tamanho dos indivíduos. Modelos lineares consideram o crescimento absoluto constante, ou seja, a mesma quantidade de biomassa é incrementada em cada unidade de tempo (PAINE et al., 2012). Isso parece implausível, pois a adição de biomassa por unidade de tempo depende de tecidos fotossintetizantes, cuja proporção, com relação a biomassa total da planta, decresce com o aumento das taxas de respiração e com a formação de tecidos não fotossintetizantes e

estruturais ao longo do crescimento das plantas (PAINE et al., 2012). Já modelos log-lineares assumem que a taxa relativa de crescimento decresce com o aumento da biomassa da planta de maneira constante, desconsiderando o fato de que fatores ambientais e fisiológicos podem interferir na taxa de aquisição de biomassa (BLACKMAN, 1919; PURVES & PACALA, 2008; PAINE, et al.; 2012). A descrição das taxas de crescimento ao longo do desenvolvimento das plantas pode esclarecer questões de diferentes processos ecológicos, desde a fisiologia e metabolismo de indivíduos até a estruturação de comunidades, incluindo as interações entre as plantas e às condições e disponibilidade de recursos e a dinâmica das comunidades locais (MÜLLER-LANDAU, 2010; PAINE et al., 2012; PHILIPSON et al. 2014; CADOTTE et al. 2015). Apesar disto, os estudos que avaliam os padrões de crescimento, como resposta às características morfológicas de plantas ainda são escassos, mas estes estudos poderiam ajudar a prever as mudanças na estrutura das florestas restauradas ao longo do tempo, a partir de uma comunidade inicial introduzida em áreas degradadas.

Nós avaliamos o desenvolvimento de plantas de 30 espécies, reintroduzidas numa área de floresta estacional semidecidual suprimida. Previamente descrevemos a variação de características funcionais entre espécies como tamanho da semente, a alocação de biomassa para raízes e algumas características funcionais foliares. A partir desses dados, relacionamos a variação das características funcionais com os grupos sucessionais pré-estabelecidos, pioneiras e não-pioneiras, e questionamos se essas características influenciam dois dos principais processos demográficos, especificamente sobrevivência e crescimento total ao longo do primeiro ano em campo após o plantio. Nesse contexto, usamos o modelo não linear e não-assintótico *power-law* para descrever o crescimento (PAINE, et al. 2012), uma vez que este modelo prevê o decaimento da taxa de crescimento com o aumento da biomassa das plantas e comparamos entre os dois grupos sucessionais. Os efeitos das características funcionais na sobrevivência e nos parâmetros da curva de crescimento, que consequentemente determinam o crescimento total das plantas, foram avaliados simultaneamente através de um Modelo de Equações Estruturais. Esperávamos um contínuo de estratégias de alocação de recursos ao invés de uma distinção clara entre espécies pioneiras e não-pioneiras. Além disso, esperávamos uma grande variação entre as espécies no decaimento das taxas de crescimento ao longo do tempo influenciada pelas características funcionais.

METODOLOGIA

O experimento consistiu no plantio de 30 espécies arbóreas nativas de ocorrência na região do estudo e com grande variação em relação a massa de suas sementes (Tabela 1). Todas as espécies são indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do Estado de São Paulo (BARBOSA et al., 2015; SOUZA JUNIOR & BRANCALION, 2016), sendo 12 espécies classificadas como pioneiras e 18 como não pioneiras.

Tabela 1. Lista das espécies selecionadas com nome científico, nome popular, família, classe sucessional, síndrome de dispersão e massa média das sementes, que foram obtidas de acordo com dados de Barbosa et al., (2015); Souza Junior & Brancalion, (2016).

Nome Científico	Nome Popular (CÓDIGO)	Família	Classe sucessional	Síndrome de Dispersão	Massa da Semente (gramas)
<i>Solanum granuloseprosum</i> Dunal	Joá (JOA)	Solanaceae	Pioneira	Zoocórica	0.00149
<i>Heliocarpus americanus</i> L.	Algodoeiro (ALG)	Malvaceae	Pioneira	Anemocórica	0.00464
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Mutambo (MTB)	Malvaceae	Pioneira	Autocórica	0.01263
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Guaçatonga (GÇT)	Salicaceae	Pioneira	Zoocórica	0.01282
<i>Patagonula americana</i> L.	Guaiuvira (GVR)	Boraginaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.01436
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A. St. -Hil.) A. Juss.ex Mart.	Crumarim (CRU)	Rutaceae	Não Pioneira	Autocórica.	0.01838
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	Paineira-rosa (PNR)	Malvaceae	Não Pioneira	Zoocórica	0.02083
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Louro-pardo (LRP)	Boraginaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.02291
<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.	Dedaleiro (DLR)	Lythraceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.02398
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	Leiteiro (LTR)	Apocynacea	Pioneira	Zoocórica	0.02554
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Guaruaia (GRC)	Fabaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.03081
<i>Enterolobium contorsiliquum</i> (Vell.) Morong	Tambuvê (TBV)	Fabaceae	Pioneira	Zoocórica	0.03427
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Capixingui (CPX)	Euphorbiaceae	Pioneira	Autocórica	0.03900
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro-rosa (CDR)	Meliaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.04357
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	Pau-d'alho (PDL)	Phytolaccaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.04666
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Canafístula (CFT)	Fabaceae	Pioneira	Anemocórica	0.05194
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	Olho-de-cabra	Fabaceae	Não Pioneira	Autocórica	0.06536
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Jequitibá-branco (JQB)	Lecythidaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.09009
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Amendoim-bravo (AMD)	Fabaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.09524
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Angico-branco (AGB)	Fabaceae	Não Pioneira	Anemocórica	0.11236
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Pau-jacaré (PJR)	Fabaceae	Pioneira	Autocórica	0.14118
<i>Colubrina glandulosa</i> Perk.	Sobrasil (SBS)	Rhamnaceae	Pioneira	Autocórica	0.19142
<i>Bauhinia forficata</i> Link	Unha-de-vaca (UNV)	Fabaceae	Pioneira	Autocórica	0.19230
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	Tamanqueiro (TMQ)	Laminaceae	Pioneira	Zoocórica	0.19231
<i>Poecilanthe parviflora</i> Benth.	Lapacho (LPC)	Fabaceae	Não Pioneira	Autocórica	0.35714
<i>Duguetia lanceolata</i> A. St.-Hil.	Pindaíva (PDV)	Annonaceae	Não Pioneira	Zoocórica	0.66667
<i>Cryptocarya aschersoniana</i> Mez	Canela-batalha (CBT)	Lauraceae	Não Pioneira	Zoocórica	1.85185
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	Ingá-mirim (IGM)	Fabaceae	Não Pioneira	Zoocórica	2.00000
<i>Hymenaea courbaril</i> L. var. <i>stilbocarpa</i> (Hayne) Y. T. Lee & L	Jatobá (JTB)	Fabaceae	Não Pioneira	Zoocórica	5.07614
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Guanandi (GND)	Calophyllaceae	Não Pioneira	Zoocórica	6.25000

Área de estudo

O experimento foi conduzido no *campus* São Carlos da Universidade Federal de São Carlos, no município de São Carlos – SP, entre as coordenadas 21°58'48''S e 47°52'28''O. O clima no município de São Carlos, SP é o tropical de altitude, classificado com Cwa segundo Köppen modificado por Rolin et al. (2007), verões quentes e invernos secos. A temperatura média no mês mais quente ultrapassa 22°C, a do mês mais frio é menor que 18°C e a pluviosidade média anual é 1468,0 mm (SOARES et al., 2003). A altitude é de aproximadamente 855 metros, com o relevo suavemente ondulado com declividade variando em torno de 8% (PAESE, 1997). O solo predominante na área é o Latossolo Vermelho-Amarelo (LORANDI, 1988). A área é adjacente a um fragmento de floresta ripária e era usada para cultivo de plantas ornamentais e frutíferas por mais de uma década antes do início do experimento. Nos últimos dois anos a área foi abandonada e foi dominada por *Urochloa decumbens* e *U. brizantha* (Figura 1).

Em novembro de 2017, conduzimos uma amostragem do solo para descrição das propriedades químicas da área onde foi conduzido o experimento, e comparamos com resultados de propriedades químicas dos solos de duas áreas de referência, uma área também degradada, em início de regeneração natural, localizada a aproximadamente 100m de distância da área do experimento e o fragmento de floresta ciliar adjacente a área do experimento. Essas comparações foram feitas para ter uma perspectiva das condições do solo da área de estudo, comparando com uma outra área adjacente desmatada, mas que não foi usada para cultivo, e uma área de referência de um remanescente florestal. A área degradada de referência também era adjacente ao mesmo fragmento de floresta ciliar. Para isso, três amostras compostas de três sub-amostras distribuídas aleatoriamente, foram coletadas com trado na profundidade 0 – 20 cm numa faixa de aproximadamente 100 metros dentro de cada área. O solo das sub-amostras foi misturado, homogeneizado e enviado para o Laboratório de Fertilidade do Solo da UFSCar/campus Araras, onde as análises foram realizadas seguindo o protocolo estabelecido por Raij et al. (2001). A matéria orgânica foi estimada através do método de Walkley-Black; o potencial hidrogeniônico (pH) e a acidez potencial (H + Al) foram determinados em solução tamponada de acetato de cálcio a pH 7. Os macronutrientes fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) foram obtidos através do método de resina trocadora de ânions. A soma de bases foi estimada através da soma dos cátions K, Ca e Mg; a Capacidade de Troca Catiônica (CTC) através da soma dos cátions e de H+Al e a saturação de bases através da fórmula $SB*100/CTC$. Comparamos as propriedades

química das três áreas usando Análise de Variância simples seguidas do teste de Tukey (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012). As três áreas diferiram entre si em todas as propriedades químicas com exceção do potássio, sendo que a área onde foi conduzido o experimento tinha maior quantidade de macronutrientes e capacidade de troca catiônica do que as outras duas áreas de referência e a mesma quantidade de matéria orgânica que a floresta de referência (Tabela 2). A maior fertilidade da área de estudo provavelmente é devido ao seu histórico de uso da terra para cultivo de plantas ornamentais e frutíferas que recebiam uma grande quantidade de adubação química e orgânica durante todo este período.

Tabela 2. Propriedades químicas do solo ($\bar{X} \pm EP$) (média \pm erro padrão) da área do experimento e duas áreas de referência, sendo a floresta ciliar adjacente a área do experimento e uma área degradada próxima e resultados das comparações múltiplas usando o teste de Tukey. Letras iguais representam diferenças não significativas.

Propriedade química	Floresta	Área degradada	Área do experimento
Matéria orgânica (g/dm ³)	26.000 \pm 1.155 ^a	15.667 \pm 0.667 ^b	27.000 \pm 3.055 ^a
pH	4.067 \pm 0.033 ^a	4.167 \pm 0.120 ^a	5.533 \pm 0.033 ^b
Acidez potencial (mmol _c /dm ³)	32.000 \pm 2.082 ^a	16.667 \pm 0.667 ^b	20.667 \pm 0.667 ^b
Fósforo (mg/dm ³)	6.333 \pm 1.764 ^a	15.000 \pm 7.000 ^a	28.000 \pm 4.041 ^b
Potássio (mmol _c /dm ³)	1.900 \pm 0.400	1.133 \pm 0.067	2.000 \pm 0.265
Cálcio (mmol _c /dm ³)	4.785 \pm 1.065 ^a	4.151 \pm 0.344 ^a	27.333 \pm 0.667 ^b
Magnésio (mmol _c /dm ³)	2.505 \pm 0.195 ^a	3.103 \pm 0.165 ^a	7.000 \pm 0.577 ^b
Soma de base (mmol _c /dm ³)	9.190 \pm 1.612 ^a	8.387 \pm 0.214 ^a	36.333 \pm 1.244 ^b
Capacidade de troca catiônica (mmol _c /dm ³)	41.190 \pm 1.102 ^a	25.054 \pm 0.881 ^b	57.000 \pm 1.836 ^c
Saturação de bases (%)	22.369 \pm 3.971 ^a	33.499 \pm 0.312 ^b	63.736 \pm 0.460 ^c

Delineamento experimental

O experimento foi conduzido usando 20 mudas de cada espécie, totalizando 600 mudas. As mudas das espécies foram adquiridas de um viveiro comercial próximo e foram cultivadas em tubetes de 290cm³ com alturas semelhantes, variando entre 20 a 30 cm. Para cada espécie usamos cinco mudas para obter as medidas das características funcionais iniciais, e as outras 15 foram plantadas no campo (450 mudas) entre os dias 13 e 15 de fevereiro de 2018. Todas as mudas foram marcadas com lacres numerados para o acompanhamento do crescimento individualmente.

A área utilizada para o plantio foi de 60×8 m, ou seja 480 m^2 (Figura 1). O preparo da área consistiu na remoção química de gramíneas exóticas através da aplicação de glifosato (PEREIRA et al., 2013), gradagem a 20 cm para descompactação do solo e controle de formigas cortadeiras através do uso de formicida. O espaçamento entre mudas foi de 1×1 m e a distribuição das espécies em campo foi totalmente aleatorizada.



Figura 1. Distribuição das mudas por espécie na área de estudo. Cada ponto colorido corresponde a uma muda plantada. As cores representam as espécies.

Coleta de dados

As características funcionais foliares, alocação de biomassa e massa da semente (MS) foram obtidos usando o protocolo de Perez-Harguindeguy (2013). A área foliar (AF) foi estimada a partir de duas folhas intactas e completamente expandidas de cada um dos cinco indivíduos de cada espécie. Cada folha foi fotografada espalmada em um fundo branco em caixa de luz e sob um vidro antirreflexivo, para se obter uma imagem digitalizada sem sombras (Figura 2). Posteriormente a área foliar foi determinada utilizando-se o software ImageJ (RUEDEEN et al., 2017). A massa fresca de cada par de folhas foi obtida usando balança de precisão $0,0001\text{g}$ e depois colocadas em sacos de papel com identificação. Cada par de folhas foi mantido em estufa $65^\circ\text{C} \pm 5^\circ\text{C}$ por 72

horas e pesados novamente para obtenção da massa seca. A área foliar específica (AFE) foi estimada através da razão entre área foliar e sua massa seca, e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) foi determinado pela razão entre massa seca foliar e sua massa fresca.



Figura 2. Foto das folhas da espécie Leiteiro (*Tabernaemontana hystrix Steud.*), utilizada para o cálculo da área foliar no programa ImageJ

Após a retirada das folhas, as mudas foram cortadas na altura do colo, sendo parte aérea e raiz colocadas em sacos de papel individuais e mantidos em estufa seguindo o mesmo protocolo usado para as folhas, para obtenção da massa seca. A massa seca da parte aérea foi determinada somando-se a massa seca da parte aérea com a massa das folhas anteriormente retiradas para as estimativas da AF. A alocação da biomassa foi determinada através da razão entre a massa seca de raiz e massa seca total da planta, fração da massa radicular (FMR).

A altura da parte aérea de cada planta foi medida antes de serem transplantadas para campo, a partir do colo até a gema apical da planta com trena rígida e o diâmetro basal foi medido com paquímetro digital. O monitoramento das mudas em campo ocorreu mensalmente onde foram registrados dados de sobrevivência, altura e diâmetro basal por 12 meses.

O índice de volume do tronco (M) das plantas foi usado como estimativa do tamanho da planta através da fórmula:

$$M = d^2 \times h$$

onde, d é o diâmetro do tronco na altura do colo e h é a altura da planta. O índice de volume do tronco é mais fortemente relacionado com a biomassa da planta do que a altura

ou diâmetro separados; além de ser mais preciso do que altura ou diâmetro separadamente, que podem sofrer alterações como perda de ponteiros, herbivoria principalmente em plantas jovens (KOHYAMA, 1991; BALTZER & THOMAS, 2007).

A variação média no tamanho da planta em função do tempo foi avaliada através do ajuste do modelo de regressão não linear, Lei da Potência (*power-law*) para cada espécie (PAINE, et al. 2012).

O modelo Lei Potência (Power Law) (Paine et al. 2012) é expresso através da fórmula:

$$M = \left[M_0^{1-\beta} + rt(1 - \beta) \right]^{\frac{1}{(1-\beta)}}$$

onde, M_0 é o índice de volume do tronco no tempo inicial, t é o tempo, r e β são parâmetros da curva.

O modelo *power-law* permite que a taxa de crescimento relativo mude com o aumento de tempo e da biomassa, de acordo com os valores dos expoentes r e β . O parâmetro r representa a inclinação da curva em relação ao eixo da variável independente e o parâmetro β a sua curvatura. Quando $\beta = 0$ produz o modelo linear, $0 < \beta < 1$ correspondente às reduções progressivas na taxa de crescimento relativo, $\beta \cong 1.0$ a curva tende a ser similar a curva exponencial e $\beta > 1$ corresponde ao aumento da taxa de crescimento com o aumento da biomassa.

A taxa instantânea de crescimento baseado no volume do tronco (TCR_i) (PAINE, et al. 2012) foi expressa através de:

$$TCR_i = \frac{(dV_t/dt)}{V_t} = rV_t^{\beta-1}$$

A taxa de crescimento relativo total após o período de um ano foi estimada através da fórmula:

$$TCR = \ln(d_2^2 h_2) - \ln(d_1^2 h_1)$$

Onde, d_2 e h_2 representam a altura e o diâmetro basal da planta no tempo final (após um ano a partir do plantio), d_1 e h_1 a altura e o diâmetro basal no tempo inicial (antes do plantio) (KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017).

Análise de dados

A Análise de Componentes Principais (ACP) foi conduzida para reduzir o número de características para dois ou três eixos (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012). Previamente todas as variáveis foram testadas quanto à normalidade dos dados através do teste de Shapiro-Wilk e os valores de MS, AF, AFE, CMSF e FMR foram transformados para logaritmo natural. A análise ACP foi conduzida no software OriginPro 8.0 (MAY & STEVENSON, 2009). A ACP resultou na redução do número de variáveis em dois eixos denominados aqui de Características1 e Características2 (veja resultados). As correlações entre os traços funcionais e os eixos da ACP foram estimadas através da fórmula $r = u_{jk}\sqrt{\lambda_k}$, onde u_{jk} é o coeficiente do traço j no eixo k e λ é o autovalor do eixo k (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012).

As relações entre os traços funcionais das espécies, os parâmetros r e β , a sobrevivência e a taxa de crescimento relativa que envolveu todo o período do experimento (TCR) foram avaliadas simultaneamente através de um Modelo de Equações Estruturais (MEE) (GRACE, 2006). A recomendação geral para o uso de MEE que especifica que o tamanho amostral deve ser entre cinco e dez casos para cada parâmetro usado no modelo (EISENHAUER et al., 2015). Como as espécies foram consideradas como unidade amostral, neste caso $N = 30$, usamos os escores da ACP dos eixos Características1 e Características2 como variáveis exógenas, e os parâmetros r e β , o TCR e a sobrevivência como variáveis endógenas (seis parâmetros):

O Modelo de Equações Estruturais (MEE) proposto foi:

$$\text{TCR} = r + \beta + \text{Características1} + \text{Características2}$$

$$\text{Sobrevivência} = r + \beta + \text{Características1} + \text{Características2}$$

$$r = \text{Características1} + \text{Características2}$$

$$\beta = \text{Características1} + \text{Características2}$$

Consideramos neste modelo também as correlações entre as variáveis endógenas, entre os parâmetros r e β e entre as variáveis endógenas Sobrevivência e TCR. A interpretação da análise de modelos estruturais é similar a regressões múltiplas, mas permite estimar simultaneamente as relações entre as diferentes variáveis exógenas e endógenas possibilitando quantificar simultaneamente o efeito direto das variáveis exógenas (Características funcionais) e o efeito indireto, via variáveis endógenas

(parâmetros da curva de crescimento) na TCR e Sobrevivência e as correlações entre as variáveis (MITCHELL, 2001).

A normalidade dos dados das variáveis endógenas foi checada através do teste Shapiro-Wilk e os parâmetros r e β foram transformados em Box-Cox e a taxa de sobrevivência (s) foi transformada em logit $s' = \ln \frac{s}{(1-s)}$. Para evitar problemas com valores 0 e 1, a escala das proporções foi previamente transformada para a escala 0,1 a 0,9. Consideramos o modelo estrutural significativo quando p -valor $> 0,05$ (neste caso, o modelo era saturado), a estatística RMSEA (Raiz do Erro Quadrático Médio) $< 0,05$ e Índice de Ajuste Comparativo (CFI) $> 0,8$ (GRACE, 2006). Este modelo foi ajustado no ambiente *R* version 3.4.1 (*R* CORE TEAM, 2017) através do pacote Lavaan (ROSSEEL, 2012).

RESULTADOS

Os dois primeiros eixos da ACP, baseados nas características funcionais das diferentes espécies arbóreas, explicaram juntos 70,43% da variação dos dados (Figura 3). O CMSF e a MS foram positivamente correlacionados com o primeiro eixo (Características1) ($r = 0.876$ e $r = 0.628$, respectivamente), enquanto a FMR e a AFE foram negativamente correlacionadas com este eixo ($r = -0.612$ e $r = -0.655$, respectivamente), sugerindo que espécies de sementes maiores alocam menor biomassa para as raízes e possuem menores valores de AFE (Figura 3). A AF foi fortemente correlacionada com o segundo eixo ($r = 0.868$), mas a AFE também foi correlacionada com esse eixo ($r = 0.616$) (Figura 3). As espécies pioneiras tenderam a apresentar MS e CMSF mais baixos e AFE e a FMR mais altas com exceção de *P.dubium*, *C. sylvestris* e *P. gonoacantha*. Por outro lado, as espécies não pioneiras apresentaram uma grande variação com relação às características funcionais, apesar de que aproximadamente 40% delas tenderam a ter uma maior massa de semente (MS) e maior conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) (Figura 3).

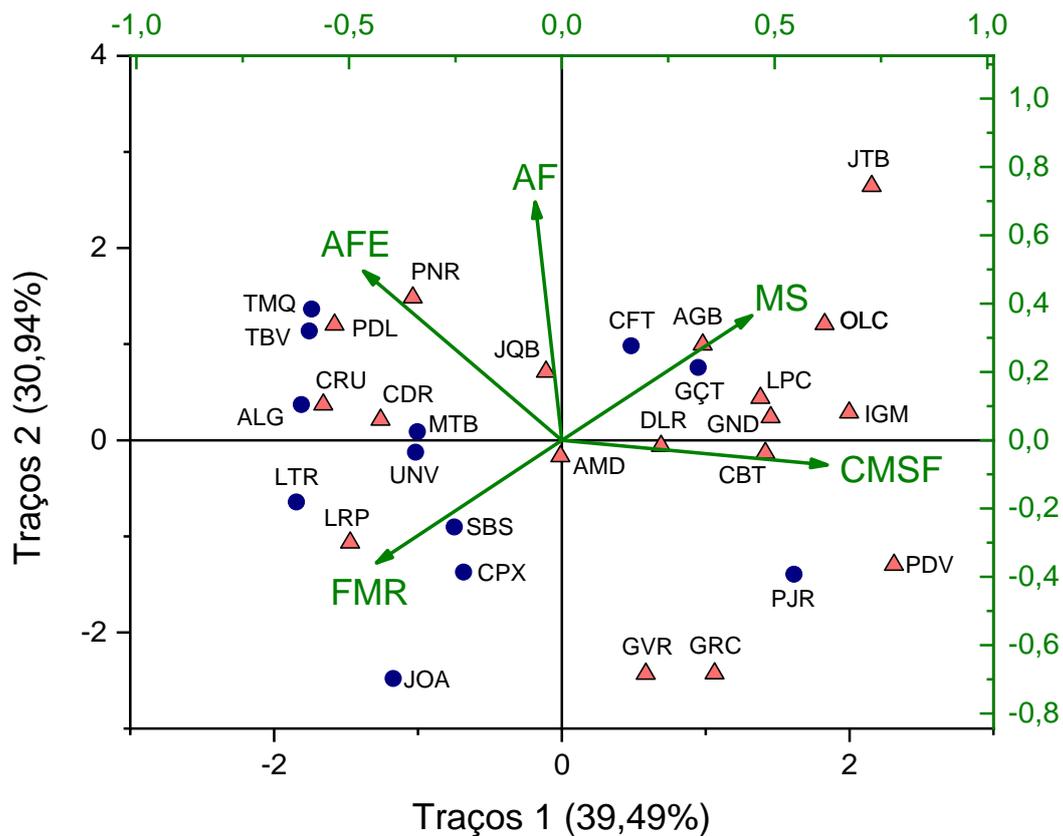


Figura 3. Resultados da Análise de Componente Principal (ACP) das Características funcionais das trinta espécies em estudo. Círculos azul representam espécies pioneiras e triângulos verde representam espécies não pioneiras. MS = massa da semente; AF = área foliar; CMSF = conteúdo de matéria seca foliar; AFE = área foliar específica; FMR = fração de massa de raiz. JOA - *S. granulosoleprosum*; ALG - *H. americanos*; MTB - *G. ulmifolia*; GÇT - *C. sylvestris*; GVR - *P. américa*; CRU - *E. febrífuga*; PNR - *C. speciosa*; LRP - *C. trichotoma*; DLR - *L. pacari*; LTR - *T. hystrix*; GRC - *P. rígida*; TBV - *E. contorsiliquum*; CPX - *C. floribundus*; CDR - *C. fissilis*; PDL - *G. integrifolia*; CFT - *P. dubium*; OLC - *O. arborea*; JQB - *C. estrellensis*; AMD - *P. nitens*; AGB - *A. colubrina*; UNV - *B. forficata*; PJR - *P. gonoacantha*; SBS - *C. glandulosa*; TMQ - *A. sellowiana*; LPC - *P. parviflora*; PDV - *D. lanceolata*; CBT - *C. aschersoniana*; IGM - *I. laurina*; JTB - *H. courbaril*; GND - *C. brasiliense*.

A altura das plantas ao final de um ano variou muito entre as espécies, enquanto *H. papayanensis* alcançou uma altura superior a 330cm, as espécies *O. arborea* e *D. lanceolata* apresentaram um crescimento muito baixo, alcançando alturas inferiores a 50 cm (Figura 4). No geral, espécies pioneiras tenderam a crescer bem mais rápido do que espécies não pioneiras, como esperado, mas com muitas exceções (Figura 4).

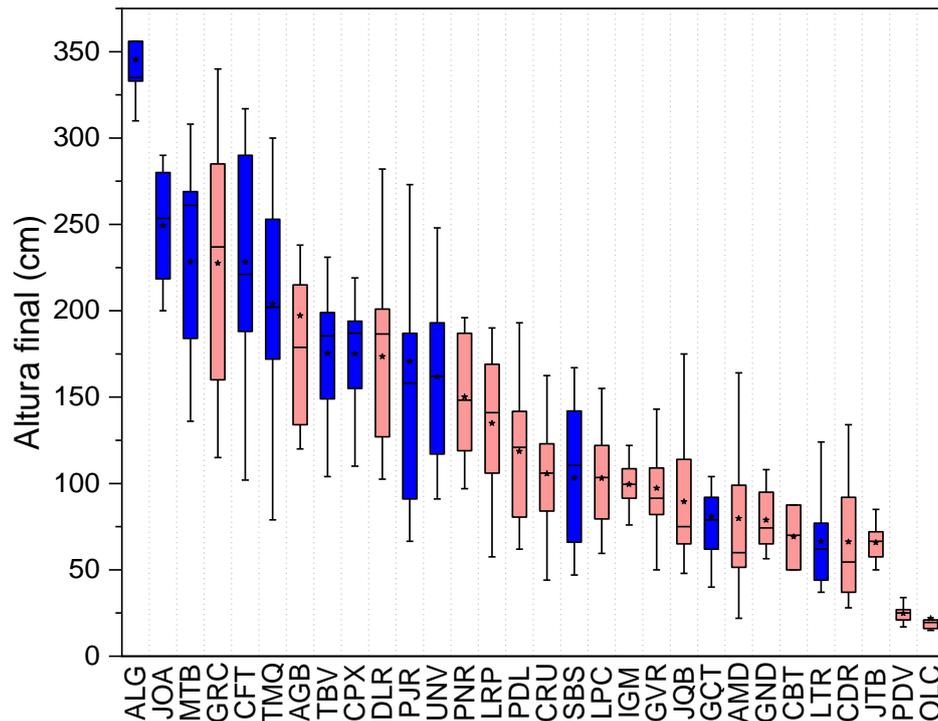


Figura 4. Variação da altura final das plantas de 30 espécies, após um ano a partir do plantio. Colunas azuis representam espécies pioneiras e colunas bege representam espécies não pioneiras. ALG - *H. americanos*; MTB - *G. ulmifolia*; GÇT - *C. sylvestris*; GVR - *P. américa*; CRU - *E. febrífuga*; PNR - *C. speciosa*; LRP - *C. trichotoma*; DLR - *L. pacari*; LTR - *T. hystrix*; GRC - *P. rígida*; TBV - *E. contorsiliquum*; CPX - *C. floribundus*; CDR - *C. fissilis*; PDL - *G. integrifólia*; CFT - *P. dubium*; OLC - *O. arborea*; JQB - *C. estrellensis*; AMD - *P. nitens*; AGB - *A. colubrina*; UNV - *B. forficata*; PJR - *P. gonoacantha*; SBS - *C. glandulosa*; TMQ - *A. sellowiana*; LPC - *P. parviflora*; PDV - *D. lanceolata*; CBT - *C. aschersoniana*; IGM - *I. laurina*; JTB - *H. courbaril*; GND - *C. brasiliense*.

O crescimento de todas as espécies se ajustou ao modelo *Power Law* (Tabela 3). O menor coeficiente de determinação (R^2) encontrado foi para a espécie *O. arborea* (OLC), que teve 89% de sua variação explicada pelo modelo. Todas as espécies restantes tiveram coeficientes de determinação maiores que 92%, sendo o melhor ajuste encontrado na espécie *P. dubium* (CFT) que teve aproximadamente 100% de sua variação explicada pelo modelo (Tabela 3). Os valores de r variaram de 0,002 a 0,945, enquanto os valores de β variaram entre 0,721 e 1,896. De forma geral, as espécies não-pioneiras tenderam a ter maiores valores de β , enquanto as espécies pioneiras tenderam a ter os maiores valores de r e a apresentar o parâmetro β entre 0 e 1. Apenas uma espécie pioneira, *E. contorsiliquum*, teve o valor do parâmetro $\beta > 1$ (Figura 5A, Tabela 3). Para a maioria das espécies os valores de β foram estimados entre 0 e 1. Em 38,9% das espécies não-pioneiras o β alcançou valores superiores a 1, sugerindo que em boa parte das espécies não-pioneiras a taxa de crescimento instantânea tende a aumentar com o aumento do tamanho da planta (Figura 5B).

Tabela 3. Espécies, seus grupos ecológicos, resultados dos ajustes da função *Power Law* do crescimento das espécies em função do tempo, parâmetros da curva r e β , erros padrões (EP), p-valores (p) e os coeficientes de determinação (R^2).

Espécie	Grupo ecológico	$r \pm EP$	$\beta \pm EP$	p	R^2 ajustado
<i>A. colubrina</i>	NP	0,089 ± 0,015	1,057 ± 0,024	1,30E-14	0,999
<i>H. americanus</i>	P	0,945 ± 0,628	0,761 ± 0,064	1,16E-11	0,995
<i>P. nitens</i>	NP	0,278 ± 0,042	0,783 ± 0,033	1,38E-14	0,999
<i>C. aschersoniana</i>	NP	0,054 ± 0,042	0,803 ± 0,276	7,78E-10	0,961
<i>C. fissilis</i>	NP	0,136 ± 0,042	0,974 ± 0,046	1,30E-12	0,997
<i>P. dubium</i>	P	0,167 ± 0,022	0,937 ± 0,015	1,11E-16	1,000
<i>C. floribundus</i>	P	0,319 ± 0,054	0,839 ± 0,023	1,11E-15	0,999
<i>E. febrifuga</i>	NP	0,214 ± 0,116	0,762 ± 0,129	2,56E-09	0,983
<i>L. pacari</i>	NP	0,195 ± 0,088	0,857 ± 0,069	2,51E-11	0,994
<i>C. sylvestris</i>	P	0,282 ± 0,172	0,776 ± 0,130	3,09E-09	0,984
<i>C. brasiliense</i>	NP	0,005 ± 0,002	1,547 ± 0,104	4,45E-10	0,978
<i>P. rigida</i>	NP	0,366 ± 0,145	0,763 ± 0,064	6,24E-12	0,996
<i>P. america</i>	NP	0,133 ± 0,051	0,880 ± 0,069	1,59E-11	0,994
<i>I. laurina</i>	NP	0,040 ± 0,008	1,155 ± 0,034	2,51E-13	0,998
<i>S. granulosoaleprosum</i>	P	0,683 ± 0,491	0,740 ± 0,087	1,25E-10	0,992
<i>C. estrellensis</i>	NP	0,309 ± 0,383	0,794 ± 0,236	6,47E-07	0,951
<i>H. courbaril</i>	NP	0,022 ± 0,005	1,235 ± 0,056	9,32E-13	0,996
<i>P. parviflora</i>	NP	0,056 ± 0,016	1,109 ± 0,068	2,94E-11	0,994
<i>C. trichotoma</i>	NP	0,439 ± 0,420	0,721 ± 0,157	1,69E-08	0,976
<i>T. hystrix</i>	P	0,135 ± 0,063	0,791 ± 0,128	1,78E-09	0,981
<i>G. ulmifolia</i>	P	0,175 ± 0,037	0,933 ± 0,025	8,99E-15	0,999
<i>O. arborea</i>	NP	0,002 ± 0,003	1,896 ± 0,648	8,67E-10	0,894
<i>G. integrifolia</i>	NP	0,078 ± 0,026	0,978 ± 0,052	2,23E-12	0,996
<i>D. lanceolata</i>	NP	0,004 ± 0,005	1,769 ± 0,558	4,19E-10	0,923
<i>P. gonoacantha</i>	P	0,243 ± 0,1	0,858 ± 0,067	1,43E-11	0,995
<i>C. speciosa</i>	NP	0,207 ± 0,066	0,872 ± 0,039	2,55E-13	0,998
<i>C. glandulosa</i>	P	0,140 ± 0,057	0,985 ± 0,060	1,58E-11	0,995
<i>E. contorsiliquum</i>	P	0,045 ± 0,007	1,179 ± 0,018	5,55E-15	0,999
<i>A. sellowiana</i>	P	0,471 ± 0,143	0,791 ± 0,041	1,43E-13	0,998
<i>B. forficata</i>	P	0,553 ± 0,269	0,724 ± 0,069	1,20E-11	0,995

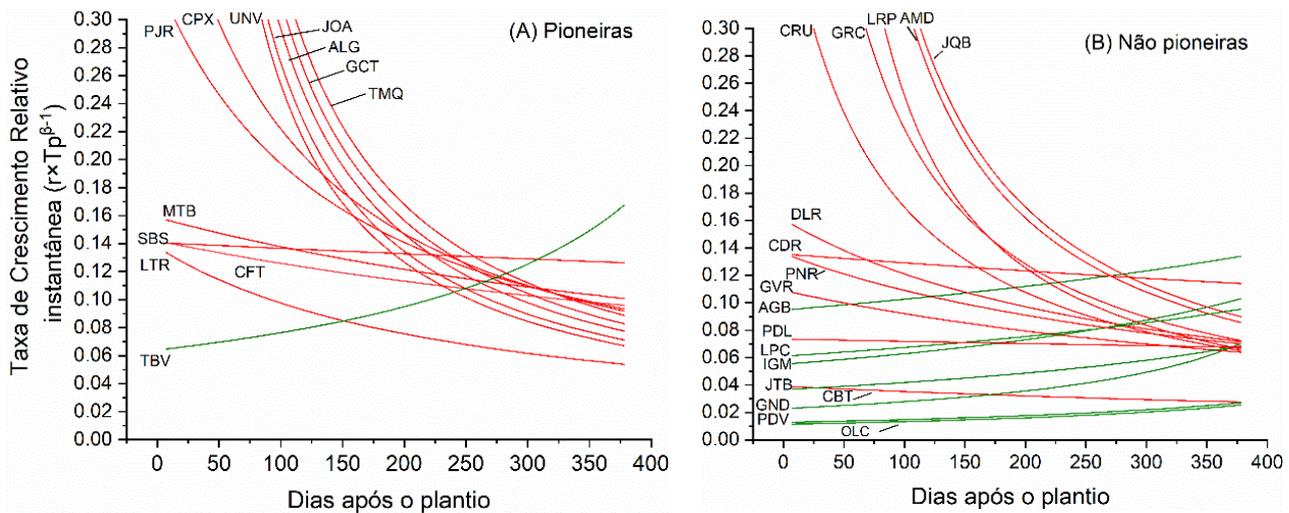


Figura 5. Taxas de crescimento relativo baseadas nas massas ao longo do tempo previstas pelo ajuste da função *Power law* para espécies pioneiras (A) e não pioneiras (B), com máximo de 0.30. Linhas verdes representam curvas com $\beta > 1,0$ e linhas vermelhas representam curvas com $0 < \beta < 1$.

O modelo estrutural proposto se ajustou aos dados observados (Modelo saturado, $RMSEA < 0,001$ e $CFI = 1,000$). As características funcionais, associados aos dois primeiros eixos da ACP, influenciaram os parâmetros de crescimento r e β . Os escores do primeiro eixo da ACP (Características1) influenciaram negativamente o parâmetro r e positivamente os valores de β (Figura 6), sugerindo que plantas com mais altos valores de AFE, mas também com altos valores de FMR, e menores valores de CSMF e de MS apresentaram maiores valores do parâmetro r . O segundo eixo da ACP (Características2) também influenciou negativamente o parâmetro r e negativamente os valores de β , sugerindo que plantas com menores valores de área foliar e de AFE apresentaram também maiores valores do parâmetro r e menores valores de β (Figura 6). Os parâmetros r e β foram negativamente e fortemente correlacionados entre si (Figura 6 e 7). As características funcionais associadas ao primeiro eixo da ACP influenciaram mais fortemente ambos os parâmetros da curva quando comparados às características associadas ao segundo eixo da ACP (Figura 6), e explicaram juntas 46% da sua variação no parâmetro r e 41% da variação encontrada no parâmetro β (Figura 6).

Os parâmetros r e β explicaram juntos 81% da variação da taxa de crescimento total entre o plantio e o final do primeiro ano em campo (Figura 6), sendo que o parâmetro r teve um efeito mais forte quando comparado com β (Figura 6). Não detectamos o efeito direto das características funcionais na taxa de crescimento total em um ano (Figura 6).

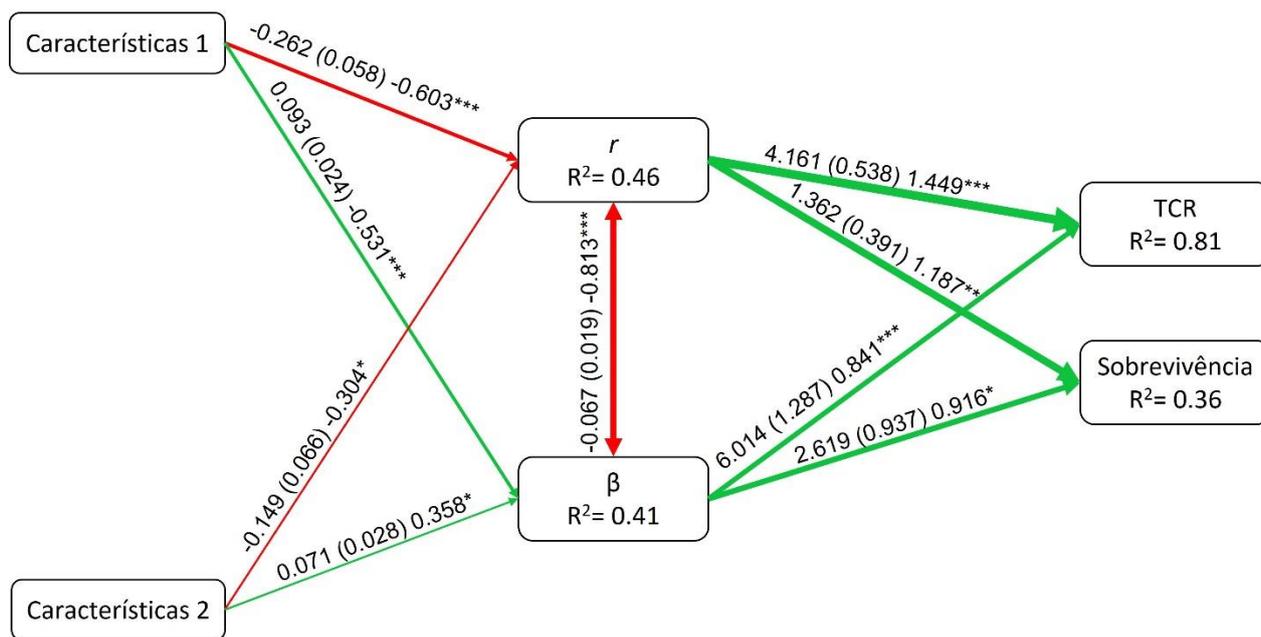


Figura 6. Modelo estrutural ajustado, mostrando a relação entre traços funcionais, parâmetros da curva de crescimento e a sobrevivência e taxa de crescimento relativo no primeiro ano. Os valores representam respectivamente os coeficientes de regressão parcial, erro padrão (entre parênteses) e estimativas padronizadas. As setas de sentido único representam as relações entre variáveis explanatórias e respostas, sendo verdes quando a relação é positiva e vermelhas quando a relação é negativa. As setas de sentido duplo representam as correlações entre variáveis. A espessura das linhas é proporcional as estimativas padronizadas e a linha tracejada representam tendência de influência entre as variáveis. *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$; † = 0.05.

Os maiores valores de β foram encontrados em espécies não-pioneiras e os maiores valores de r foram encontrados em espécies pioneiras, no entanto, a grande maioria das espécies em estudo (pioneiras e não-pioneiras) mostraram valores de r e β intermediários (Figura 7). Três espécies pioneiras, *H. americanus* (Algodoeiro), *S. granulosoleprosum* (Joa) e *B. forficata* (unha-de-vaca) apresentaram valores de r excepcionalmente grandes e valores baixos de β , enquanto as espécies *O. arborea* (olho-de-cabra), *D. lanceolata* (pindaíva) e *C. brasiliense* (guanandi) alcançaram os maiores valores de β . O maior valor para β e o menor para r foram encontrados em *O. arborea*.

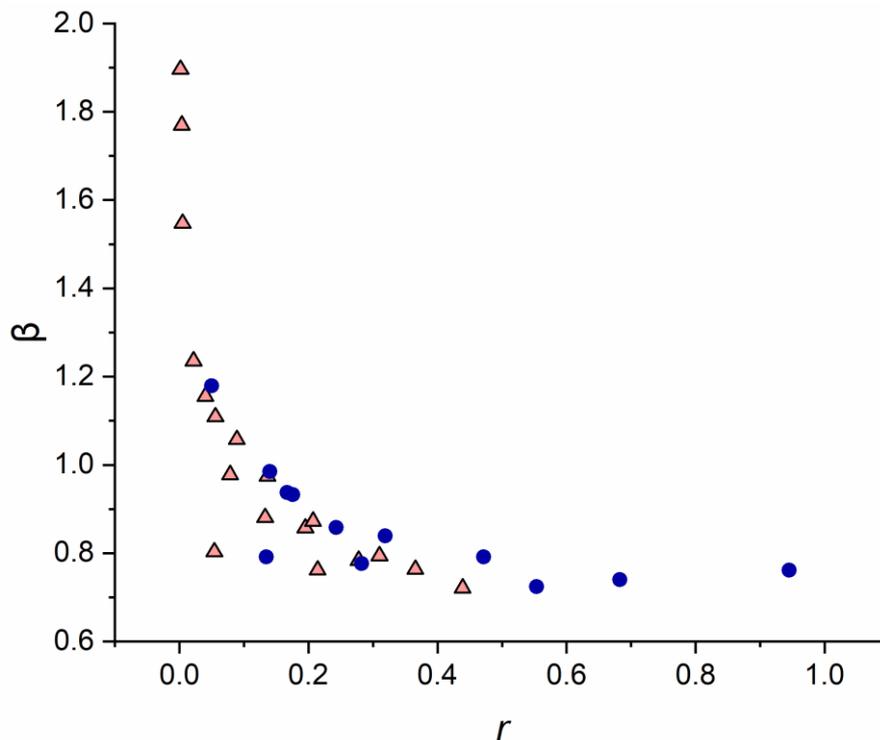


Figura 7. Parâmetro β em função do parâmetro r estimados a partir do ajuste das curvas de crescimento *Power law* de 30 espécies arbóreas nativas. Círculos azul representam espécies pioneiras e triângulos laranja representam espécies não pioneiras.

A sobrevivência de todos os indivíduos foi muito alta em campo para a maioria das espécies. Não registramos mortalidade de plantas ao final do primeiro ano em 15 espécies, nove alcançaram taxas de 0,93 e apenas seis espécies apresentaram taxas inferiores a 0,80, sendo os piores índices encontrados nas espécies *C. aschersoniana*, com uma taxa de sobrevivência de apenas 0,24 e *C. brasiliense* que alcançou uma taxa de 0,53.

Não detectamos uma relação direta entre os escores dos eixos da ACP das características funcionais das plantas e a sobrevivência em campo, apenas o efeito indireto via os parâmetros da curva de crescimento (Figura 6). O parâmetro r influenciou mais fortemente a sobrevivência do que o parâmetro β . No entanto, a variação na sobrevivência explicada pelos dois parâmetros da curva de crescimento foi relativamente baixa (36%) ao final do primeiro ano das plantas em campo (Figura 6). Além disto, o TCR total não foi correlacionado com a sobrevivência.

DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram uma grande variação nos padrões de crescimento inicial entre espécies e a sua relação com características funcionais de plantas jovens (mudas) reintroduzidas numa área degradada. A grande diversidade das características morfológicas das mudas de diferentes espécies sugeriu um contínuo de crescimento rápido-lento entre as espécies que usam estratégias aquisitivas e conservativas.

Varição interespecífica das características funcionais e os grupos sucessionais

As espécies classificadas como pioneiras tenderam a apresentar maiores valores de área foliar específica e fração de massa de raiz, e menores valores de massa de semente e conteúdo de matéria seca foliar. A área foliar específica é normalmente correlacionada com altos valores de nitrogênio foliar e conseqüentemente maiores taxas de fotossíntese e respiração, acarretando uma maior taxa de crescimento relativo (WRIGHT et al., 2004; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Por outro lado, espécies consideradas como não-pioneiras variaram muito com relação a todas as características funcionais, mas a maioria tendeu a ter sementes maiores e maior conteúdo de matéria seca foliar. Essas características estão relacionadas a maior quantidade de compostos não estruturais como carboidratos de reserva, onde os carboidratos servem como estoque para momentos de escassez de recursos e de compostos secundários (RANWALA & MILLER, 2008). Esta característica poderia ser uma vantagem adaptativa em ambientes estressantes, como normalmente são as áreas degradadas, pois maiores valores de conteúdo de matéria seca foliar estão relacionados com uma maior resistência das folhas a danos físicos, herbivoria e perda de água; conseqüentemente a aquisição de recursos tende a ser mais lenta e conservativa, com menores taxas de respiração e fotossíntese (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013; GUSTAFSSON et al., 2016).

Detectamos também uma correlação negativa entre massa da semente e fração da massa radicular, sugerindo que plântulas de espécies de sementes menores tenderam a investir uma maior quantidade de biomassa em raízes, quando comparado às partes aéreas. Com uma menor quantidade de reservas nutricionais para a formação das plântulas, as espécies de sementes menores parecem apresentar uma tendência em alocar estes recursos para o crescimento das raízes. Isto poderia aumentar as chances de sobrevivência, uma vez que com menor quantidade inicial de recursos, estas plantas são mais dependentes do solo na fase inicial do desenvolvimento, para captação de nutrientes,

mas especialmente de água (JURADO & WESTOBY, 1992; GROSSNICKLE, 2012; ZANGARO et al., 2016; DYDERSKI & JAGODZIŃSKI, 2019).

Crescimento das plantas

Ao longo do desenvolvimento das plantas o custo da respiração aumenta com a biomassa total em decorrência de uma combinação de fatores, como acúmulo de biomassa não fotossintética, auto-sombreamento das folhas e uma diminuição nas concentrações de nutrientes do solo em torno das raízes, sendo esperado então que as taxas de incremento desta biomassa diminuam com o crescimento da planta (PAINE et al., 2012). As estimativas de taxa de crescimento relativo (TCR) são normalmente conduzidas pressupondo valores constantes normalmente estimada através de uma média ao longo de todo o período (REES et al., 2010; PAINE et al., 2012). No entanto, a variação da taxa de assimilação líquida com o incremento da biomassa total das plantas está condicionada às características fisiológicas e morfológicas que variam muito entre as espécies (SHI et al., 2017).

Nossos resultados mostraram que os parâmetros r e β da curva de crescimento power-law variaram muito entre as espécies, sugerindo que os padrões de crescimento das diferentes espécies tendem a representar o contínuo de crescimento lento-rápido (espécies conservativas – espécies aquisitivas), já esperado, ao invés de uma distinção clara entre os grupos sucessionais. De maneira geral, altos valores de r e valores baixos a intermediários de β foram mais frequentes nas espécies pioneiras, descrevendo um crescimento inicial mais rápido neste grupo sucessional. Apenas uma espécie pioneira, e aproximadamente 40% das espécies não pioneiras, apresentaram valores de β maior que 1. Valores de $\beta > 1$ provavelmente geram um pico de crescimento mais tardio, o que significa que o provável decaimento da taxa de assimilação líquida, provavelmente deve ocorrer apenas depois do primeiro ano de crescimento. No entanto, os resultados desse estudo mostraram que a distinção entre os dois grupos sucessionais só é clara nos extremos das curvas de crescimento, sendo que apenas quatro espécies não-pioneiras tiveram valores β maiores que todas as espécies pioneiras, e em apenas quatro espécies pioneiras, os valores de r foram mais altos do que todas as espécies não-pioneiras. Além disto, os parâmetros r e β foram fortemente e negativamente correlacionados, e a grande maioria das espécies apresentaram valores intermediários de r e β , apesar de que os valores de r tenderam a ser mais altos e de β mais baixos em espécies pioneiras, sugerindo um crescimento inicial mais alto.

Na prática, espécies com alto valor de r , tem crescimento inicial mais rápido, o que pode estar associado a estratégia aquisitiva na obtenção de recursos, fornecendo vantagens competitivas em ambientes com alta disponibilidade de recursos, mas baixa probabilidade de persistência em ambientes com escassez de recursos (WRIGHT et al., 2004; MÜLLER-LANDAU 2010; DONOVAN et al., 2011; PHILIPSON et al. 2014). Espécies com alto valor de β tem crescimento inicial mais lento, o que sugere estratégia conservativa na obtenção de recursos, priorizando a formação de estruturas mais resistentes e menos exigentes de recursos, aumentando assim a sobrevivência e estabelecimento em ambientes estressantes (WRIGHT et al., 2004; KING et al. 2006; DONOVAN et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013; GUSTAFSSON et al., 2016). Nossos resultados mostraram que várias espécies pioneiras podem ter crescimento mais lento do que muitas espécies classificadas como não-pioneira, enquanto muitas espécies classificadas como não-pioneira mostram um alto valor de crescimento inicial e assim, podem ser mais vulneráveis à baixa disponibilidade de recursos e apresentar menor probabilidade de sobrevivência quando comparadas a várias espécies pioneiras. Nesse contexto, a escolha da composição de espécies utilizando somente a classificação pioneira ou não-pioneira pode resultar numa grande imprevisibilidade com relação a estrutura da floresta - expressa através de densidade e tamanho médio das árvores, estratificação, área basal total e produção de serapilheira - reintroduzida através do plantio de mudas, devido à grande variação na velocidade de crescimento dentro de cada um destes grupos.

Relação entre características funcionais e a performance das plantas

As características correlacionadas com o primeiro eixo da ACP (área foliar específica, fração de massa radicular, massa da semente e conteúdo de matéria seca foliar) são diretamente relacionados com as estratégias mais conservativas e inversamente e relacionados com estratégias mais aquisitivas. Os resultados obtidos são condizentes com o esperado, já que detectamos uma influência negativa de Características 1 em r e positiva em β , ou seja, plantas com maiores valores de área foliar específica, fração de massa radicular e de sementes menores apresentaram maior crescimento inicial. Espécies com alto valor de área foliar específica tendem a ter crescimento mais acelerado, gerando vantagens competitivas, pelo menos em ambientes favoráveis ao seu desenvolvimento (KING et al., 2006; GUSTAFSSON et al., 2016; SANTOS & FERREIRA, 2020). Espécies de crescimento rápido tendem a ter sementes menores, e espécies com sementes maiores, apesar de produzirem plântulas maiores crescem de maneira mais lenta, mas

com maiores taxas a sobrevivência e persistência em ambientes estressantes (BARALOTO et al., 2005; PEREIRA et al., 2013). Além disso, o tamanho das sementes pode ser frequentemente correlacionado com outras características funcionais (LARSON et al., 2015). Gustafsson et al. (2016) mostrou também um contínuo pioneira-climácicas num estudo com 33 espécies conduzido em florestas do interior de Sabah, Borneo. Os autores mostraram, que mesmo que todas as espécies haviam sido classificadas previamente como clímax, as características funcionais, como área foliar específica, conteúdo de N, P e K nas folhas variaram muito entre as espécies. Eles relacionaram a densidade da madeira e conteúdo de K foliar às taxas mais baixas de crescimento, característica de espécies mais próximas do extremo clímax, e espécies com valores mais altos de área foliar específica e de N e P foliares foram relacionadas com taxas mais altas de crescimento, indicando propriedades mais semelhantes ao extremo de espécies pioneiras.

O parâmetro β foi relacionado positivamente com Características 1 e com Características 2, sendo o efeito ligeiramente mais forte de Características 1, sugerindo que plantas com sementes maiores e altos valores de conteúdo de massa seca foliar tenderam a apresentar o crescimento inicial mais lento, característico de espécies de estratégias mais conservativas dentro do contínuo de crescimento rápido-lento. A relação positiva do parâmetro β com Características 2 sugere que em espécies de maior área foliar, a taxa de decaimento no incremento da biomassa tende a ser menor, o que seria característico de espécies com estratégia mais conservativa. Geralmente, espécies de crescimento lento são mais tolerantes à sombra (DONOVAN et al., 2011), uma vez que folhas maiores poderiam favorecer a captação de luz em locais de baixa intensidade luminosa. Nossos resultados mostraram que as espécies com as maiores áreas foliares, em estágio ainda de mudas pequenas, não estavam associadas a nenhum dos dois grupos sucessionais. No entanto, Características 2 também foi relacionado com a área foliar específica. Assim, espécies com folhas maiores e com maior área foliar específica cresceram mais ao final do primeiro ano de desenvolvimento. A área foliar pode estar correlacionada com outras características funcionais não medidas neste estudo e que podem influenciar mais diretamente estes parâmetros das curvas de crescimento como por exemplo o tamanho da copa. Yang et al., (2018) mostraram que a taxa de crescimento das plantas não foi correlacionada a área foliar específica diretamente, mas era fortemente relacionada com a área de projeção da copa multiplicada pela área foliar específica. Assim, é possível que plantas com folhas maiores possam possuir copas com maiores

áreas de projeção, que associada a altos valores de área foliar específica devem ser altamente eficientes na interceptação de luz e, portanto, no incremento de biomassa.

O parâmetro r foi negativamente relacionado ao parâmetro β , sugerindo que espécies com crescimento mais tardio tenham altos valores de β e baixos de r , e espécies de alto crescimento inicial tenham altos valores de r e baixos de β . Os parâmetros r e β influenciaram positivamente e juntos explicaram 81% da variação TCR no primeiro ano de desenvolvimento das plantas, mostrando que o crescimento predito pelos modelos refletiu com precisão o crescimento total observado dos indivíduos. Além disto, o parâmetro r exerceu maior influência na TCR do primeiro ano, quando comparado ao parâmetro β . Estas relações sugerem que plantas que apresentam uma taxa de crescimento muito alta no início do desenvolvimento podem alcançar maior tamanho ao final do primeiro ano. Porém, a taxa instantânea de crescimento decai mais rapidamente nas espécies com os maiores valores de r , enquanto espécies com maiores valores de β tendem a diminuir mais lentamente a taxa instantânea de crescimento, chegando até aumentar a taxa de crescimento com o aumento da biomassa. Assim, plantas com altos valores de r podem atingir tamanhos semelhantes àquelas com altos valores de β , como foram os casos de *E. contorsiliquum* (TBV) e *C. floribundus* (CPX), que apesar de valores muito diferentes de r e β alcançaram tamanhos semelhantes ao final do primeiro ano. No entanto, apesar das duas espécies serem classificadas como pioneiras e atingirem tamanhos semelhantes, nossos resultados sugerem que elas diferem muito quando se compara suas curvas de crescimento. A espécie *C. floribundus* possui maior valor de r , ou seja, tem pico de crescimento ainda no início do desenvolvimento, e conseqüentemente deve depender mais da disponibilidade de recursos acima e abaixo do solo, enquanto *E. contorsiliquum*, apresentou um alto valor de β , o que indica um pico crescimento mais tardio e com um incremento de biomassa com o crescimento da planta. Assim, o sucesso no estabelecimento *C. floribundus* deve depender muito de alta disponibilidade de nutrientes desde o início de seu desenvolvimento, o que pode não acontecer em um solo degradado. Nesse caso, *E. contorsiliquum* pode ter vantagens no estabelecimento em solos mais degradados, uma vez que seu crescimento é mais tardio, e suas exigências por recursos podem acompanhar a disponibilização de nutrientes no solo e assim apresentar maior probabilidade de sobrevivência.

Os parâmetros r e β influenciaram positivamente a sobrevivência das plantas ao final do primeiro ano em campo, mas esta relação explicou apenas 36% da variação na sobrevivência entre as espécies. A sobrevivência foi muito alta ao longo deste período e

as maiores taxas de mortalidade foram registradas em espécies com baixos valores dos parâmetros r e β . No entanto, não detectamos uma correlação entre a TCR e a sobrevivência. Não esperávamos este resultado, uma vez que muitos estudos têm mostrado uma relação negativa entre a taxa de crescimento e a sobrevivência (STERCK et al., 2006; ROSE et al. 2009; WRIGHT et al. 2010; RÜGER et al., 2018), é possível, portanto, que as condições do solo influenciem esta relação.

A disponibilidade de nutrientes de solo na área experimental era maior quando comparada à floresta mais preservada usada como referência. A eutrofização deste solo deve ser consequência do histórico de uso desta área com cultivo de plantas ornamentais e frutíferas, onde foi usado adubação orgânica e mineral por um período superior a 10 anos, uma situação pouco comum para áreas degradadas. A maioria das áreas degradadas, como a que amostramos como área de referência, que havia sido apenas desmatada, apresentam valores muito mais baixos de nutrientes no solo, quando comparadas à área de floresta mais preservada. Assim, às condições ambientais desta área podem ter favorecido as espécies de alto crescimento inicial (relacionado com estratégia aquisitiva), em sua maioria espécies pioneiras. Além disto, as espécies de crescimento inicial mais baixo, de estratégia mais conservativa podem ser mais vulneráveis à alta intensidade luminosa (GUSTAFSSON et al., 2016). Müller-Landau, (2010) mostrou que espécies de sementes maiores, que é característico de espécies de crescimento lento, mostraram uma melhor performance em micro sítios com maior estresse ambiental, mas em locais com condições mais favoráveis esta vantagem desapareceu, favorecendo a performance de plantas de espécies de maiores taxas de crescimento inicial. Jager et al. (2015) descreveu as características funcionais de 30 espécies arbóreas numa floresta temperada que se estendia ao longo de um gradiente de fertilidade de solo. Em locais com baixa disponibilidade de nutrientes, ele observou uma maior ocorrência de espécies de plantas com altos valores de área foliar específica e maior comprimento da raiz, portanto de crescimento rápido. Assim, em áreas onde o solo tem alta disponibilidade de nutrientes minerais e grande quantidade de matéria orgânica, as chances de sobrevivência poderiam aumentar com o aumento do crescimento inicial. Altos valores de r descrevem um crescimento inicial mais alto, já nos primeiros meses após o plantio. Assim, as plantas atingem um tamanho maior quando atravessam a primeira estação desfavorável no inverno, com o sistema radicular mais desenvolvido, o que poderia ser uma vantagem em comparação a espécies de crescimento inicial mais lento (veja BARALOTO et al 2005, GARDINER et al. 2019).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados e de outros têm mostrado que o crescimento das plantas varia muito entre as espécies, influenciado pelas características funcionais na fase inicial de desenvolvimento das plantas, que é justamente a fase mais vulnerável às restrições ambientais. Nesse contexto, o conhecimento dos padrões de crescimento das diferentes espécies e sua relação com as características funcionais permite compreender que as espécies estão distribuídas dentro de um contínuo crescimento lento-rápido ou estratégia conservativa-aquisitiva, e que a categorização não-pioneira/pioneira, na melhor das hipóteses, consegue inferir uma ideia superficial do comportamento das espécies que estão nos extremos desse gradiente. A descrição dos parâmetros r e β das curvas de crescimento e suas relações com características funcionais das plantas em estágio de mudas, permitiu compreender que mesmo espécies que atingem o mesmo tamanho final após determinado período, podem ter grandes diferenças nos padrões de crescimento, com pico de crescimento inicial ou tardio e portanto variar fortemente entre sítios com diferentes condições de solo. As informações detalhadas sobre o crescimento das plantas e a sua relação com as características funcionais, pode ser crucial para escolha adequada das espécies que vão compor um projeto de restauração florestal. Essas informações permitem a escolha de espécies baseada nas condições ambientais da área degradada, selecionando espécies com estratégias adaptadas aos diferentes filtros ambientais, aumentando a probabilidade de sobrevivência e estabelecimento. Além disso, essas informações podem auxiliar na tomada de decisão com relação ao tipo de manejo da área degradada visando melhorar a performance das espécies que serão reintroduzidas no local.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BALTZER, J. L.; THOMAS, S. C. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1208-1221, 2007.
- BARALOTO, C.; FORGET, P. M.; GOLDBERG, D. E. 2005. Seed mass, seedling size and Neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, 93 (6): 1156-1166, 2005.
- BARBOSA, L. M. Considerações gerais e modelos de recuperação de formações ciliares. **Matas ciliares: conservação e recuperação**, 2, 289-311.2000.
- BARBOSA, L. M., SHIRASUNA, R. T., LIMA, F. D., & ORTIZ, P. R. T. Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São

Paulo. *Restauração ecológica: novos rumos e perspectivas*. São Paulo: Instituto de Botânica, 303. 2015.

BARBOSA, L., SERRA FILHO, R., BARBOSA, J., BARRETO, R., ASPERTI, L., MOURA, S., & SEMACO, M. Desenvolvimento e implantação de modelos alternativos de recomposição vegetal com espécies nativas na Fazenda São Carlos–Santa Cruz das Palmeiras–SP. *São Paulo: Instituto de Botânica/SMA*. 1993.

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

BELLO, F., CARMONA, C. P., DIAS, A. T., GÖTZENBERGER, L., MORETTI, M., & BERG, M. P. *Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools*. Cambridge University Press. 2021

BLACKMAN, V.H. The compound interest law and plant growth. *Annals of Botany*, os-33, 353–360. 1919.

BLOOM, A.J.; CHAPIN, F.S.; MOONEY, H.A. Resource limitation in plants – an economic analogue. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 363–392. 1985.

BORN, J., PLUESS, A. R., BURSLEM, D. F., NILUS, R., MAYCOCK, C. R., & GHAZOUL, J. Differing life history characteristics support coexistence of tree soil generalist and specialist species in tropical rain forests. *Biotropica*, 46(1), 58-68. 2014.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba*, v. 15, n. 1, p. 40-42, 1965.

CADOTTE, M. W., ARNILLAS, C. A., LIVINGSTONE, S. W., & YASUI, S. L. E. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 30(9), 510-511. 2015

DA SANTOS SILVA, J. H., CARACIOLO, R. L. F., DE SANTOS SOUZA, E., & JACQUELINE, I. M. M. Distinção de grupos ecológicos de espécies florestais por meio de técnicas multivariadas. *Revista Árvore*, 28(3), 387-396, 2004.

DÍAZ, S.; PURVIS, A.; CORNELISSEN, J.H.C.; MACE, G.M.; DONOGHUE, M.J.; EWERS, R.M.; JORDANO, P.; PEARSE, W.D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecol. Evol.* 3, p. 2958–2975. 2013.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 16 p. 464–655. 2001.

DONOVAN, L. A.; MAHERALI, H.; CARUSO, C. M.; HUBER, H.; KROON, H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26: 88-95. 2011.

DURIGAN, G.; NOGUEIRA, J. C. B. Recomposição de matas ciliares. *São Paulo: Instituto Florestal*, p. 1-14, 1990.

DYDERSKI, M. K., & JAGODZIŃSKI, A. M. Functional traits of acquisitive invasive woody species differ from conservative invasive and native species. *NeoBiota*, 41, 91. 2019.

EISENHAUER, N., BOWKER, M. A., GRACE, J. B., & POWELL, J. R. From patterns to causal understanding: structural equation modeling (SEM) in soil ecology. **Pedobiologia**, 58(2-3), 65-72. 2015.

FOROUGHBAKHCH, R., ALVARADO-VÁZQUEZ, M. A., HERNÁNDEZ-PIÑERO, J. L., ROCHA-ESTRADA, A., GUZMÁN-LUCIO, M. A., & TREVIÑO-GARZA, E. J. Establishment, growth and biomass production of 10 tree woody species introduced for reforestation and ecological restoration in northeastern Mexico. **Forest Ecology and Management**, 235(1-3), 194-201. 2006.

GAFTA, D., ROMAN, A., & URUSU, T. M. Trends in single trait dispersion between early-mid successional stages: the importance of species pool extension and habitat scale. **Journal of Plant Ecology**, 11(1), 103-113. 2018.

GARDINER, R., SHOO, L. P., & DWYER, J. M. Look to seedling heights, rather than functional traits, to explain survival during extreme heat stress in the early stages of subtropical rainforest restoration. **Journal of Applied Ecology**, 56(12), 2687-2697. 2019.

GIBBS, P. E.; LEITÃO FILHO, H. de F. Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi Guaçu, state of São Paulo, SE Brazil. **Revista brasileira de Botânica**, v. 1, n. 1, p. 151-156, 1978.

GÖTZE, C., GERSTMANN, H., GLÄßER, C., & JUNG, A. An approach for the classification of pioneer vegetation based on species-specific phenological patterns using laboratory spectrometric measurements. **Physical Geography**, 38(6), 524-540. 2017.

GÖTZENBERGER, L., DE BELLO, F., BRÅTHEN, KA, DAVISON, J., DUBUIS, A., GUISAN, A., ... & ZOBEL, M. Regras de montagem ecológica em comunidades de plantas - abordagens, padrões e perspectivas. **Biological reviews**, 87 (1), 111-127. 2012.

GRACE, J. B. **Structural equation modeling and natural systems**. Cambridge University Press. 2006.

GREEN, PETER T; JUNIPER, PETER A. Seed–seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass related patterns of resource allocation and the ‘reserve effect’. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 3, p. 397-408, 2004.

GROSSNICKLE, S. C. Why seedlings survive: influence of plant attributes. **New Forests**, 43(5-6), 711-738. 2012.

GROENENDIJK, J. P., DUIVENVOORDEN, J. F., RIETMAN, N., & CLEEF, A. M. Successional position of dry Andean dwarf forest species as a basis for restoration trials. **Plant Ecology**, 181(2), 243-253. 2005.

GUSTAFSSON, M., GUSTAFSSON, L., ALLOYSIUS, D., FALCK, J., YAP, S., KARLSSON, A., & ILSTEDT, U. Life history traits predict the response to increased light among 33 tropical rainforest tree species. **Forest Ecology and Management**, 362, 20-28. 2016.

JAGER, MELISSA M. ET AL. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 374-385, 2015.

JURADO, E.; WESTOBY, M. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. **Journal of Ecology**, 80: 407-416. 1992.

- KING, D.A., DAVIES, S.J., TAN, S., NOOR, N.S.M. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. **J. Ecol.** 94, 670–680. 2006.
- KITAJIMA, K., & POORTER, L. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. In: Carson, W.P., Schnitzer S.A. (eds), *Tropical forest community ecology*. UK: Wiley-Blackwell, **Oxford**, pp. 160–181, 2008.
- KOHYAMA, T. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology*, **5**, 83–90. 1991.
- KOMINOSKI J.S., SHAH J.J.F., CANHOTO C., FISCHER D.G. Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. **Front Ecol Environ**, **11**, 423–432. 2013.
- KRAMER-WALTER, K. R., & LAUGHLIN, D. C. Root nutrient concentration and biomass allocation are more plastic than morphological traits in response to nutrient limitation. **Plant and Soil**, *416*(1), 539–550. 2017.
- LARSON, J E. et al. Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 1, p. 199–209, 2015.
- LAUGHLIN, D. C., STRAHAN, R. T., HUFFMAN, D. W., & SÁNCHEZ MEADOR, A. J. Using trait-based ecology to restore resilient ecosystems: historical conditions and the future of montane forests in western North America. **Restoration Ecology**, **25**, S135–S146. 2017.
- LAUGHLIN, D. C., CHALMANDRIER, L., JOSHI, C., RENTON, M., DWYER, J. M., & FUNK, J. L. Generating species assemblages for restoration and experimentation: A new method that can simultaneously converge on average trait values and maximize functional diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, *9*(7), 1764–1771. 2018.
- LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LANDSBERG, J.; FORBES, T.D.A. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology & Evolution**, **12**, 474–478. 1997.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3rd ed. Elsevier. 2012
- LORANDI, R.; GONÇALVES, A. R.; MATELLATO, J. M. **Levantamento pedológico semidetalhado do campus da Universidade Federal de São Carlos (SP) e suas aplicações**. Relatório Final de projeto de pesquisa financiado pelo Conselho Nacional de Pesquisa (400186/87-0/ pq/ fv), 1988.
- MACIEIRA, B. P. B., LOCOSSELLI, G. M., BUCKERIDGE, M. S., HARTMANN, H., & CUZZUOL, G. R. F. Stem and leaf functional traits allow successional classification in six pioneer and non-pioneer tree species in Tropical Moist Broadleaved Forests. **Ecological Indicators**, *113*, 106254. 2020.
- MARTÍNEZ-GARZA, C., BONGERS, F., & POORTER, L. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? **Forest Ecology and Management**, **303**, 35–45. 2013.
- MAY, R. A., & STEVENSON, K. J. **Software review of Origin 8**. 2009.
- METZ, J., LIANCOURT, P., KIGEL, J., HAREL, D., STERNBERG, M., TIELBÖRGER, K. Plant survival in relation to seed size along environmental gradients:

a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. **Journal of Ecology**, 98, 697-704. 2010.

MITCHELL, R. J. Path Analysis: Pollination. In: SCHEINER, S.M.; GUREVITCH, J. **Design and analysis of ecological experiments**. New York: Oxford University Press, p. 217-234. 2001.

MOLES, A. T.; WESTOBY, M. Seedling survival and seed size: a synthesis of literature. **Journal of Ecology**, 92: 372–383.2004.

MOLES, A T.; WESTOBY, M. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. **Oikos**, v. 113, n. 1, p. 91-105, 2006.

MOUILLOT, D., GRAHAM, N. A., VILLÉGER, S., MASON, N. W., & BELLWOOD, D. R. A functional approach reveals community responses to disturbances. **Trends in ecology & evolution**, 28(3), 167-177. 2013.

MÜLLER-LANDAU, HELENE C. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 9, p. 4242-4247, 2010.

PAESE, A. **Caracterização e Análise Ambiental do campus da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos, SP**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 1997.

PAINÉ, C. T., MARTHEWS, T. R., VOGT, D. R., PURVES, D., REES, M., HECTOR, A., & TURNBULL, L. A. How to fit nonlinear plant growth models and calculate growth rates: an update for ecologists. **Methods in Ecology and Evolution**, 3(2), 245-256. 2012.

PALMER M.A., HONDULA K.L. & KOCH B.J. Ecological Restoration of Streams and Rivers: Shifting Strategies and Shifting Goals. **Annu Rev Ecol Evol Syst**, 45, 247-269. 2014.

PEREIRA, S. R.; LAURA, V. A.; SOUZA, A. L. T. Establishment of Fabaceae Tree Species in a Tropical Pasture: Influence of Seed Size and Weeding Methods. **Restoration Ecology**, 21(1): 67–74, 2013.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, J.; REICH, P. B.; POORTER, L.; WRIGHT, J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J. G.; DE VOSF, A. C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H. D.; TERSTEEGE, H.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; SACK, L.; BLONDER, B.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M. V.; CONTI, G.; STAYER, A. C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61 (3): 167-234, 2013.

PERRING, M. P., STANDISH, R. J., PRICE, J. N., CRAIG, M. D., ERICKSON, T. E., RUTHROF, K. X., HOBBS, R. J. Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. **Ecosphere**, 6(8), 1-25. 2015.

PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. Functional diversity (FD), species richness, and community composition. **Ecology Letters**, 5, 402–411. 2002.

PETCHEY, O.L., HECTOR, A. & GASTON, K.J. How do different measures of functional diversity perform? **Ecology**, 85, 847–857. 2004.

- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecological Letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758. Jun. 2006.
- PHILIPSON, C. D., DENT, D. H., O'BRIEN, M. J., CHAMAGNE, J., DZULKIFLI, D., NILUS, R., HECTOR, A. A trait-based trade-off between growth and mortality: evidence from 15 tropical tree species using size-specific relative growth rates. **Ecology and evolution**, 4(18), 3675-3688. 2014.
- POORTER, L., BONGERS, L., & BONGERS, F. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, 87(5), 1289-1301. 2006.
- POORTER, H.; GARNIER, E. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components. In: Pugnaire, F.; Valladares, F. (eds). **Functional Plant Ecology**. Boca Raton: CRC Press, 2007. p. 67-100. 2007.
- PURVES, D., & PACALA, S. Predictive models of forest dynamics. **Science**, 320(5882), 1452-1453. 2008.
- PYWELL, R. F., BULLOCK, J. M., ROY, D. B., WARMAN, L. I. Z., WALKER, K. J., & ROTHERY, P. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. **Journal of applied Ecology**, 40(1), 65-77. 2003.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. 2010
- RAIJ, B. V.; ANDRADE, J.C.; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A. (ed). **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: Instituto Agrônômico. 285p. 2001.
- RANWALA, A. P.; MILLER, W. B. Analysis of nonstructural carbohydrates in storage organs of 30 ornamental geophytes by high-performance anion-exchange chromatography with pulsed amperometric detection. **New Phytologist**, 180 (2): 421-433. 2008.
- REES, M., OSBORNE, C. P., WOODWARD, F. I., HULME, S. P., TURNBULL, L. A., & TAYLOR, S. H. Partitioning the components of relative growth rate: how important is plant size variation? **The American Naturalist**, 176(6), E152-E161. 2010.
- ROLIM, G. D. S., CAMARGO, M. B. P. D., LANIA, D. G., & MORAES, J. F. L. D. Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o estado de São Paulo. **Bragantia**, 66(4), 711-720. 2007.
- ROSE, K. E., ATKINSON, R. L., TURNBULL, L. A., & REES, M. The costs and benefits of fast living. **Ecology Letters**, 12(12), 1379-1384. 2009.
- ROSSEEL, Y. **lavaan**: An R Package for Structural Equation Modeling. *J. Stat. Softw.* 48, 1–36. 2012.
- RUEDEN, C. T.; SCHINDELIN, J. & HINER, M. C. ET AL. "ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data", *BMC Bioinformatics* 18:529, PMID 29187165, doi:10.1186/s12859-017-1934-z (on Google Scholar). 2017.

- RÜGER, N., COMITA, L. S., CONDIT, R., PURVES, D., ROSENBAUM, B., VISSER, M. D., ... & WIRTH, C. (2018). Beyond the fast–slow continuum: demographic dimensions structuring a tropical tree community. **Ecology letters**, *21*(7), 1075-1084.
- SANDEL, B., CORBIN, J. D., & KRUPA, M. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, *2*(2), 1-16. 2011.
- SANTOS, V. A. H. F., & FERREIRA, M. J. Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. **Forest Ecology and Management**, *460*, 117900. 2020.
- SHI, P., RATKOWSKY, D. A., WANG, N., LI, Y., ZHAO, L., REDDY, G. V., & LI, B. L. Comparison of five methods for parameter estimation under Taylor's power law. **Ecological complexity**, *32*, 121-130. 2017.
- SOARES, J.J.; SILVA, D.W.; LIMA, M. I. S. 2003. Current state and projection of the probable original vegetation of the São Carlos region of São Paulo state, **Brazil. Brazilian Journal of Biology**, *63*: 527-536. 2003.
- SORIANO, D., HUANTE, P., GAMBOA-DE BUEN, A., & OROZCO-SEGOVIA, A. Seed reserve translocation and early seedling growth of eight tree species in a tropical deciduous forest in Mexico. **Plant ecology**, *214*(11), 1361-1375. 2013.
- SOUZA JUNIOR, C. N., & BRANCALION, P. H. **Sementes & mudas: guia para propagação de árvores brasileiras**. Oficina de Textos. 2016
- SOVU, P.S.; TIGABU, M.; ODÉN, P.C. Restoration of former grazing lands in the highlands of Laos using direct seeding of four native tree species. **Mountain Research and Development**, v.30, p.232-243, 2010.
- ST-DENIS, A., MESSIER, C., & KNEESHAW, D. Seed size, the only factor positively affecting direct seeding success in an abandoned field in Quebec, Canada. **Forests**, *4*(2), 500-516. 2013.
- STANTURF, J. A., PALIK, B. J., & DUMROESE, R. K. Contemporary forest restoration: a review emphasizing function. **Forest Ecology and Management**, *331*, 292-323. 2014.
- STERCK, F. J., POORTER, L., & SCHIEVING, F. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. **The American Naturalist**, *167*(5), 758-765. 2006.
- SUDING, K. N. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. **Annual review of ecology, evolution, and systematics** *42*:465–487. 2011.
- SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, n. 1-2, p. 81-86, 1988.
- SWEENEY B.W., BOTT, T.L., JACKSON, J.K., KAPLAN, L.A. **Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services**. Proc Natl Acad Sci USA, *101*, 14132-14137. 2004.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M.L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I., et al. Let the concept of trait be functional. **Oikos** *116*:882–892. 2007
- WRIGHT, I. J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D. D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J. H. C.;

DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P. K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B. B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J. J.; NAVAS, M.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTE, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V. I.; ROUMET, C.; THOMAS, S. C.; TJOELKER, M. G.; VENEKLAAS, E. J.; VILLAR, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 498: 821-827. 2004.

WRIGHT, S. J., KITAJIMA, K., KRAFT, N. J., REICH, P. B., WRIGHT, I. J., BUNKER, D. E., ... & ZANNE, A. E. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, 91(12), 3664-3674. 2010.

WULFF, R. D. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: II. Effects on seedling growth and physiological performance. **The Journal of Ecology**, 99-114. 1986.

YANG, J., CAO, M., & SWENSON, N. G. Why functional traits do not predict tree demographic rates. **Trends in ecology & evolution**, 33(5), 326-336. 2018.

ZANGARO, W., LESCANO, L. E. A. M., MATSUURA, E. M., RONDINA, A. B. L., & NOGUEIRA, M. A. Differences between root traits of early- and late-successional trees influence below-ground competition and seedling establishment. **Journal of tropical ecology**, 32(4), 300-313. 2016.

ZHANG, Z. D., & ZANG, R. G. Relationship between species richness of plant functional groups and landscape patterns in a tropical forest of hainan island, china. **Journal of Tropical Forest Science**, 289-298. 2011.

CAPÍTULO 2

Plasticidade fenotípica de oito espécies arbóreas em resposta à fertilidade do solo.

Gustavo Galetti¹, Andréa Lúcia Teixeira de Souza²

¹Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCAm), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brasil, e-mail: gustavo_galetti@hotmail.com

²Departamento de Ciências Ambientais (DCAm), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brasil

INTRODUÇÃO

O sucesso da restauração de ecossistemas florestais depende da sobrevivência, crescimento e posterior reprodução dos indivíduos reintroduzidos em uma área degradada. Para isso, muitas vezes é necessário que as plantas consigam se estabelecer em diferentes condições ambientais, como de estrutura, disponibilidade de nutrientes e água no solo (FUJITA et al., 2013; KICHENIN et al., 2013; ANDRADE et al., 2014; VIANI et al., 2014), além de condições acima do solo, como acesso a luz e quantidade de dióxido de carbono (LUSK et al., 2008; POORTER et al., 2009; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017). A disponibilidade de nutrientes e água, pode influenciar fortemente a probabilidade de sobrevivência e crescimento das plantas. Nesse contexto, consideram-se as condições nutricionais e de estrutura do solo um importante filtro ambiental, capaz de influenciar a estrutura de comunidades vegetais (FUJITA et al., 2013; KICHENIN et al., 2013; ANDRADE et al., 2014; VIANI et al., 2014; EISSENSTAT et al., 2015; FRESCHET et al., 2015; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017).

A variação espacial e temporal na disponibilidade de recursos abaixo do solo resulta numa grande diversidade de diferentes estratégias de plantas na obtenção e alocação desses recursos, cujos extremos são denominados de estratégia aquisitiva e conservativa (WRIGHT et al., 2004; DONOVAN et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013). As espécies com estratégia mais aquisitiva possuem folhas de curta duração, ricas em nitrogênio, com maior área foliar específica (AFE) e baixo investimento em matéria seca foliar em relação a sua área. Essas características proporcionam altas taxas de fotossíntese e respiração, o que, conseqüentemente, leva a um crescimento acelerado, mas que as tornam altamente dependentes de uma grande disponibilidade de nutrientes no solo (WRIGHT et al., 2004; DONOVAN et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013). No outro extremo, espécies de estratégia mais conservativa, possuem folhas de longa duração e com alto conteúdo de matéria seca em relação a área foliar, levando a menores taxas fotossintéticas e de respiração, resultando em crescimento mais lento, mas são menos vulneráveis à baixa disponibilidade de nutrientes do solo (WRIGHT et al., 2004; DONOVAN et al., 2011; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013).

No entanto, as plantas desenvolveram mecanismos que lhes permitem ajustar diversos aspectos de arquitetura, morfologia e fisiologia (características funcionais), em resposta às condições ambientais locais, para otimizar a absorção de recursos limitantes

ou se ajustar à limitação desses recursos, e dessa forma mitigar o estresse e manter níveis de homeostase que maximizem seu desenvolvimento (BARALOTO et al. 2005; CHATURVEDI et al. 2014; JAGER et al. 2015; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017; FRESCHET et al., 2018). Assim, plantas de uma mesma espécie podem variar seus fenótipos em resposta à limitação de recursos. A plasticidade na alocação de biomassa como resposta à limitação de recursos pode aumentar as chances de sobrevivência em diferentes condições ambientais, ampliando a distribuição geográfica das espécies (PRICE et al., 2003; ALBERT et al., 2011). Porém, informações sobre a plasticidade fenotípica das características funcionais ainda permanecem pouco documentadas, e o entendimento acerca de quais características funcionais exibem as respostas mais variáveis, sob diferentes condições ambientais, permanece obscuro (KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017; FRESCHET et al., 2018).

A hipótese de “equilíbrio funcional de alocação de biomassa”, proposta por Brouwer (1963), propõe que a distribuição na alocação de recursos para o desenvolvimento das diferentes estruturas das plantas acontece em resposta ao recurso mais limitante do ambiente em que elas crescem. Se a limitação de recursos for acima do solo, as plantas podem alocar maior quantidade de biomassa para o desenvolvimento de suas estruturas aéreas, como folhas e caules. Caso o recurso mais limitante esteja abaixo do solo (ex. nutrientes e água), é esperado um maior desenvolvimento do sistema radicular quando comparado com partes aéreas da planta (BROUWER, 1963).

Uma resposta comum a essa limitação de luz é o aumento da área foliar específica (AFE) para otimizar a interceptação luminosa (LUSK et al.; 2008; POORTER et al.; 2009; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017). Este aumento na área foliar por biomassa investida em folhas não necessariamente leva a um aumento da proporção da biomassa total da planta alocada para folhas (POORTER et al., 2012). Além disso, a quantidade de luz interceptada é influenciada por outras características da morfologia da planta, como tamanho, arquitetura da copa e ramificação do caule e pela densidade de plantas vizinhas (VERMEULEN et al., 2008; VIOLLE et al., 2009; NIINEMETS, 2010; YANG et al. 2018).

Vários autores reforçaram a hipótese de “equilíbrio funcional de alocação de biomassa” ao mostrarem que em ambientes com diferentes níveis de fertilidade do solo, as plantas alocaram mais recursos para o desenvolvimento de raízes e menos recursos para o desenvolvimento do sistema aéreo nos locais onde as concentrações de nutrientes no solo eram menores (HUANTE, 1995; LÜ et al., 2012; LIU et al., 2012; FRESCHET

et al., 2015; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN 2017). A limitação de recursos abaixo do solo pode resultar na plasticidade de um conjunto diversificado de características do sistema radicular das plantas para otimizar a absorção de nutrientes e água, incluindo, dentre outros, a fração de massa de raiz (FMR), distribuição vertical da raiz, ramificação e morfologia de raízes finas (POORTER et al., 2012; EISSENSTAT et al., 2015; LIU et al., 2015; FRESCHET & ROUMET, 2017; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017; FRESCHET et al., 2018). O experimento realizado por Freschet et al. (2015), utilizando plantas herbáceas, mostrou que a alocação de biomassa para órgãos abaixo do solo, expresso pela fração de massa de raiz, é mais relevante em resposta às mudanças nos recursos do solo do que os ajustes da morfologia de raízes finas para melhorar a aquisição de recursos do solo, uma vez que a morfologia de raízes finas podem estar associadas a simbiose, com fungos micorrízicos ou bactérias fixadoras (FRANCHE et al., 2009; EISSENSTAT et al., 2015; CHEN et al., 2016). Em contraste à plasticidade do sistema radicular, as respostas à limitação de luz provocaram ajustes mais relevantes na morfologia das folhas do que aumento de recursos para alocação aos brotos (FRESCHET et al., 2015). Porém, esses resultados foram obtidos em plantas herbáceas, e potencialmente podem diferir de plantas lenhosas, uma vez que o investimento estrutural no xilema pode afetar como o carbono é alocado para raízes e brotos em resposta aos nutrientes limitantes abaixo do solo (POORTER et al., 2012).

Outras características funcionais podem responder à disponibilidade de nutrientes no solo. Jager et al. (2015), avaliaram a resposta de características foliares para trinta espécies arbóreas, em relação às diferenças no gradiente de fertilidade (nitrogênio e potássio) do solo em uma floresta tropical. Em solos de baixa fertilidade eles encontraram menores valores de área foliar específica (AFE), o que está relacionado a menor eficiência na captação de luz, e dessa forma menores taxas de fotossíntese, e conseqüentemente uma utilização de recursos do solo de maneira mais conservativa quando comparadas com plantas que cresceram em solos de maior fertilidade.

A maioria dos estudos avaliaram o efeito da fertilidade do solo apenas considerando os níveis de nitrogênio, fósforo e potássio, no entanto, a matéria orgânica influencia fortemente a qualidade do solo, uma vez que promove a estabilidade de agregados, melhora a porosidade, infiltração e retenção de água, facilitando a penetração do sistema radicular das plantas no solo e a obtenção de água (PAUL, 2014). A matéria orgânica pode aumentar também a disponibilidade de cálcio e magnésio e conseqüentemente a capacidade de troca catiônica (CTC), o pH e a saturação por bases

no solo, disponibilizando os macros e micronutrientes presentes no solo para absorção pelo sistema radicular das plantas (KONONOVA, 2013). Além disso, a decomposição da matéria orgânica pela biota presente no solo também aumenta os níveis de fertilidade do solo, fornecendo nutrientes para as plantas de maneira mais gradativa (KONONOVA, 2013; CYLE et al., 2016). Assim, é esperado que em solos bem estruturados e com alta disponibilidade de nutrientes, espécies com maior plasticidade fenotípica consigam alcançar sua taxa de crescimento máxima e ter vantagens sobre espécies de menor plasticidade fenotípica.

Nesse estudo, exploramos experimentalmente a variação intraespecífica das taxas de crescimento das plantas, das características funcionais foliares e da alocação de biomassa para raízes em função do solo, de oito espécies arbóreas de ocorrência em floresta estacional semidecidual. As plantas foram cultivadas durante quatro meses em diferentes tipos de tratamento pré-plantio do solo, incluindo adubação química e adubação orgânica, podendo conter ou não a adição de calcário, e em diferentes quantidades de adubo. O uso de diferentes tipos e quantidade de adubação, foi feito para simular solos com diferentes níveis de nutrientes. Esperávamos que a adição de matéria orgânica ao solo, além de aumentar a disponibilidade de nutrientes para as plantas, conservasse melhor as propriedades químicas do solo após quatro meses, resultando num maior crescimento das plantas. Especificamente, avaliamos a variação da biomassa das plantas em resposta aos diferentes tratamentos de solo. A partir desses dados, relacionamos o coeficiente de variação de biomassa das espécies com a taxa de crescimento máximo. Esperávamos encontrar maior plasticidade fenotípica na biomassa das plantas em espécies com maiores potenciais de crescimento (estratégia mais aquisitiva) quando comparadas com espécies com menores potenciais de crescimento (estratégia mais conservativa). Além disso, relacionamos a plasticidade das características foliares e de alocação de biomassa para raízes com a variação de biomassa das espécies.

MATERIAIS E MÉTODOS

O experimento consistiu no plantio de oito espécies (Tabela 1) arbóreas nativas de ocorrência natural na região do estudo, em diferentes tratamentos de fertilidade de solo. Todas as espécies selecionadas são indicadas para restauração ecológica em diversas regiões do Estado de São Paulo (BARBOSA et al., 2015; SOUZA JUNIOR &

BRANCALION, 2016). Buscou-se selecionar espécies com diferentes massas de semente, e de diferentes grupos sucessionais, sendo quatro espécies classificadas como pioneiras e quatro como não pioneiras.

Tabela 1. Lista das espécies selecionadas com nome científico, nome popular, família, classe sucessional e massa média das sementes, que foram obtidas de acordo com dados de Barbosa et al., (2015); Souza Junior & Brancalion, (2016).

Nome Científico	Nome Popular (CÓDIGO)	Família	Classe sucessional	Massa da Semente (mg)
<i>Heliocarpus americanus</i> L.	Algodoeiro (ALG)	Tiliaceae	Pioneira	4.6
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Mutambo (MTB)	Malvaceae	Pioneira	12.6
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A. St. - Hil.) A. Juss.ex Mart.	Crumarim (CRU)	Rutaceae	Não Pioneira	18.4
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Capixingui (CPX)	Euphorbiaceae	Pioneira	39.0
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	Amendoim-bravo (AMD)	Fabaceae	Não Pioneira	95.2
<i>Colubrina glandulosa</i> Perk.	Sobrasil (SBS)	Rhamnaceae	Pioneira	191.4
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	Ingá-mirim (IGM)	Fabaceae	Não Pioneira	2000.0
<i>Hymenaea courbaril</i> L. var. <i>stilbocarpa</i> (Hayne) Y. T. Lee &	Jatobá (JTB)	Fabaceae	Não Pioneira	5076.1

Delineamento experimental

O experimento foi conduzido no viveiro do Departamento de Ciências Ambientais, localizado dentro da área da Secretaria de Gestão Ambiental e Sustentabilidade (SGAS) da Universidade Federal de São Carlos, Campus São Carlos.

As mudas das espécies utilizadas para o experimento foram adquiridas em agosto de 2018, de um viveiro comercial próximo, ainda bem jovens, variando entre 20 e 30 cm de altura, as quais foram cultivadas em tubetes de 290 cm³. As mudas foram transplantadas para sacos plásticos de polietileno, com capacidade de sete litros, contendo solo de aterro submetido a 10 tratamentos de adubação (química ou orgânica) de maneira a formar um gradiente de fertilidade de solo (Tabela 1 e 2). Cinco repetições para cada nível de tratamento e para cada espécie foram montadas no viveiro. Outros quatro sacos de cada tratamento foram montados para posterior análise química do solo, totalizando 400 mudas plantadas e 440 sacos plásticos. Após o plantio, as mudas foram distribuídas na parte externa do viveiro (Figura 1), estando sujeitas as mesmas condições abióticas (luminosidade, temperatura e disponibilidade hídrica), sendo elas irrigadas por micro-

aspersão por 5 minutos, três vezes ao dia, além de receberem água das chuvas.

Tabela 2 – Tratamentos de adubação química e orgânica em sacos de polietileno com capacidade de sete litros contendo solo de aterro e os seus códigos equivalentes.

Tratamento de adição de nutrientes minerais e orgânico	Código
Solo de aterro, sem calcário e sem adição de fertilizantes	CT
Solo de aterro, com adição de calcário (25g) e sem adição de fertilizantes	CTCa
Solo com adição de calcário (25g) e adição de 2g de NPK (10-10-10)	QU1Ca
Solo sem adição de calcário e adição de 10g de NPK (10-10-10)	QU2
Solo com adição de calcário (25g) e adição de 10g de NPK (10-10-10)	QU2Ca
Solo com adição de calcário (25g) e adição de 20g de NPK (10-10-10)	QU3Ca
Solo com adição de calcário (25g) e adição de 1/9 do volume do saco de esterco bovino curtido	ES1Ca
Solo sem adição de calcário e com adição de 1/6 do volume do saco de esterco bovino curtido	ES2
Solo com adição de calcário (25g) e adição de 1/6 do volume do saco de esterco bovino curtido	ES2Ca
Solo com adição de calcário (25g) e adição de 1/3 do volume do saco de esterco bovino curtido	ES3Ca



Figura 1. Distribuição das mudas em blocos de espécies na parte externa do viveiro. Na imagem é possível ver em primeiro plano a espécie *Inga laurina* (Ingá-Mirim) e ao fundo *Guazuma ulmifolia* (Mutambo), após três meses do início do experimento.

Atributos químicos do solo

A amostragem do solo de cada tratamento foi realizada ao final do experimento em 13 de dezembro de 2018. Para isso, uma amostra composta por 4 sub-amostras (sacos plásticos contendo somente o solo dos tratamentos), foi coletada para cada tratamento. O solo das amostras foi enviado para o Laboratório de Fertilidade do Solo da UFSCar/campus Araras. As análises foram realizadas seguindo o protocolo estabelecido por Raij et al. (2001). O método de Walkley-Black foi utilizado para estimar o teor de matéria orgânica; usou-se solução tamponada de acetato de cálcio para determinar o potencial hidrogeniônico (pH) e a acidez potencial (H + Al). O método de resina trocadora de ânions foi utilizado para obter os macronutrientes fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg). A soma de bases (SB) foi estimada através da soma dos cátions K, Ca e Mg; a Capacidade de Troca Catiônica (CTC) através da soma dos cátions e de H+Al e a saturação de bases através da fórmula $SB*100/CTC$.

A análise das propriedades químicas dos solos dos diferentes tratamentos após quatro meses, a partir da montagem do experimento, mostrou que a grande maioria dos tratamentos produziram solo mais férteis com saturação por Bases (V%) superior a 50%, sendo que apenas o tratamento controle sem calcário (CT) produziu solo com saturação por Bases abaixo de 50%. Os solos mais eutrofizados foram encontrados nos tratamentos com adubação orgânica (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados das análises dos parâmetros químicos dos solos dos 10 tratamentos. Códigos como na Tabela 1.

Propriedade Química	CT	CTCa	QU1Ca	QU2	QU2Ca	QU3Ca	ES1	ES2	ES2Ca	ES3Ca
Fósforo (mg/dm ³)	16	36	57	12	127	134	84	9	178	58
Matéria orgânica (g/dm ³)	8	6	6	6	5	9	14	23	25	30
pH	5.7	7.1	7.1	6.5	7.2	7.3	7.3	6.5	7.3	7.2
Potássio (mmol _c /dm ³)	0.2	0.8	0.6	0.2	0.3	0.5	0.2	0.6	0.5	0.6
Cálcio (mmol _c /dm ³)	9	25	26	25	31	34	34	22	34	42
Magnésio (mmol _c /dm ³)	5	4	2	4	2	2	5	18	11	15
Acidez potencial (mmol _c /dm ³)	18	12	12	15	11	10	11	16	11	12
Soma de bases (mmol _c /dm ³)	14.2	29.8	28.6	29.2	33.3	36.5	39.2	40.6	45.5	57.6
Capacidade de troca catiônica (mmol _c /dm ³)	32.2	41.8	40.6	44.2	44.3	46.5	50.2	56.6	56.5	69.6
Saturação de bases (%)	44.1	71.3	70.4	66.1	75.2	78.5	78.1	71.7	80.5	82.8
Nitrogênio (mg/kg)	200	250	350	300	325	250	350	300	300	250
Carbono Orgânico (g/kg)	4.64	3.48	3.48	3.48	2.90	5.22	8.12	13.34	14.50	17.40

Coleta de dados

As alturas e o diâmetro basal das plantas foram medidos no início e ao final do experimento, após quatro meses de cultivo no viveiro. A altura foi medida a partir do solo até a gema apical da planta utilizando trena rígida e o diâmetro basal foi medido a 1 cm do solo com paquímetro digital. A taxa de crescimento foi estimada a partir da fórmula:

$$TCR = \ln(d_2^2 h_2) - \ln(d_1^2 h_1)$$

onde, d_2 e h_2 representam a altura e o diâmetro basal da planta no tempo final, d_1 e h_1 a altura e o diâmetro basal no tempo inicial (KRAMER-WALTER & LAUGHLIN,

2017). Consideramos como TCR_{max} as maiores taxas de crescimento registradas, o que ocorreu para todas as espécies no tratamento ES3Ca (veja resultados).

Após a última medição, as plantas foram extraídas dos sacos para obtenção das características funcionais. Ainda no viveiro, ocorria uma lavagem inicial da raiz das mudas (Figura 2), logo após elas eram levadas para o laboratório para a obtenção das características.



Figura 2. (A) Raízes sendo lavadas na área externa do viveiro; (B) Mudanças com as raízes já lavadas.

A alocação de biomassa, as características foliares e a massa de semente (SM) foram obtidos segundo o protocolo de Perez-Harguindeguy (2013) (Tabela 4).

Tabela 4. Características funcionais medidos nas plantas e fórmulas utilizadas para os cálculos. Estas características são baseadas em Huante et al.1995; Cornelissen 2003; Jager et al.2015 .

Traço funcional	Sigla	Fórmula
Área Foliar	AF	Medida através do programa ImageJ (RUEDEN et al., 2017).
Área foliar específica (mm ² mg ⁻¹)	AFE	$\frac{\text{Área foliar de 2 folhas}}{\text{Massa seca de 2 folhas}}$
Conteúdo de matéria seca foliar [Mg (seco) mg (fresco) -1]	CMSF	$\frac{\text{Massa seca de 2 folhas}}{\text{Massa fresca de 2 folhas}}$
Fração da massa da raiz	FMR	$\frac{\text{Massa seca da raiz}}{\text{Massa seca total da planta}}$
Massa da Semente	MS	Medida direta utilizando peso de 1kg de sementes segundo referências de Souza Junior & Brancalion, 2016.

Para estimar a área foliar (AF), um par de folhas completamente expandidas, sadias e intactas, de cada um dos indivíduos das 8 espécies, foi fotografado espalmado em um fundo branco, com escala de 2 cm, em caixa de luz e sob vidro antirreflexivo para se obter uma imagem sem sombras (Figura 3). Utilizando-se o software ImageJ (RUEDEN et al., 2017), a área foliar foi determinada, a partir das imagens digitalizadas. A massa fresca de cada par de folhas foi obtida usando balança de precisão 0,0001g, logo depois foram acondicionadas em sacos de papel com identificação e mantidas em estufa a 65°C ± 5°C por 72 horas. Logo após a secagem os pares de folhas foram pesados novamente. Com isso, foi possível calcular a área foliar específica (AFE), que consiste na razão entre área foliar e sua massa seca, e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), que consiste na razão entre massa seca foliar e sua massa fresca.

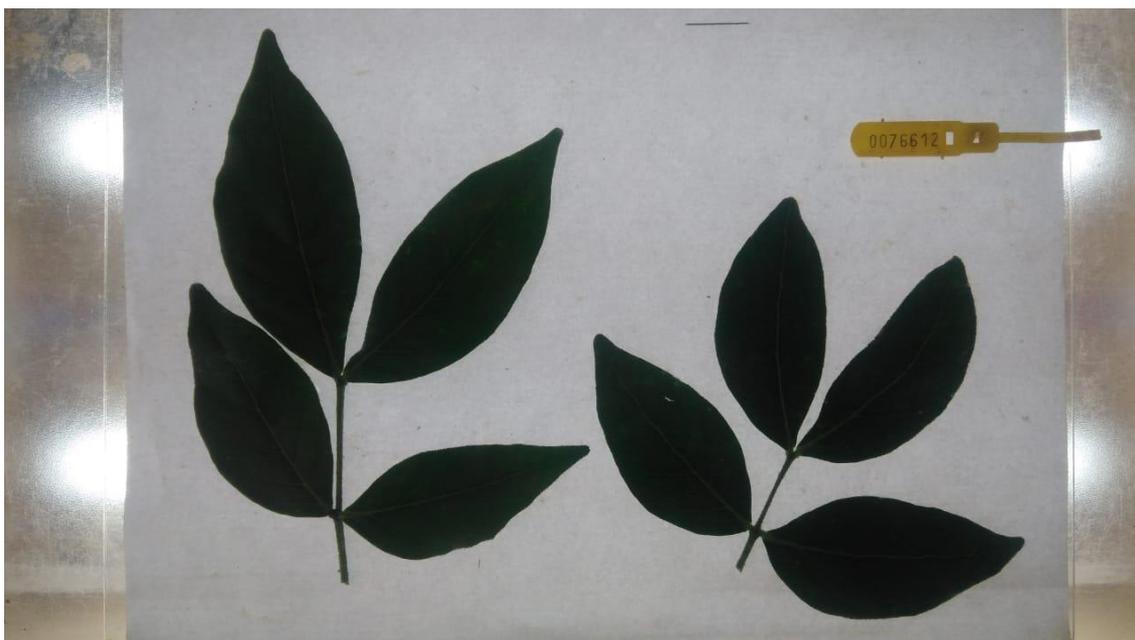


Figura 3. Foto das folhas da espécie Ingá-mirim (*Inga laurina* (Sw.) Willd.), utilizada para o cálculo da área foliar no programa ImageJ

Para possibilitar o cálculo da fração de massa de raiz (FMR), que consiste na razão entre massa seca de raiz e massa seca de parte aérea, as plantas foram cortadas na altura do colo após a retirada das folhas, sendo parte aérea e raiz colocadas em sacos de papel separados, seguindo o mesmo padrão de identificação das folhas e das imagens digitalizadas, e secados em estufa seguindo o mesmo protocolo descrito acima. O peso das duas folhas secas retiradas previamente foi somado ao peso da parte aérea seca, obtendo assim o peso total da parte aérea que foi utilizado para a estimativa (Tabela 3). A biomassa das plantas foi estimada somando o peso seco das raízes com o peso seco da parte aérea.

Análise de dados

Para avaliar a fertilidade entre os diferentes tratamentos, conduzimos a Análise de Componentes Principais (ACP) com os parâmetros químicos dos solos para reduzir o número de variáveis para dois ou três eixos (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012). O pH do solo não foi incluído na ACP, uma vez que o pH foi altamente correlacionado com Ca (0.94) e Mg (0.94). Previamente todas as variáveis foram testadas quanto à normalidade através do teste de Shapiro-Wilk, e os valores de matéria orgânica (MO) e magnésio (Mg) foram transformados para logaritmo natural. A análise ACP foi realizada no software OriginPro 8.0 (MAY & STEVENSON, 2009). Consideramos os eixos como

significativos apenas os que apresentaram o autovalor maior do que 1.0. A ACP resultou na redução do número de variáveis em dois eixos (veja resultados). A correlação entre os parâmetros químicos do solo e os eixos da ACP foi estimada através da fórmula $r = u_{jk}\sqrt{\lambda_k}$, onde u_{jk} é o coeficiente do parâmetro químico do solo j no eixo k , e λ é o autovalor do eixo k (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012).

Para avaliar o efeito do solo na biomassa das plantas, ajustamos para cada espécie um modelo de regressão linear, considerando a biomassa como variável dependente e os dois primeiros eixos da ACP como variáveis independentes. Além disto, regressões lineares foram usadas também para avaliar a variação das características funcionais AF, AFE, RMF e CMSF com o aumento da biomassa das plantas. Ajustamos os modelos de regressão linear para cada espécie e para cada traço, onde o traço era considerado variável dependente e a biomassa dos indivíduos como variável independente. Previamente todas as variáveis foram testadas quanto à normalidade, através do teste de Shapiro-Wilk, e os valores de biomassa, área foliar específica (AFE) e área foliar (AF) foram transformados para logaritmo natural. Conduzimos estas análises utilizando o software Systat 13.0 (SYSTAT, 2012).

RESULTADOS

Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (ACP) dos atributos químicos do solo explicaram juntos 69,92% da variação dos dados (Figura 3). O eixo 1 foi correlacionado positivamente com a matéria orgânica (M.O) ($r = 0.91$), a capacidade de troca catiônica (CTC) ($r = 0.97$), cálcio (Ca) ($r = 0.72$) e com o magnésio (Mg) ($r = 0.75$). O eixo 2 foi correlacionado positivamente com fósforo (P) ($r = 0.75$) e nitrogênio (N) (0.67), mas também correlacionado com Ca, ainda que mais fracamente ($r = 0.54$). Os tratamentos controle (CT e CTCa) mostraram baixos escores do eixo 1 e eixo 2, e os tratamentos químicos (QU1Ca, QU2, QU2Ca e QU3Ca) tinham baixos escores com relação ao eixo 1 e variaram em relação ao eixo 2, dependendo da quantidade de NPK adicionada ou se calcário agrícola foi também adicionado. Os tratamentos com adubação orgânica alcançaram maiores valores de escores do eixo 1 (Figura 4).

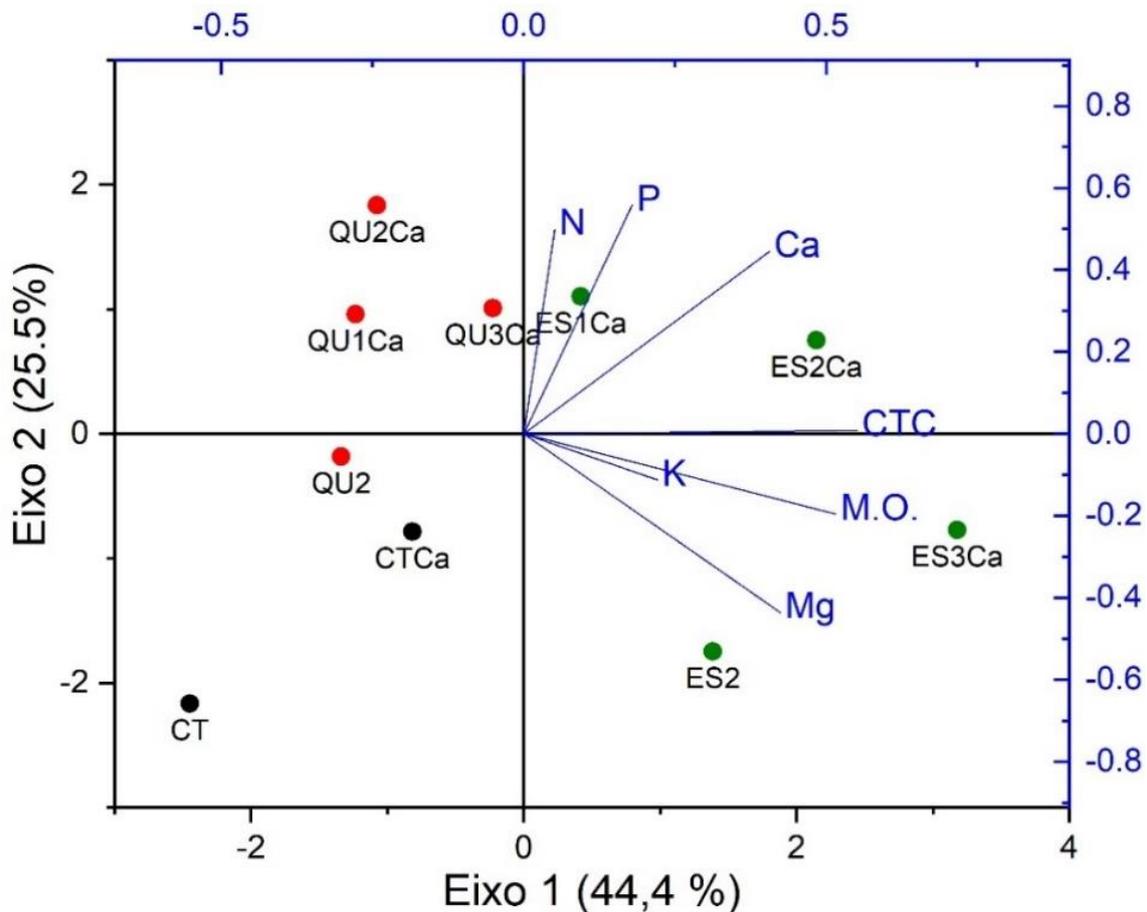


Figura 4. Resultados da Análise de Componente Principal (ACP) dos atributos químicos do solo. Códigos como na Tabela 2.

A biomassa das plantas da maioria das espécies variou muito em resposta aos tratamentos de adubação. A biomassa total de *H. americanos* e de *G. ulmifolia* variaram mais de cinco vezes entre os tratamentos de adubação, enquanto a biomassa das plantas de *E. febrífuga*, *P. nitens*, *C. glandulosa* e *I. laurina* variaram entre duas e três vezes, sendo que para *I. laurina* registramos esta variação apenas no tratamento ES3Ca. A biomassa total de *H. courbaril* (JTB), variou pouco aos tratamentos de adubação, (Figura 4). Nós registramos uma grande variação entre os indivíduos de *C floribundus* entre, mas também dentro de tratamentos. As plantas desta espécie foram fortemente atacadas por formigas, apesar do controle ter sido feito constantemente no viveiro. Registramos uma menor variação na biomassa das raízes entre os tratamentos (Figura 5).

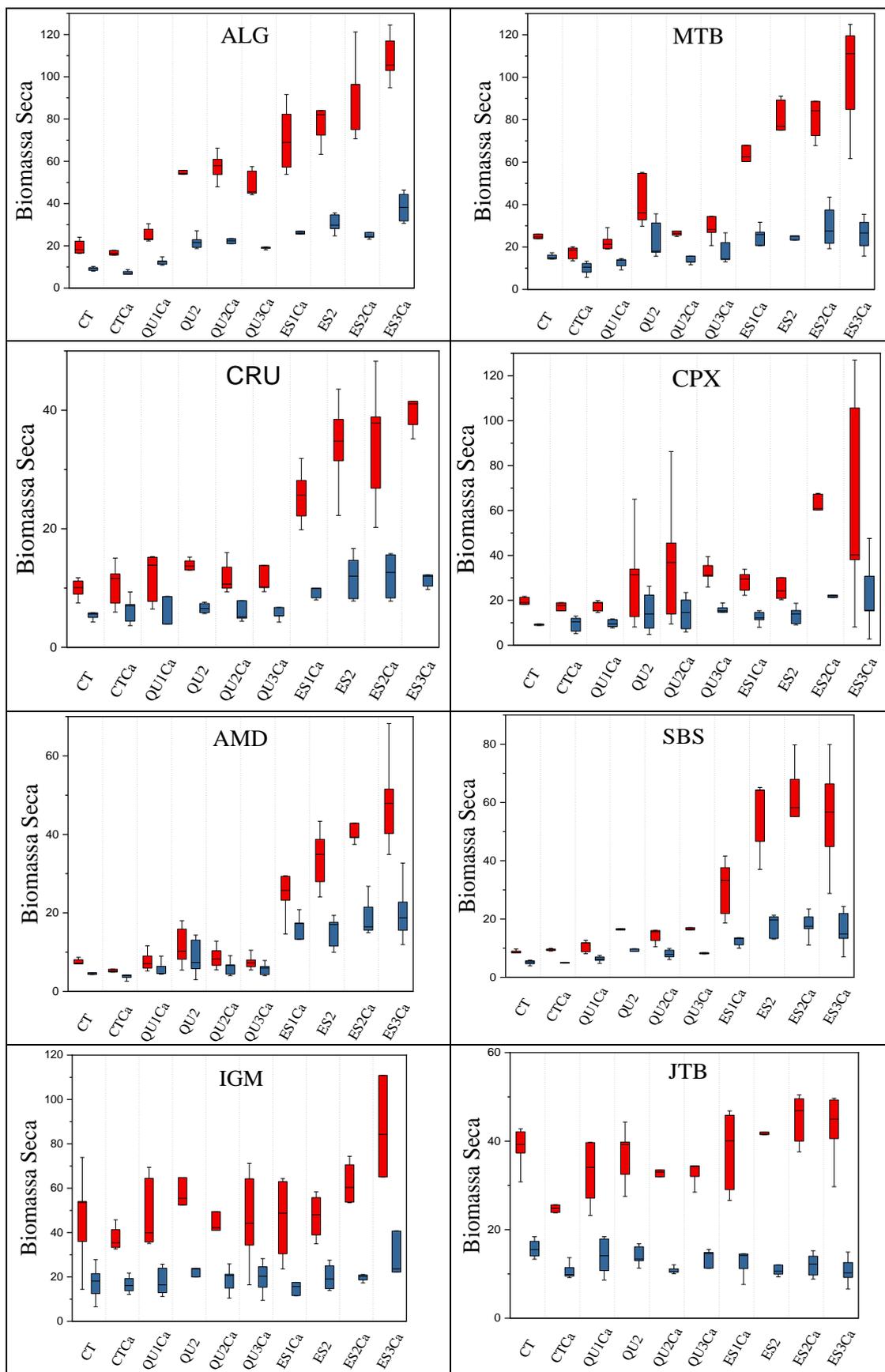


Figura 5. Variação de biomassa seca (total e de raiz) das espécies nos diferentes tratamentos de solo. Caixas vermelhas representam biomassa seca total e caixas azuis representam biomassa seca de raiz. Códigos dos tratamentos como na Tabela 2.

Os resultados das regressões ajustadas para cada espécie, considerando a biomassa como variável dependente, e os eixos da ACP como variável independente, mostraram que das oito espécies estudadas, em seis, o Eixo 1 da ACP do solo influenciou positivamente a biomassa total das plantas (Tabela 5). As duas espécies com maiores massa de semente não se ajustaram a regressão, sendo que IGM (*I. laurina*) não teve relação significativa ($P = 0.471$), enquanto JTB (*H. courbaril*) mostrou apenas uma tendência ($P = 0.051$) de aumento de biomassa em função do Eixo 1 da ACP (Tabela 5). As outras seis espécies se ajustaram as regressões, o Eixo 2 não influenciou a biomassa de nenhuma das espécies. As maiores inclinações foram encontradas para as espécies AMD (*P. nitens*) e SBS (*C. glandulosa*), respectivamente (Tabela 5).

Tabela 5. Resultados de regressões lineares ajustadas entre o CV (coeficiente de variação) da biomassa seca das plantas de cada espécie em função dos eixos da ACP dos parâmetros químicos do solo. ns = não significativo; Códigos das espécies como na Tabela 1.

Espécies	Eixo1 (b)	Eixo2 (b)	R²	P
MTB	0.307	-	0.74	< 0.001***
ALG	0.300	-	0.59	< 0.001***
CPX	0.206	-	0.59	0.006**
SBS	0.402	-	0.85	< 0.001***
AMD	0.420	-	0.79	0.000***
CRU	0.301	-	0.88	0.000***
IGM	-	-	0.00	0.471 ^{ns}
JTB	0.051	-	0.32	0.051 [†]

O coeficiente de variação (CV) da biomassa seca total foi positivamente relacionado com o TCR_{max} (Figura 6), sugerindo que a variação da biomassa das plantas entre os diferentes tratamentos aumenta com o TCR_{max} . Por outro lado, o TCR_{Max} foi negativamente relacionado com a massa da semente ($Y = 5,007 - 0,453X$, p -valor < 0,001; $R^2 = 0,98$). Assim, sementes maiores variaram menos em biomassa em função da fertilidade do solo onde foram cultivadas.

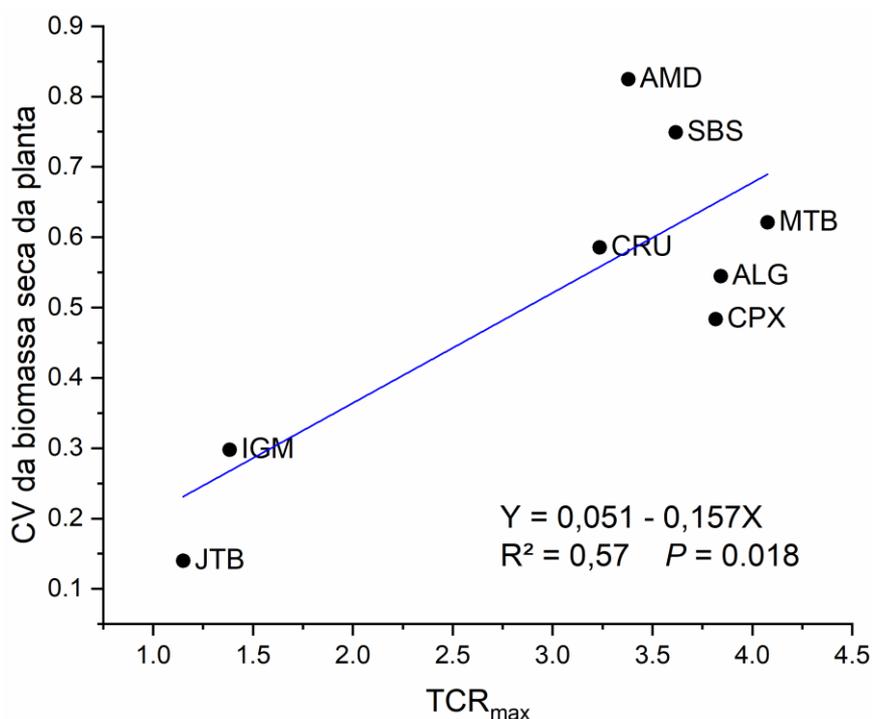


Figura 6. Relação entre coeficiente de variação (CV) de biomassa seca total das plantas e a taxa de crescimento máximo (TCR_{max}). ALG - *Heliocarpus americanus* L.; SBS - *Colubrina glandulosa* Perk.; MTB - *Guazuma ulmifolia* Lam.; AMD - *Pterogyne nitens* Tul.; CRU - *Esenbeckia febrifuga*; CPX - *Croton floribundus* Spreng.; IGM - *Inga laurina* (Sw.) Willd.; JTB - *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa*.

Algumas características foliares se ajustaram significativamente em resposta a variação de biomassa seca em cinco das oito espécies estudadas (Figura 7). A área foliar (AF) aumentou com o aumento da biomassa dos indivíduos das espécies ALG, SBS, AMD, CRU e JTB. As espécies CPX e IGM sofreram apenas uma tendência de aumento da AF e função do aumento de biomassa. Apenas a espécie ALG variou significativamente sua área foliar específica (AFE) em função do aumento de biomassa, e as espécies SBS e AMD sofreram uma tendência de variação de AFE em função da biomassa, sendo essa variação negativa, ou seja, essas espécies diminuíram AFE em resposta ao aumento de biomassa. Para a espécie JTB foi detectada apenas uma tendência

de aumento de AFE em função do aumento da biomassa. Nenhuma espécie teve variação significativa do conteúdo de matéria foliar (CMSF) em resposta as alterações de biomassa. Todas as espécies estudadas diminuíram sua fração de massa de raiz (FMR) em resposta ao aumento de biomassa.

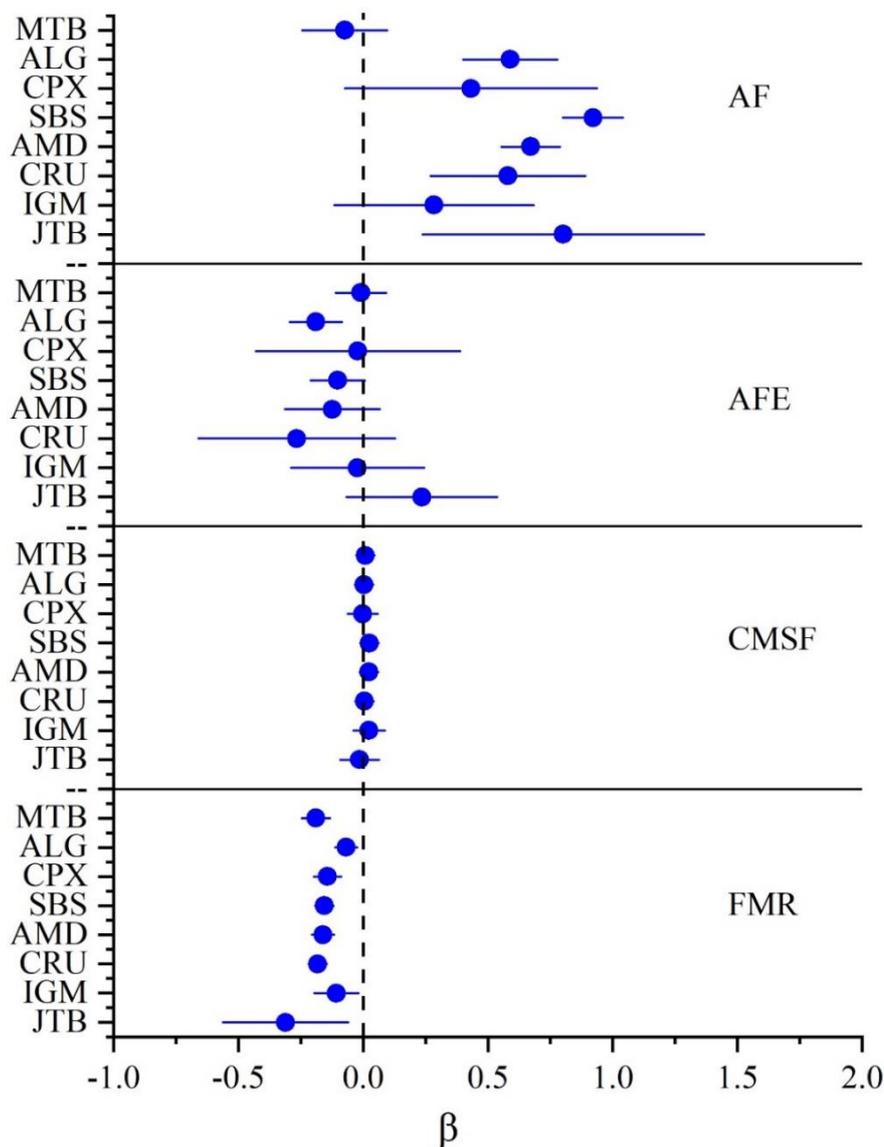


Figura 7. Resultado das regressões lineares ajustadas explicando características funcionais foliares e de raiz em função do aumento da biomassa seca dos indivíduos de cada espécie. AF= área foliar; AFE= área foliar específica; CMSF= conteúdo de matéria seca foliar; FMR = fração de massa de raiz. Códigos das espécies como na Tabela 1 e códigos das características como na Tabela 4. Valores de características que interceptam o $\beta = 0$ significam retas paralelas ao eixo x .

DISCUSSÃO

O estabelecimento e crescimento de espécies reintroduzidas em projetos de restauração florestal está condicionado às respostas das plantas aos fatores ambientais que agem como filtros, eliminando ou restringindo o desenvolvimento de espécies não adaptadas à estas condições.

A análise de componentes principais (ACP), relacionando os parâmetros químicos do solo dos diferentes tratamentos, mostrou que o aumento da quantidade de esterco bovino adicionada ao solo resultou na maior variação dos atributos do solo entre os tratamentos. A adição crescente deste tipo de matéria orgânica aumentou a disponibilidade a quantidade de magnésio cálcio e potássio ao final de quatro meses, resultando, portanto, num forte aumento da capacidade de troca catiônica (CTC) que é fortemente relacionada com a retenção e liberação de íons de nutrientes na solução do solo, disponibilizando-os para absorção pelo sistema radicular das plantas (APRILE, 2012). A adição de matéria orgânica aumentou especialmente a disponibilidade de cátions, e conseqüentemente, da capacidade de troca catiônica, o que levou a um aumento no pH. Nossos resultados mostraram uma alta correlação, já esperada, entre esse parâmetro e a quantidade de Ca e Mg no solo. A matéria orgânica age também como modificadora das características físicas, químicas e biológicas do solo (SCHMIDT et al., 2011), que além de facilitar a absorção de nutrientes pelas raízes da planta, promove a estabilidade dos agregados, aumento da capacidade de retenção e infiltração de água, tornando-a disponível para as plantas por mais tempo (PALM et al., 1997; KONONOVA, 2013; CYLE et al., 2016).

A adição crescente na quantidade de NPK mineral, além da adição de calcário resultou na segunda maior variação dos atributos químicos do solo. O eixo 2 da ACP foi positivamente correlacionada com o nitrogênio, o fósforo e cálcio. O aumento da quantidade de NPK resultou no aumento de nitrogênio e fósforo no solo, mas detectamos uma baixa variação na quantidade de potássio. Este elemento é mais móvel no solo, sendo influenciado, portanto, com a quantidade de água que infiltra no solo (BRADY & WEIL, 2013). Com a constante irrigação no viveiro, uma grande parte do potássio deve ter sido lixiviada para fora dos sacos de cultivo.

A adição de cálcio junto com a adição de NPK foi correlacionada também com o Eixo 2 da ACP. Os valores de pH variaram de 5.7 a 6.5 para os tratamentos sem adição de Ca, valores considerados moderadamente ácidos, e de 7.1 a 7.3 para os tratamentos com

adição de Ca, valores próximos ao neutro, o que possibilita uma alta atividade microbiana e a consequente liberação de nutrientes para absorção pelo sistema radicular das plantas (BAATH et al., 1995; BRADY & WEIL, 2010; KARKI et al., 2011; WANG et al., 2017).

A biomassa das plantas da maioria das espécies variou fortemente em resposta aos tratamentos de adubação. Quando se compara o desempenho da maioria das espécies, entre solos adubados com matéria orgânica em relação aos solos que receberam adição de nutrientes minerais (adubação química), as plantas cresceram duas a três vezes mais rápido quando cultivadas em solos que receberam matéria orgânica. No entanto, a biomassa das raízes variou menos entre os tratamentos evidenciando que a variação das partes aéreas das plantas foi responsável pela maior parte da variação da biomassa das plantas. As biomassas seca das duas espécies com menores taxas de crescimento relativo máximo (TCR_{max}), *H. courbaril* (JTB) e *I. laurina* (IGM), não responderam ao gradiente de fertilidade do solo, formado pelos diferentes tratamentos de adubação. A taxa de crescimento máximo foi fortemente e positivamente relacionada com o tamanho das sementes. Assim, os resultados deste estudo sugerem, portanto, que espécies de crescimento rápido, normalmente de sementes menores, parecem ser mais dependentes da disponibilidade nutrientes do solo (BARALOTO et al., 2005; KITAJIMA & POORTER, 2008; MÜLLER-LANDAU, 2010; PEREIRA et al., 2013).

Os resultados das regressões múltiplas ajustadas para cada espécie, entre a biomassa e os dois primeiros eixos da ACP, mostraram que das oito espécies estudadas, seis variaram sua biomassa em função dos parâmetros químicos do solo, mas apenas em relação ao eixo 1. Portanto, a biomassa total das plantas aumentou mais fortemente com o aumento da disponibilidade de Ca, Mg e K, apesar de que a variação de potássio disponível no solo tenha sido muito baixa (Tabela 3). Solos com baixa CTC limitam a obtenção de nutrientes pelas plantas (MOLLOY, 2007). A matéria orgânica (M.O.), além de contribuir com o aumento da CTC, melhora a estrutura do solo, dessa forma possibilitando maior infiltração e retenção de água (PALM et al., 1997; KONONOVA, 2013). Os íons Ca e Mg são altamente correlacionados com o aumento do pH do solo, consequentemente aumentando a CTC e as taxas de decomposição e mineralização da M.O. através da atividade microbiana (KARKI et al., 2011; FIGUEIREDO et al. 2016; WANG et al., 2017).

A espécie *H. courbaril* teve apenas uma tendência de alterar a sua biomassa em função dos diferentes tratamentos do solo após quatro meses, enquanto a biomassa das plantas de *I. laurina* não respondeu significativamente aos tratamentos. Essas duas

espécies apresentaram as menores taxas de crescimento (TCR_{max}) e as maiores massas de semente. Espécies com sementes maiores possuem maior quantidade de reservas em suas sementes, tornando-se inicialmente mais resistentes e menos dependente da disponibilidade de recursos do solo, o que pode aumentar as chances de sobrevivência em áreas com solos com baixa disponibilidade de nutrientes, o que seria comum em áreas degradadas (WRIGHT & WESTOBY, 1999; GREEN & JUNIPER, 2004; PEREIRA et al., 2013). A maior resistência a condições de estresse nas fases iniciais do desenvolvimento apresentado pelas espécies de maior massa de sementes está relacionada a estratégias mais conservativas, com menores taxas metabólicas da planta e crescimento mais lento, quando comparadas às espécies de estratégias mais aquisitivas (LEISHMAN et al., 2001; BARALOTO et al., 2005; METZ et al., 2010; PEREIRA et al., 2013; LARSON et al., 2015; SANTOS & FERREIRA, 2020). Por outro lado, o período de observação de apenas quatro meses pode ter sido insuficiente para se detectar uma possível influência do solo na biomassa seca dessas duas espécies, uma vez que as plantas, nessa fase do desenvolvimento podem ainda estar utilizando as reservas nutricionais presentes em suas sementes (GREEN & JUNIPER 2004, SORIANO et al., 2013), e por apresentarem uma taxa de crescimento bem mais baixa quando comparadas com as outras espécies. Um acompanhamento por um maior intervalo de tempo, o que seria possível apenas em campo, poderia esclarecer, se e quando, o crescimento destas plantas responderia à disponibilidade de nutrientes do solo.

Nenhuma espécie respondeu significativamente ao eixo 2 da ACP. O aumento na adição de NPK mineral resultou no aumento dos teores de nitrogênio e fósforo, elementos essenciais para o desenvolvimento das plantas. O nitrogênio é um importante componente de enzimas ligadas à fotossíntese e formação de ácidos nucleicos, já o fósforo é fortemente ligado ao desenvolvimento de raízes, desempenha importantes funções nas atividades enzimáticas e é constituinte de ácidos nucleicos e proteínas (AERTS & CHAPIN, 1999; TAKASHIMA et al., 2004). Assim, esperávamos que o crescimento das plantas respondesse positivamente ao aumento de nitrogênio e fósforo. No entanto, a variação na quantidade de nitrogênio, fósforo e cálcio resultante da adubação não foram suficientes para detectarmos alguma resposta no crescimento das plantas. Estas espécies provavelmente toleram quantidades de nitrogênio, fósforo e cálcio mais baixas do que as quantidades desses elementos resultantes da adubação. Menores disponibilidades de N, P e Ca são comuns nas florestas da região de ocorrência natural destas espécies, causadas principalmente, pela alta acidez presente em seus solos (SILVEIRA SARTORI SILVA

et al., 2019), que funciona como filtro ambiental, influenciando à distribuição de algumas espécies nessas florestas (CAMARGOS et al., 2008; VIANI et al., 2014; PAUL, 2014; LEHMANN & KLEBER, 2015)

A grande variação no crescimento das plantas em função dos atributos químicos do solo resultou em variações nas características funcionais foliares e de raízes. A área foliar variou positivamente com o aumento de biomassa para as espécies *H. americanus*, *C. glandulosa*, *P. nitens*, *E. febrifuga* e *H. courbaril*. Plantas maiores apresentaram folhas de maior área. Por outro lado, a área foliar específica (AFE) não variou com o aumento da biomassa, com exceção apenas de *H. americanos*, e uma tendência para *C. glandulosa* e *P. nitens*, da área foliar específica diminuir com o crescimento das plantas. Assim, para a maioria das plantas a área foliar aumenta com o crescimento, mas mantem a área foliar específica relativamente constante. A área foliar específica está relacionada com a eficiência na capacidade fotossintética (POORTER, 2001; ROZENDAAL et al., 2006; VIOLLE, 2007; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013). Com o aumento da área foliar e mantendo relativamente constante a área foliar específica, essas plantas podem aumentar a taxa de captação de luz e incorporação de carbono durante a fase inicial do seu desenvolvimento.

O conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), não variou significativamente em função da biomassa para nenhuma das espécies estudadas. No entanto, a variação de tamanho no período de quatro meses, pode ter sido insuficiente para constatar alterações no CMSF das espécies. Alguns estudos mostraram uma relação positiva do CMSF em função de tamanho, dentro de uma mesma espécie (THOMAS & WINNER, 2002; ROZENDAAL et al., 2006; LIU et al., 2010). Esses estudos relacionaram esta relação com a evolução de espécies arbóreas em florestas, onde indivíduos maiores tinham acesso mais fácil a luz, e podiam priorizar o investimento em matéria seca para resistir a danos por dessecação e herbivoria ao invés de investir em maior eficiência fotossintética.

A fração de massa de raiz (FMR), variou de forma significativa, e negativa, em função da biomassa para todas as espécies. Resultados semelhantes foram encontrados em estudos que mostraram que plantas de menor tamanho, no início do desenvolvimento ou em solos de baixa fertilidade, o maior investimento em raízes, já que inicialmente a radícula é a primeira estrutura a insurgir da semente, pode permitir uma maior captação de água e nutrientes, além de uma melhor fixação no solo, o que aumentaria a resistência da planta às condições sazonais de escassez de água e de danos físicos como ventos e

chuvas fortes (MÜLLER et al., 2000; WEINER, 2004; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017).

Em nossos resultados, encontramos que as espécies podem diferir em sua capacidade de ajustar o crescimento em resposta à alguns parâmetros do solo, o que pode estar relacionado com a estratégia geral de obtenção de recursos pela planta. Espécies com estratégia mais conservativa, que geralmente possuem maior massa de semente, são menos plásticas à limitação de recursos do solo quando comparadas as espécies com estratégia mais aquisitiva (GRASSEIN et al., 2010; FRESCHET et al., 2013; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017). Também encontramos plasticidade na alocação de recursos para formação estruturas de parte aérea e raiz em função da variação de biomassa dentro das espécies. Sendo assim, considerando que a variação dos parâmetros do solo exerce forte influência na taxa de crescimento das espécies, encontramos uma relação indireta dos atributos do solo na plasticidade fenotípica intraespecífica das plantas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo mostrou que os nutrientes limitantes para o crescimento das plantas da maioria das espécies foram mais relacionados aos processos de decomposição da matéria orgânica e o consequente aumento da CTC, que melhoram a retenção de água e disponibilidade nutrientes no solo, e a absorção dos mesmos pelas raízes das plantas. Em áreas degradadas, devido a perda da cobertura vegetal nativa, a entrada de matéria orgânica é inferior à sua taxa de decomposição, causando desestruturação do solo e perda de nutrientes através da lixiviação. Desta forma, no plantio de mudas em solos mais degradados, com baixa quantidade de matéria orgânica, apenas a adubação química pode não ser suficiente para garantir um crescimento desejável para espécies arbóreas, especialmente as espécies de crescimento mais rápido, de estratégia mais aquisitiva. Baixos níveis de matéria orgânica diminuem a capacidade de retenção e troca de nutrientes e água, além de aumentar as taxas de perda através da intensificação do processo de lixiviação.

No entanto, este estudo comparou características de mudas cultivadas em condições controladas de viveiro, com irrigação adequada e sem limitação de luz. Em áreas degradadas a vegetação arbórea pode ter sido totalmente suprimida ou existir grandes clareiras, então, a limitação por luz deve ser improvável, mas a restrição de água pode alterar os resultados encontrados nesse estudo, aumentando ou diminuindo as

diferenças no crescimento e na variação do crescimento das plantas dentro das espécies em função da adição de nutrientes minerais ou de matéria orgânica no solo. Considerando que a matéria orgânica melhora a estrutura do solo, e conseqüentemente sua capacidade de retenção de água, é possível que em condições de campo o efeito positivo da adição de matéria orgânica seja intensificado quando comparado a adubação mineral. Para isso, estudos futuros devem examinar se essas hipóteses se aplicam em condições de campo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AERTS, R.; CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research**, 30: 1-67. 1999.

ANDRADE, B. O. et al. Intraspecific trait variation and allocation strategies of calcareous grassland species: results from a restoration experiment. **basic and applied Ecology**, v. 15, n. 7, p. 590-598, 2014.

APRILE, F.; LORANDI, R. Evaluation of cation exchange capacity (CEC) in tropical soils using four different analytical methods. **Journal of Agricultural science**, v. 4, n. 6, p. 278, 2012.

BAATH, E. et al. Microbial community structure and ph response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 27, n. 2, p. 229-240, 1995.

BARALOTO, C.; FORGET, P. M.; GOLDBERG, D. Seed mass, seedling size and Neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 6, p. 1156-1166, 2005.

BARBOSA, L. M., SHIRASUNA, R. T., LIMA, F. D., & ORTIZ, P. R. T. Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo. **Restauração ecológica: novos rumos e perspectivas**. São Paulo: Instituto de Botânica, 303. 2015.

BRADY, N. C.; WEIL, Ray R.; BRADY, N. C. **Elements of the nature and properties of soils**. 2010.

BROUWER, R. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. In: **Jaarb Inst Biol Scheikd Onderzoek (IBS)**, pp. 31-39, 1963.

CAMARGOS, V.L.; SILVA, A.F.; MEIRA-NETO, J.A.A.; MARTINS, S.V. Influência de fatores edáficos sobre variações florísticas na Floresta Estacional Semidecídica no entorno da Lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, 22(1): 75-84, 2008.

CHATURVEDI, R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. **Journal of Plant Ecology**, v. 7, n. 6, p. 544-558, 2014.

- CHEN, W. et al. A morfologia da raiz e as simbioses micorrízicas, juntas, moldam as estratégias de forrageamento de nutrientes em árvores temperadas. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 113, n. 31, pág. 8741-8746, 2016.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. a Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.
- CYLE, K. T. et al. Substrate quality influences organic matter accumulation in the soil silt and clay fraction. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 103, p. 138-148, 2016.
- DONOVAN, L. A.; MAHERALI, H.; CARUSO, C. M.; HUBER, H.; KROON, H. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, 26: 88-95. 2011.
- EISSENSTAT, D. M. et al. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. **New Phytologist**, v. 208, n. 1, p. 114-124, 2015.
- FIGUEIREDO, V.; ENRICH-PRAST, A.; RÜTTING, T. Soil organic matter content controls gross nitrogen dynamics and N₂O production in riparian and upland boreal soil. **European Journal of Soil Science**, v. 67, n. 6, p. 782-791, 2016.
- FRANCHE, C.; LINDSTRÖM, K.; ELMERICH, C. Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. **Plant and soil**, v. 321, n. 1, p. 35-59, 2009.
- FRESCHET, G. T. et al. Allocation, morphology, physiology, architecture: The multiple facets of plant above-and below-ground responses to resource stress. **New Phytologist**, v. 219, n. 4, p. 1338-1352, 2018.
- FRESCHET, G. T. et al. Plasticity in above-and belowground resource acquisition traits in response to single and multiple environmental factors in three tree species. **Ecology and evolution**, v. 3, n. 4, p. 1065-1078, 2013.
- FRESCHET, G. T.; SWART, E. M.; CORNELISSEN, Johannes HC. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above-and below-ground resources: Key roles of specific leaf area and root mass fraction. **New Phytologist**, v. 206, n. 4, p. 1247-1260, 2015.
- FRESCHET, G. T.; ROUMET, C. Amostragem de raízes para capturar as funções da planta e do solo. **Ecologia Funcional**, v. 31, n. 8, pág. 1506-1518, 2017.
- FUJITA, Y; VAN BODEGOM, P. M.; WITTE, J. M. Relationships between nutrient-related plant traits and combinations of soil n and p fertility measures. **Plos One**, v. 8, n. 12, p. e83735, 2013.
- GRASSEIN, F.; TILL-BOTTRAUD, I.; LAVOREL, S. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. **Annals of botany**, v. 106, n. 4, p. 637-645, 2010.
- GREEN, PETER T; JUNIPER, PETER A. Seed–seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass related patterns of resource allocation and the ‘reserve effect’. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 3, p. 397-408, 2004.
- HUANTE, P.; RINCÓN, E.; ACOSTA, I. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology**, p. 849-858, 1995.

JAGER, M. M. et al. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 2, p. 374-385, 2015.

KARKI, U; GOODMAN, M. Short term soil quality response to forage species and ph. **Grass and Forage Science**, v. 66, n. 2, p. 290-299, 2011.

KICHENIN, E. et al. Contrasting effects of plant inter and intraspecific variation on community level trait measures along an environmental gradient. **Functional Ecology**, v. 27, n. 5, p. 1254-1261, 2013.

KITAJIMA, K., & POORTER, L. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. In: Carson, W.P., Schnitzer S.A. (eds), *Tropical forest community ecology*. UK: Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 160–181, 2008.

KONONOVA, M. M. et al. Soil organic matter, its nature, its role in soil formation and in soil fertility. **Soil organic matter, its nature, its role in soil formation and in soil fertility**, 1961.

KONONOVA, M. M. **Soil organic matter: its nature, its role in soil formation and in soil fertility**. Elsevier, 2013.

KRAMER-WALTER, K. R.; LAUGHLIN, D. C. Root nutrient concentration and biomass allocation are more plastic than morphological traits in response to nutrient limitation. **Plant and Soil**, v. 416, n. 1, p. 539-550, 2017.

LARSON, J E. et al. Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 1, p. 199-209, 2015.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 3rd ed. Elsevier. 2012.

LEHMANN, J.; KLEBER, M. The contentious nature of soil organic matter. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 60-68, 2015.

LEISHMAN, M. R.; WRIGHT, I. J.; MOLES, A. T.; WESTOBY, M. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner, M. (ed) **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford: CAB International, p. 31–57, 2001.

LIU, B. et al. Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. **New Phytologist**, v. 208, n. 1, p. 125-136, 2015.

LIU, F.; YANG, W.; WANG, Z.; XU, Z.; LIU, H.; ZHANG, M.; LIU, Y.; AN, S.; SUN, S. Plant size effects on the relationships among specific leaf area, leaf nutrient content, and photosynthetic capacity in tropical woody species. **Acta Oecologica**, 36: 149-159. 2010.

LÜ, X. et al. Plasticity in leaf and stem nutrient resorption proficiency potentially reinforces plant–soil feedbacks and microscale heterogeneity in a semi-arid grassland. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 144-150, 2012.

LUSK, C. H. et al. Why are evergreen leaves so contrary about shade? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 6, p. 299-303, 2008.

METZ, J., LIANCOURT, P., KIGEL, J., HAREL, D., STERNBERG, M., TIELBÖRGER, K. Plant survival in relation to seed size along environmental gradients:

a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. **Journal of Ecology**, 98, 697-704. 2010.

MOLLOY, L. **The Chemical nature of soils**. 2007.

MÜLLER, I.; SCHMID, B.; WEINER, J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 3: 115–127. 2000.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693-714, 2010.

PALM, C. A.; MYERS, R. J. K.; NANDWA, S. M. Combined Use of Organic and Inorganic Nutrient Sources for Soil Fertility Maintenance and Replenishment. In: Buresh, R. J.; Sanchez, P. A.; Calhoun, F. (eds). **Replenishing Soil Fertility in Africa**. Madison: American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, p. 193-217. 1997.

PAUL, Eldor (Ed.). **Soil microbiology, ecology and biochemistry**. Academic press, 2014.

PEREIRA, S. R.; LAURA, V. A.; SOUZA, A. L. T. Establishment of Fabaceae Tree Species in a Tropical Pasture: Influence of Seed Size and Weeding Methods. **Restoration Ecology**, 21(1): 67–74, 2013.

PEREIRA, S. R.; LAURA, V. A.; SOUZA, A. L. T. Establishment of Fabaceae Tree Species in a Tropical Pasture: Influence of Seed Size and Weeding Methods. **Restoration Ecology**, 21(1): 67–74, 2013.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M. S.; CORNWELL, W. K.; CRAINE, J. M.; GURVICH, E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, J.; REICH, P. B.; POORTER, L.; WRIGHT, J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J. G.; DE VOSF, A. C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J. G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H. D.; TERSTEEGE, H.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; SACK, L.; BLONDER, B.; POSCHLOD, P.; VAIERETTI, M. V.; 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 (3): 167-234, 2013.

POORTER, H. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30-50, 2012.

POORTER, H. et al. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New phytologist**, v. 182, n. 3, p. 565-588, 2009.

POORTER, H.; N., OSCAR. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, co2, nutrients and water: a quantitative review. **Functional Plant Biology**, v. 27, n. 12, p. 1191-1191, 2000.

REICH, P. B. The World-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

ROLIM, G. D. S., CAMARGO, M. B. P. D., LANIA, D. G., & MORAES, J. F. L. D. Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na

- determinação de zonas agroclimáticas para o estado de São Paulo. **Bragantia**, 66(4), 711-720. 2007.
- ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V.H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, 20: 207-216. 2006.
- RUEDEN, C. T.; SCHINDELIN, J. & HINER, M. C. ET AL. "ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data", *BMC Bioinformatics* 18:529, PMID 29187165, doi:10.1186/s12859-017-1934-z (on Google Scholar). 2017.
- SANTOS, V. A. H. F., & FERREIRA, M. J. Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. **Forest Ecology and Management**, 460, 117900. 2020.
- SCHMIDT, M., Wi et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. **Nature**, v. 478, n. 7367, p. 49-56, 2011.
- SILVEIRA SARTORI SILVA, M. R.; CASTRO, A. P. DE; KRÜGER, R. H.; BUSTAMANTE, M. Soil bacterial communities in the Brazilian Cerrado: Response to vegetation type and management. **Acta Oecologica**, Paris, v. 100, oct. 2019.
- SOARES, J.J.; SILVA, D.W.; LIMA, M. I. S. 2003. Current state and projection of the probable original vegetation of the São Carlos region of São Paulo state, **Brazil. Brazilian Journal of Biology**, 63: 527-536. 2003.
- SORIANO, D.; HUANTE, P. BUEN, A.G.; OROZCO-SEGOVIA, A. Seed reserve translocation and early seedling growth of eight tree species in a tropical deciduous forest in Mexico. **Plant Ecology**, v. 214, n. 11, p. 1361-1375, 2013.
- SOUZA JUNIOR, C. N., & BRANCALION, P. H. **Sementes & mudas: guia para propagação de árvores brasileiras**. Oficina de Textos. 2016.
- Systat for Windows version 13.0. Systat Software, Inc. San Jose, California, 2012.
- TAKASHIMA, T.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. **Plant, Cell and Environment**, 27: 1047–1054. 2004.
- THOMAS, S. C.; WINNER, W. E. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. **Tree Physiology**, 22: 117-127. 2002.
- VERMEULEN, P. J. et al. Height convergence in response to neighbour growth: genotypic differences in the stoloniferous plant *Potentilla reptans*. **New Phytologist**, v. 177, n. 3, p. 688-697, 2008.
- VIANI, R. A. et al. Soil ph accounts for differences in species distribution and leaf nutrient concentrations of Brazilian woodland savannah and seasonally dry forest species. Perspectives in plant ecology, **Evolution and Systematics**, v. 16, n. 2, p. 64-74, 2014.
- VIOLLE, C. et al. Competition, traits and resource depletion in plant communities. **Oecologia**, v. 160, n. 4, p. 747-755, 2009.
- VIOLLE, C.; NAVAS, M.L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I., et al. Let the concept of trait be functional. **Oikos** 116:882–892. 2007.

WANG, R et al. Microbial community composition is related to soil biological and chemical properties and bacterial wilt outbreak. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1-10, 2017.

WEINER, J. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 6 (4): 207-215. 2004.

WRIGHT, I. J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D. D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J. H. C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P. K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B. B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J. J.; NAVAS, M.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTE, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V. I.; ROUMET, C.; THOMAS, S. C.; TJOELKER, M. G.; VENEKLAAS, E. J.; VILLAR, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 498: 821-827. 2004.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 1, p. 85-97, 1999.

WRIGHT, S. D.; MCCONNAUGHAY, K. D. M. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. **Plant Species Biology**, 17: 119–131. 2002.

YANG, J., CAO, M., & SWENSON, N. G. Why functional traits do not predict tree demographic rates. **Trends in ecology & evolution**, 33(5), 326-336. 2018.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo foi estruturado em dois capítulos diferentes, porém interligados por um objetivo em comum, investigar a variação interespecífica e intraespecífica de características funcionais de espécies arbóreas nativas de florestas tropicais. O interesse por esse tema surgiu pela urgente necessidade de restaurar ecossistemas florestais degradados, sendo o século XXI considerado o século da restauração florestal.

O uso de categorias sucessionais pioneira e não-pioneira, para a simplificação da escolha de espécies que irá compor uma comunidade inicial em projetos de restauração, pode envolver uma grande diversidade, mas não garante o estabelecimento e crescimento das plantas em campo. Nossos resultados sugerem que essa classificação parece pouco eficiente, pois as espécies estão distribuídas dentro de um contínuo de crescimento rápido-lento. Sendo assim, a divisão das espécies em categorias torna difícil a previsão do crescimento das plantas ao longo do tempo, e conseqüentemente, do desenvolvimento da estrutura da floresta recém implantada, dada a complexidade das interações entre as espécies vegetais e as condições ambientais das áreas degradadas.

As relações entre as características funcionais e a performance das plantas variam fortemente entre os ecossistemas, uma vez que as interações bióticas e as condições abióticas, como as condições físicas e químicas do solo, podem explicar diferenças de performance dos indivíduos das espécies reintroduzidas, e conseqüentemente determinar a comunidade das florestas. Neste contexto, nossos resultados reforçam que o conhecimento das características funcionais das espécies arbóreas pode favorecer a seleção de espécies em projetos de restauração, pois pode melhorar as previsões acerca do desempenho das plantas quando reintroduzidas em áreas degradadas sob diferentes condições de solo. Entretanto, a maioria dos estudos sobre características funcionais utilizam valores médios de diferentes espécies que crescem em diferentes condições ambientais, mas as informações sobre as características funcionais das plantas em estágio de mudas são escassas, que é justamente a fase mais vulnerável às restrições ambientais. Nossos resultados descreveram as características funcionais de diferentes partes das plantas em estágio de mudas e como os atributos funcionais podem influenciar o crescimento das plantas ao longo do primeiro ano após o plantio. Outro diferencial desse estudo, foi a investigação de 30 espécies arbóreas tropicais, a maioria dos estudos sobre características funcionais utilizam quantidades bem menores de espécies, e em sua maioria herbáceas ou gramíneas de regiões temperadas.

Espécies de crescimento rápido, geralmente possuem valores baixos de massa de semente, maior área foliar específica e investem inicialmente na formação de raízes. Essas espécies estão associadas a estratégias aquisitivas na obtenção de recursos e são inicialmente dependentes do solo. Espécies com maior massa de semente, maior conteúdo de matéria seca foliar e inicialmente menor alocação de recursos para formação de raízes foram relacionadas com menores taxas de crescimento inicial com estratégia conservativa na utilização de recursos. Este estudo mostrou que espécies com maior taxa de crescimento foram as mais plásticas em relação a biomassa total e portando mais sensíveis aos parâmetros químicos do solo, especialmente a matéria orgânica. Como o desmatamento de florestas e a implantação de sistemas agrícolas comumente resulta na degradação dos solos com perda de fertilidade e baixas quantidades de matéria orgânica, a reintrodução de espécies de estratégias intermediárias a aquisitivas pode requerer um manejo prévio de adubação para garantir o estabelecimento e crescimento destas plantas.

O entendimento das características funcionais, e sua relação com o desempenho das plantas em diferentes condições ambientais, pode auxiliar a seleção da composição de espécies e planejamento das ações em projetos de restauração. Desta forma, este conhecimento, aliado com a caracterização e manejo das condições do solo, auxilia na escolha de espécies com atributos funcionais mais adequados para superar os filtros ambientais existentes no local, consequentemente aumentando as chances de sobrevivência e crescimento das plantas reintroduzidas. Além disso, compreender a magnitude da plasticidade fenotípica das espécies em resposta as diferenças no ambiente é importante em pesquisas ecológicas, uma vez que o ambiente pode afetar fortemente os valores de características medidas. Sendo assim, o uso de valores médios globais de características funcionais das espécies, sem considerar as condições ambientais específicas e o estágio de desenvolvimento dos indivíduos (tamanho das plantas) pode ser particularmente crítico. A ascensão de estudos que analisam características funcionais das espécies em escala local e regional facilitam testar teorias de montagem das comunidades e função do ecossistema, contribuindo para melhoria dos projetos de restauração florestal.