

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

CAROLINE PARDI VICENTE

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS
NA ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E DE CARACTERÍSTICAS
FUNCIONAIS FOLIARES EM RESPOSTA A DIFERENTES
CONDIÇÕES AMBIENTAIS

SÃO CARLOS -SP
2022

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

CAROLINE PARDI VICENTE

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS
NA ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E DE CARACTERÍSTICAS
FUNCIONAIS FOLIARES EM RESPOSTA A DIFERENTES
CONDIÇÕES AMBIENTAIS

Dissertação 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 Mestre em Ciências Ambientais.

Orientadora: Prof^{ta} Dr^a Andréa Lucia Teixeira de Souza.

SÃO CARLOS -SP
2022

Vicente, Caroline Pardi

Plasticidade fenotípica de quatro espécies arbóreas na alocação de biomassa e de características funcionais foliares em resposta a diferentes condições ambientais / Caroline Pardi Vicente -- 2022.
45f.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de São Carlos, campus São Carlos, São Carlos
Orientador (a): Andréa Lucia Teixeira de Souza
Banca Examinadora: Alessandra dos Santos Penha, Mara Angelina Galvão Magenta
Bibliografia

1. Ecologia. 2. Plasticidade fenotípica. 3. Características funcionais. I. Vicente, Caroline Pardi. 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 Dissertação de Mestrado da candidata Caroline Pardi Vicente, realizada em 01/07/2022.

Comissão Julgadora:

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

Profa. Dra. Alessandra dos Santos Penha (UFSCar)

Profa. Dra. Mara Angelina Galvão Magenta (UNISANTA)

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

AGRADECIMENTO

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

Agradeço a Deus pelo dom da vida, pela saúde e força para superar as dificuldades e por ter me proporcionado oportunidades de chegar até aqui e conhecer as pessoas que conheci no caminho.

À minha família por me apoiar e por tudo o que eles fizeram por mim. Agradeço por todos serem tão presentes e necessários, tornando-se os melhores exemplos de vida que eu poderia ter, por terem me ensinado caráter, respeito e gratidão. Obrigada por serem minha luz nos momentos de indecisões.

Ao meu companheiro de jornada, Thales, que sempre esteve ao meu lado, me alegrando, protegendo e principalmente me apoiando nos momentos mais difíceis.

À Universidade Federal de São Carlos e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCAm) pela oportunidade de realizar o mestrado e usar as instalações da Secretaria de Gestão Ambiental e Sustentabilidade (SGAS) e do Departamento de Ciências Ambientais (DCAm).

Aos meus colegas do grupo de pesquisa Gustavo Galetti, Pedro Henrique de Godoy Fernandes, Macus Vinicius Nakasato e Prof. Dr. Marcel Tanaka por me ajudarem na montagem do experimento e às minhas colegas Rhauani Silva Costa e Yasmim Carolina Lopes de Oliveira que auxiliaram na coleta de dados e estavam lá pra me apoiar nos momentos difíceis da pós.

À minha orientadora Profa. Dra. Andréa Lúcia Teixeira de Souza, sem a qual nada seria possível. Agradeço por ser um exemplo de pessoa e profissional, me ensinando muito mais do que a parte técnica, mas a ser uma pessoa melhor. Obrigada por sempre se dispor a me ajudar para realizar um trabalho de qualidade.

Aos meus amigos, presenciais e virtuais, pela paciência, pelo companheirismo e amizade nestes últimos tempos. Agradeço por todos que me acompanharam nesse processo, que me ajudaram com palavras de afetos e que torceram por mim. Em especial quero agradecer à minha grande amiga Luana, pois sem ela minha vida seria muito sem graça.

E agradeço a todos que direta ou indiretamente fizeram parte da minha formação.

“Estudar é o maior ato de rebeldia em
um Estado que te quer ignorante”

Autor desconhecido

RESUMO

Vicente, C. P. – Plasticidade fenotípica de quatro espécies arbóreas na alocação de biomassa e de características funcionais foliares em resposta a diferentes condições ambientais. 2022 – 45p: Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de São Carlos, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, São Carlos – 2022.

A degradação de florestas é caracterizada pela perda de produção de biomassa, de resiliência e de resistência do ecossistema. O nível de degradação destes ecossistemas varia muito entre áreas degradadas gerando uma grande variabilidade nas condições ambientais, o que compromete a previsibilidade com relação à sobrevivência e a velocidade de crescimento de plantas reintroduzidas em projetos de restauração florestal. Várias espécies de plantas têm ampla distribuição geográfica e podem ocorrer em locais com diferentes condições ambientais acima e abaixo do solo. As características morfológicas e fisiológicas das plantas, que são relacionadas com o uso e conservação de recursos, podem variar com diferentes condições abióticas e disponibilidade de recursos. Este estudo avaliou experimentalmente o efeito da fertilidade do solo e da disponibilidade de luz em condições de viveiro e de campo na alocação da biomassa entre partes aéreas (folhas e ramos) e partes radiculares (raízes grossas e finas) e de seis características funcionais das plantas: área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca foliar, espessura foliar, fração da massa de raízes e taxa de crescimento relativo, após os quatro primeiros meses a partir do plantio. Selecionamos quatro espécies arbóreas comumente usadas em restauração florestal, sendo elas *Colubrina glandulosa* Perkins (Rhamnaceae), *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae), *Myroxylon peruiferum* L. f. e *Pterogyne nitens* Tul. (as três, Fabaceae). No viveiro, avaliamos o efeito da adubação em três níveis: adição de baixa e alta quantidades de nutrientes minerais (NPK), composto por nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K), ou adição de matéria orgânica no solo, todos os tratamentos de adubação foram conduzidos a pleno sol e a 75% de sombreamento para avaliar o efeito da luminosidade em conjunto com o efeito da adubação. Avaliamos também a resposta destas plantas quando introduzidas em campo, em uma área desmatada adjacente a um fragmento de floresta ripária, mas com alta fertilidade. A adição do adubo mineral NPK no solo dos sacos resultou em maiores valores de P e K, mas não de N, a adição de matéria orgânica resultou em maiores valores de capacidade de troca catiônica, saturação de bases pH e N no solo. Em todas as espécies, as plantas alcançaram maior biomassa no viveiro sob alta intensidade luminosa (a pleno sol) e menor biomassa no campo. De maneira geral, as plantas tenderam a alocar menor quantidade de biomassa para folhas e maior para raízes finas quando cultivadas a pleno sol. As características funcionais das plantas das quatro espécies responderam de forma similar às diferentes condições de luz, de

disponibilidade de nutrientes e ao campo. A disponibilidade de luz influenciou fortemente os atributos funcionais de todas as espécies, sendo que plantas cultivadas na sombra apresentaram maiores valores de área foliar específica e menores valores de conteúdo de matéria seca foliar e espessura das folhas, produzindo assim folhas mais macias e finas. No campo, as plantas tenderam a produzir folhas de menor área, o que pode ter sido uma resposta ao estresse hídrico. Assim, os resultados mostraram que dentro de uma mesma espécie, as plantas são capazes de se ajustarem às condições de baixa luminosidade formando folhas mais eficientes na interceptação de luz, características mais associadas à estratégia mais aquisitiva, dentro do modelo do espectro de economia foliar, e quando cultivadas a pleno sol as plantas tenderam a produzir folhas mais duras e espessas, e, portanto, de maior duração o que é característico de estratégias mais conservativas. O tipo de adubação não influenciou, ou influenciou muito pouco, a produção de biomassa e os atributos funcionais das plantas. As plantas no campo tenderam a desenvolver folhas de menor área, provavelmente como estratégia de diminuir os efeitos de estresse hídrico devido à longa estiagem que ocorreu ao longo do período do experimento. Este estudo mostrou que todas as espécies são bastante plásticas e que responderam de forma similar à disponibilidade de luz e de água, mas que a variação nos atributos funcionais em resposta às condições ambientais não foi suficiente para compensar os extremos de déficit hídrico e de luminosidade. Assim, os atributos funcionais podem refletir as diferentes condições de disponibilidade de recursos acima e abaixo do solo de áreas degradadas, e o estudo da plasticidade fenotípica das plantas pode auxiliar no entendimento das trajetórias das comunidades vegetais, através de uma maior previsibilidade da produção de biomassa, e de estratégias de manejo em projetos de restauração florestal.

Palavras-chave: Fertilidade de solo, Luminosidade, Crescimento de plantas.

ABSTRACT

Forest degradation is characterized by the loss of biomass production, resilience, and resistance of the ecosystem. The level of degradation of these ecosystems varies greatly between degraded areas, generating a great variability in environmental conditions, which compromises the predictability regarding the survival and growth speed of plants reintroduced in forest restoration projects. Several plant species have a wide geographic distribution and can occur in places with different environmental conditions above and below the ground. The morphological and physiological characteristics of plants, which are related to resource use and conservation, may vary with different abiotic conditions and resource availability. This study experimentally evaluated the effect of soil fertility and light availability under nursery and field conditions on the allocation of biomass between aerial parts (leaves and branches), root parts (thick and thin roots) and six functional characteristics of plants: leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf thickness, root mass fraction and relative growth rate, after the first four months of planting. We selected four tree species commonly used in forest restoration, namely *Colubrina glandulosa* Perkins (Rhamnaceae), *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae), *Myroxylon peruiferum* L. f. e *Pterogyne nitens* Tul. (as trêš, Fabaceae). In the nursery, we evaluated the effect of fertilization at three levels: the addition of low or high amounts of mineral nutrients (NPK), composed of nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K), and the addition of organic matter to the soil. All fertilization treatments were carried out in full sun and in 75% shading conditions to evaluate the effect of light in conjunction with the effect of fertilization. We also evaluated the response of these plants when introduced in the field, in a deforested area adjacent to a fragment of remaining riparian forest, but with high fertility. The addition of NPK mineral fertilizer in the soil of the bags resulted in higher values of P and K, but not of N, the addition of organic matter resulted in higher values of cation exchange capacity, saturation of pH and N bases in the soil. In all species, plants reached higher biomass in the nursery under high light intensity (full sun) and lower biomass in the field. In general, plants tended to allocate more biomass to leaves and less to fine roots when grown in full sun. The functional characteristics of the plants of the four species responded similarly to different conditions of light, nutrient availability and the field. Light availability strongly influenced the functional attributes of all species, with plants grown in shade showing higher values of specific leaf area and lower values of leaf dry matter content and leaf thickness, thus producing softer and thinner leaves. In the field, plants tended to produce smaller leaves, which may have been a response to water stress. Our results showed that within the same species, plants are able to adjust to low light conditions, forming leaves that are more efficient in light interception, characteristics associated

with a more acquisitive strategy, within the foliar economy spectrum model, and when grown in full sun, the plants tended to produce harder and thicker leaves, and therefore longer lasting, which is characteristic of more conservative strategies. The type of fertilization had a little or neglectable effect on the biomass production and the functional attributes of the plants. Plants in the field tended developing leaves with a smaller area, probably as a strategy to reduce the effects of water stress due to the long drought that occurred throughout the time of the experiment. This study demonstrated that all species are quite plastic and that they responded similarly to the availability of light and water, but that the variation in functional attributes in response to environmental conditions was not enough to compensate for the extremes of water and light deficit. Therefore, the functional attributes may reflect the different conditions of resource availability above and below the ground in degraded areas, and the study of the phenotypic plasticity of plants may help to understand the trajectories of plant communities, through greater predictability of biomass production and management strategies in forest restoration projects.

Keywords: Soil fertility, Luminosity, Plant growth.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	12
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	14
2.1. Estudo das espécies.....	14
2.2. Área de estudo.....	16
2.3. Delineamento experimental.....	16
2.4. Atributos químicos do solo.....	21
2.5. Análise dos dados.....	21
3. RESULTADOS.....	22
3.1. Atributos do solo.....	22
3.2. Alocação de biomassa entre as diferentes partes das plantas.....	24
3.3. Biomassa e características funcionais.....	25
3.4. Plasticidade fenotípica.....	30
4. DISCUSSÃO.....	32
4.1. Alocação de biomassa.....	33
4.2. Variação na biomassa e nas características funcionais.....	35
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	37
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39
ANEXO 1- Análise de variâncias dos atributos químicos do solo.....	44
ANEXO 2- Alocação de biomassa seca.....	45

1. INTRODUÇÃO

Degradação de um ecossistema é definida como perda da capacidade de produção de biomassa e de recuperação natural após a área sofrer distúrbios, esgotando recursos ou alterando suas características estruturais (RUBIRA, 2016). A degradação de um ecossistema terrestre frequentemente gera erosão, aumenta a perda de nutrientes e deteriora grandes áreas de importância ecológica, além de alterar a entrada de luminosidade no ambiente (PERON & EVANGELISTA, 2004; CHAZDON & URIARTE 2016).

Em caso de um processo de degradação menos intenso, a regeneração natural é possível sem interferência, porém, em ecossistemas mais alterados, a recuperação seria tão lenta que se torna necessária a intervenção para iniciar ou acelerar o processo de recuperação do ecossistema e recompor a paisagem. Essa recuperação exige ações de reintrodução de espécies, portanto é importante compreender como as diferentes espécies respondem às condições do ambiente alterado, como solo e seus atributos, disponibilidade de água e luminosidade (HUANTE et. al, 1995; POORTER et al, 2009; FUJITA et al, 2013; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017).

As plantas ocupam diversos tipos de ecossistemas terrestres, sendo que sua distribuição depende dos filtros ambientais impostos pelas diferentes condições do meio, tanto acima como abaixo do solo. Para se adaptar a ambientes com diferentes recursos disponíveis, as plantas desenvolvem estratégias que variam entre aquisitiva e conservativa. O *modelo de espectro de economia foliar* propõe que espécies mais aquisitivas apresentam folhas com maior área foliar por unidade de massa, ou seja, ricas em nitrogênio e com maiores taxas fotossintéticas, o que resulta em maior produção primária e taxa de crescimento. Porém são folhas de menor custo e com curta durabilidade. No outro extremo do espectro de economia foliar, as espécies mais conservativas possuem folhas mais espessas e/ou com maior conteúdo de matéria seca, mais longevas, e, portanto, de maior gasto energético (WRIGHT et al, 2004; DONOVAN et al. 2011; REICH 2014). Por exemplo, plantas adaptadas às condições de baixa disponibilidade de água apresentam folhas mais rígidas e resistentes, principalmente para reduzir a evapotranspiração (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al. 2013; LARSON et al. 2015).

As características funcionais das plantas são definidas como atributos relacionados à morfologia, fenologia e fisiologia da planta e estão relacionadas à aquisição, uso e alocação de recursos entre diferentes partes da planta, e portanto, têm efeitos no crescimento, reprodução e sobrevivência (BENARD & TOFT 2007, VIOLLE et al. 2007, LARSON et al. 2015), o que pode variar com o estágio de desenvolvimento da planta e com as condições ambientais (HUANTE et al. 1995, WRIGHT & MCCONNAUGHAY; 2002, CHAZDON 2014, LAUGHLIN 2014; KRAMER-

WALTER & LAUGHLIN, 2017). Nesta perspectiva, vários estudos têm mostrado que as características funcionais variam muito entre espécies de plantas em resposta às condições ambientais, além de poderem variar entre plantas de uma mesma espécie, o que é definido como plasticidade fenotípica (FOROUGHBAKHCH et al. 2006; SANDEL et al. 2011; MARTÍNEZ et al. 2013; LARSON et al. 2015). A evolução desta capacidade, de alterar características fenotípicas para se ajustar às variações ambientais, permitiu a ampliação da distribuição geográfica das espécies, no entanto, a plasticidade fenotípica também varia muito entre as espécies (PRICE et al. 2003; ALBERT et al. 2011).

As características funcionais mais comumente associadas às condições ambientais são: a taxa de crescimento relativo (TCR), expressa por meio da variação no tamanho de uma planta em um determinado intervalo; a área foliar (AF); a área foliar específica (AFE), medida como a área foliar por unidade de massa foliar; o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), que é a razão entre a massa da folha seca e a massa da folha fresca; a espessura das folhas (EF), e a fração de massa da raiz (FMR), que é a razão entre a massa seca da raiz pela massa seca de toda a planta (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al, 2013; LAUGHLIN 2014). Há evidências de que plantas que crescem com limitações de recursos abaixo do solo aloquem maior biomassa para o sistema radicular, enquanto plantas que se desenvolvem em locais com poucos recursos acima do solo tendem a alocar maior biomassa para partes aéreas (HUANTE et al, 1995; WESTOBY et al, 2002; CORNELISSEN et al. 2003; GRASSEIN et al. 2010; JAGER et al. 2015;). Plantas que se desenvolvem em solos pouco férteis tendem a investir mais em seu sistema radicular, ou seja, aumentam a quantidade de biomassa alocada para as raízes, aumentando a eficiência na absorção de água e obtenção de nutrientes, tornando-as mais resilientes (BALTZER & THOMAS, 2007; GRASSEIN et al. 2010; KHAN et al. 2012; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN 2017, ZHAO et al, 2019). Assim, solos pobres em nutrientes tendem a gerar uma resposta cujos atributos funcionais tendem a ser mais conservativos, com folhas com maior Conteúdo de Matéria Seca Foliar (CMSF) e menor de área foliar por unidade de massa (AFE).

Por exemplo, em estratos inferiores de uma floresta, espécies arbóreas heliófitas podem sofrer estresse devido à baixa disponibilidade de luminosidade, não apenas devido às copas de árvores vizinhas, mas também devido às suas próprias folhas (KOHYAMA, 1991), o que pode acontecer em projetos de enriquecimento de espécies em áreas sob restauração. Plantas com limitação de luminosidade tendem a aumentar a alocação de biomassa para as folhas e, assim, aumentar a área foliar, otimizando a interceptação da luz (BALTZER & THOMAS, 2007; POORTER et al. 2012; KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017; ZHAO et al, 2019).

Vários estudos mostraram que a limitação de luz pode induzir mais fortemente mudanças

em atributos foliares como AFE, AF, CMSF e EF (VALLADARES et al, 2000; FRESCHE et al. 2015; YUAN et al. 2016), enquanto a limitação de nutrientes do solo pode induzir à maior alocação de biomassa para raízes ou aumentar o comprimento específico de raízes finas para aumentar a capacidade de obtenção de nutrientes (POORTER et al. 2012). Existem diversos estudos que descrevem as respostas das plantas à limitação de nutrientes no solo ou à luminosidade, entretanto, ainda há pouca informação sobre a influência da quantidade de recursos disponíveis abaixo e acima do solo em conjunto.

Este estudo avaliou experimentalmente os efeitos da fertilidade do solo e da disponibilidade de luz na alocação da biomassa e em seis características funcionais ao longo dos quatro primeiros meses do desenvolvimento das plantas de quatro espécies arbóreas comumente usada em projetos de restauração florestal. Avaliamos a biomassa seca (Biomassa), a alocação da biomassa em quatro partes da planta expressa através da fração de: raízes finas (FMRF); raízes grossas (FMRG); ramos e troncos (FMRT) e folhas (FMF), além das características funcionais: área foliar (AF), área foliar específica (AFE); conteúdo de massa seca foliar (CMSF); espessura da folha (EF); fração da massa de raízes (FMR) e taxa de crescimento relativo de partes aéreas (TCR). Esperávamos que: (1) plantas com menor disponibilidade de recursos abaixo do solo apresentassem maior quantidade de biomassa alocada para órgãos abaixo do solo; (2) plantas com menor disponibilidade de recursos acima do solo apresentassem maior quantidade de biomassa alocada para partes aéreas e produzissem folhas com maiores valores de AF, AFE; (3) a resposta no desenvolvimento das plantas e destas características das plantas quando introduzidas numa área degradada diferenciasse daquelas cultivadas em locais com condições controladas devido à diferenças na fertilidade do solo e da disponibilidade de água. Além disto, esperávamos que as espécies diferissem com relação à capacidade de ajustar a alocação da biomassa e nos atributos funcionais em resposta às diferentes condições ambientais.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 CARACTERIZAÇÃO DAS ESPÉCIES

Para a realização do experimento, foram selecionadas quatro espécies arbóreas de ampla distribuição com diferentes taxas de crescimento. A escolha das espécies listadas abaixo foi baseada na “Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo” (BARBOSA et. al 2017).

- *Colubrina glandulosa* Perkins (Rhamnaceae) – Conhecida popularmente como sobrasil, é uma árvore semicaducifólia, e de madeira densa. É considerada secundária inicial, com crescimento moderado, sendo frequentemente encontrada nas formações secundárias e capoeirões da Floresta Ombrófila Densa e em Floresta Estacional Semidecidual. As sementes têm aproximadamente 4 a 5 mm de comprimento por 3 a 4 mm de largura, chegando a 20,8 mg de massa fresca. Sua dispersão é autocórica, principalmente barocórica. Cresce em arenitos férteis, solos rasos ou profundos, ácidos e rochosos (CARVALHO, 2014).
- *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) – Jatobá, árvore semicaducifólia com madeira densa. É considerada secundária tardia ou clímax, com crescimento lento a moderado, sendo frequentemente encontrada em Floresta Estacional Semidecidual e em Floresta Ombrófila Densa. As sementes são ovaladas e possuem cerca de 2 cm de diâmetro, chegando a 5000 mg de massa fresca. Sua dispersão é autocórica e zoocórica. Cresce em solos seco ou com baixa fertilidade, sendo que em experimentos cresce melhor em solos férteis, com boa drenagem e textura variando de ranca a argilosa (CARVALHO, 2014).
- *Myroxylon peruiferum* L.f. (Fabaceae)– Cambreúva-vermelha- árvore decídua, possui madeira densa. É considerada como secundária tardia ou clímax, com crescimento lento, sendo frequentemente encontrada em Floresta Estacional Semidecidual Aluvial e Montana e na Floresta Ombrófila Densa. Suas sementes são sulcadas, rugosas e inseparáveis do fruto, chegando a 444 mg de massa fresca. Sua dispersão é anemocórica, sendo comum encontrar a maioria das sementes perto das árvores. Cresce em terreno pedregoso e encostas com solo de boa fertilidade (CARVALHO, 2014).
- *Pterogyne nitens* Tul. (Fabaceae)– Amendoim-bravo, árvore semicaducifólia que possui madeira moderadamente densa. Varia entre pioneira ou secundária tardia, com crescimento lento a moderado, sendo frequentemente encontrada em Floresta Estacional Semidecidual Submontana, na floresta Estacional Decidual e na Floresta Ombrófila Densa, mas pode ocorrer no Cerradão e no Cerrado. Suas sementes são elípticas a oval-elípticas, lisas e com cerca de 1 a 2 cm de comprimento, pesando em média a 95,2 mg. Sua dispersão é autocórica, principalmente barocórica, anemocórica e ictiocórica (pelo peixe-botoado). Cresce em solos de baixa fertilidade química, com textura desde arenosa até argilosa e em solos calcários (CARVALHO, 2014).

2.2 ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi conduzido na Universidade Federal de São Carlos – *campus* São Carlos-SP. O clima local é tropical de altitude (Cwa), na classificação Köppen, com clima quente e inverno seco. A temperatura média anual histórica é de 21,5°C, variando de 18,4°C no mês mais frio (julho) e 23,7°C no mês mais quente (fevereiro) (INMET, 2022). A pluviosidade média anual é de 1.404 mm (INMET, 2022). No período em que se conduziu o experimento, a temperatura foi semelhante às médias históricas, entretanto a precipitação foi mais alta nos meses de janeiro e fevereiro e muito mais baixa nos meses de março, abril e maio, indicando um déficit hídrico a partir de meados de março até a finalização do experimento ao final de junho (Figura 1). A altitude da região é de 855 m e o relevo suavemente ondulado. A declividade da área varia em torno de 8° (PAESE, 1997). A vegetação original é de floresta estacional semidecidual, mas foi suprimida há mais de cinco décadas e nas últimas duas décadas a área era usada para cultivo de plantas ornamentais e frutíferas. Nos últimos três anos, a área foi abandonada e foi dominada por *Urochloa decumbens* e *U. brizantha* (Poaceae) sofrendo cortes rasos quando a altura média de ambas as espécies de gramíneas atingia cerca de 20 cm.

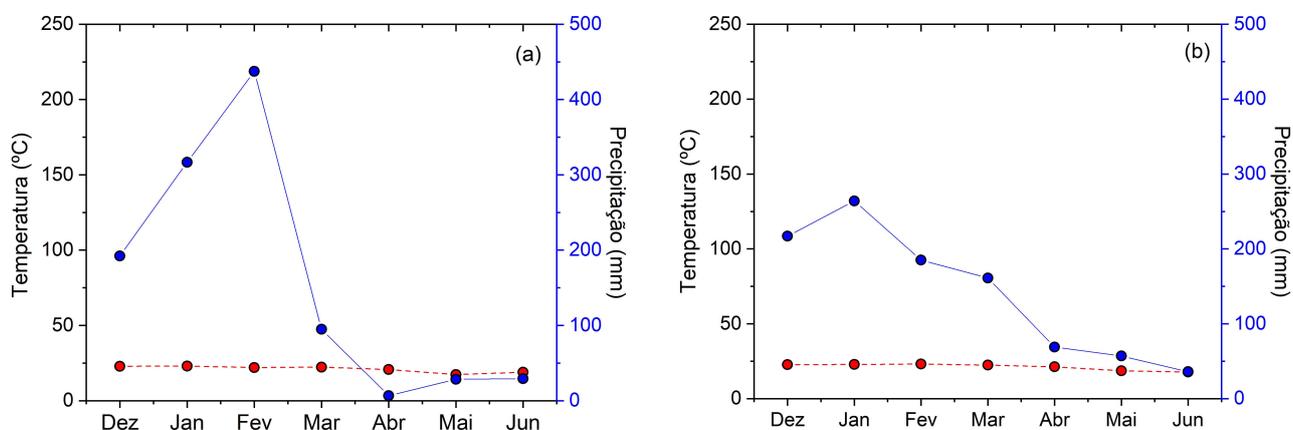


Figura 1 – Diagrama climático com valores de temperatura (laranja) e precipitação (azul) média da região do estudo em função do período do experimento (a) e histórico (b) (INMET, 2022).

2.3 DESENHO EXPERIMENTAL

O experimento foi conduzido para avaliar o efeito da adubação e da luminosidade no desenvolvimento inicial das plantas, portanto foi realizada uma análise fatorial. O fator adubação foi constituído de três níveis, sendo que dois deles consistiram na adição de adubo químico e o

terceiro nível de adição de matéria orgânica. Para avaliar o efeito da intensidade luminosa no desenvolvimento das plantas usou-se baixa e alta luminosidade. Simultaneamente, foi conduzido também um plantio das mudas em campo sem nenhum tipo de condição controlada.

Previamente ao início do experimento, as quatro espécies foram semeadas em setembro de 2019 e mantidas no viveiro do Departamento de Ciências Ambientais (DCAm) da Universidade Federal de São Carlos por quatro meses após a germinação anteriormente à sua transposição para a área experimental. Quando necessário, as sementes passaram por tratamento prévio de superação da dormência seguindo os procedimentos indicados em Souza Júnior & Brancalion (2016). As sementes de *H. courbaril* foram escarificadas com microrretífica, enquanto nas sementes de *P. nitens*, foram feitas punções no tegumento para quebra da testa. Dos frutos de *M. peruiiferum*, foram retiradas as asas para serem plantados diretamente no substrato e as sementes de *C. glandulosa* não passaram por qualquer tratamento pré-germinativo.

As sementes foram plantadas em tubetes de 290cm³ com substrato composto por turfa sphagno, vermiculita expandida, calcário dolomítico, gesso agrícola e vestígios de fertilizante NPK. Para cada espécie foram feitos pelo menos 90 tubetes. Plantaram-se duas sementes de *P. nitens*, de *C. glandulosa* ou de *M. peruiiferum* por tubete e, após a germinação, foi conduzida a repicagem das plantas emersas excedentes sempre que germinaram mais de um indivíduo. No caso da *H. courbaril*, por possuírem sementes maiores e com altas porcentagens de germinação, foi plantada apenas uma semente por tubete. As sementes foram plantadas em setembro de 2020 em viveiro a 75% de sombreamento, com irrigação por microaspersão de dois minutos cinco vezes ao dia. Após aproximadamente quatro meses, as plantas foram transplantadas para sacos plásticos de polietileno preto, de 15 cm de largura por 30 cm de altura e com capacidade de seis litros contendo um dos tratamentos “tipo de adubação”.

Em 21 de dezembro de 2019 foi realizado o transplante para os sacos para cultivo no viveiro, sendo oito mudas de cada espécie para cada tratamento, totaliz. Os sacos foram preenchidos com solo de aterro e adicionados três tipos de adubação: baixa quantidade de fertilizante químico, alta quantidade de fertilizante químico e adição de matéria orgânica. No tratamento com baixa quantidade de fertilizante químico, as plantas foram cultivadas em sacos com solo de aterro, nos quais adicionamos duas gramas por litro de Osmocote® Classic- NPK (9-15-8) nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K), totalizando 12g. por saco, enquanto que no tratamento com alta quantidade de fertilizante químico adicionou-se seis gramas de Osmocote® Classic- NPK (9-15-8) por litro de solo de aterro, sendo, portanto, 36g. por saco; no tratamento com adubação com matéria orgânica substituiu-se um quarto (¼) do volume do saco por fertilizante orgânico proveniente de restos de poda de árvores (1,5L por saco) mais 12 g. de fertilizante químico.

O fator “Luminosidade” foi composto de dois níveis: a pleno sol (Luz) e em viveiro coberto com sombrite a 75% (Sombra). Todos os tratamentos de adubação foram então replicados em ambos os níveis de luminosidade, sendo irrigados por microaspersão durante cinco minutos duas vezes ao dia, no início da manhã e ao final da tarde.

O plantio foi conduzido em uma área desmatada de 480m² adjacente a um fragmento de floresta estacional semidecidual ripária, a pleno sol. A área era utilizada para cultivo de plantas ornamentais e frutíferas, sendo que o solo apresenta alta fertilização química residual, dado o histórico de uso da área. As mudas foram transplantadas em 17 de dezembro de 2019, onde foram plantadas aleatoriamente dez mudas de cada espécie. Durante o período de monitoramento, foram feitos os controles mecânicos de gramíneas e de formigas cortadeiras. Assim, o experimento consistiu em sete níveis de tratamento conforme a Tabela 1.

Tabela 1: Tratamentos usados no experimento com seus respectivos códigos.

CÓDIGO	TRATAMENTO	DESCRIÇÃO
SB	Sombra com baixa quantidade de adubo químico	Adição de 12g. de adubo químico a 75% de sombreamento
SA	Sombra com alta quantidade de adubo químico	Adição de 36g. de adubo químico a 75% de sombreamento
SM	Sombra com adição de matéria orgânica	Substituição de ¼ do volume do saco por matéria orgânica e adição de 12g. de adubo químico a 75% de sombreamento
LB	Pleno sol com baixa quantidade de adubo químico	Adição de 12g. de adubo químico a pleno sol
LA	Pleno sol com alta quantidade de adubo químico	Adição de 36g. de adubo químico a pleno sol
LM	Pleno sol com adição de matéria orgânica	Substituição de ¼ do volume do saco por matéria orgânica e adição de 12g. de adubo químico a pleno sol
CP	Campo	Cultivo em campo

Aproximadamente cinco meses após o plantio dos tratamentos, todas as plantas foram medidas a altura, distância entre o solo e a gema apical com trena rígida e o diâmetro através de paquímetro digital. O índice de volume de tronco foi obtido através do quadrado do diâmetro multiplicado pela altura para a estimativa da Taxa de Crescimento Relativo (TCR) (KRAMER-WALTER & LAUGHLIN, 2017) (Tabela 2). Após as medidas as plantas foram coletadas para as

estimativas dos atributos funcionais: Taxa de Crescimento Relativo (TCR); Área Foliar (AF); Área Foliar Específica (AFE); Conteúdo de Matéria Seca Foliar (CMSF); Espessura Foliar (EF); e Fração da Massa Foliar (FMR). Estimou-se também a biomassa seca das plantas (Biomassa) (Tabela 2).

Os atributos foliares foram obtidos por meio da coleta de duas folhas por indivíduo na região mediana da copa da planta. Foram selecionadas folhas completamente expandidas, sem sintomas de patógenos ou sinais de herbivoria (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al, 2013). Logo após a coleta, as folhas foram pesadas em uma balança analítica com precisão de 0,0001g e, posteriormente, fotografadas espalmada em um fundo branco em caixa de luz e sob vidro antirreflexivo (Figura 2), para se obter uma imagem digitalizada sem sombras para estimar a área foliar (AF) utilizando o software ImageJ. A EF foi medida com a folha fresca diretamente com paquímetro digital Mitutoyo.



Figura 2 – Foto das folhas de *H. courbaril*, utilizada no ImageJ para obter a área

As plantas foram cuidadosamente desenterradas e lavadas em água corrente para a retirada do solo das raízes. A parte aérea de cada planta foi separada do sistema radicular na região do cólon da planta; raízes grossas (parte radicular maior que dois milímetros de espessura) foram separadas das raízes finas. Considerou-se como raízes finas, as ramificações da raiz com o diâmetro menor do que 2 mm (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al, 2013).

Todas as partes das plantas e as folhas que foram fotografadas, foram dispostas separadamente em sacos de papel e mantidos em estufa a $60^{\circ}\text{C} \pm 5^{\circ}\text{C}$ até a estabilização de sua massa (cerca de 48h) para posterior pesagem. Para a estimativa da AFE, somaram-se a massa seca das duas folhas que foram usadas pra medir a AF e o valor foi dividido pela área obtida. Para comparar a relação de alocação de Biomassa, a planta foi dividida e pesada em quatro partes: raiz

fina (<2mm), raiz grossa, troncos e ramos e folhas. Através da soma das massas destas quatro partes, obteve-se a biomassa total da planta. A alocação da biomassa foi então determinada por meio da estimativa da massa seca de cada parte em relação à biomassa total da planta (Tabela 2).

Tabela 2: Estimativa dos atributos funcionais selecionados, segundo metodologia proposta por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).

Tipo	Características	Código	Fórmula
Foliar	Área Foliar	AF	Medida direta (ImageJ)
	Área Foliar Específica	AFE	$\frac{\text{Área foliar}}{\text{Massa seca da folha}}$
	Conteúdo de Matéria Seca Foliar	CMSF	$\frac{\text{Massa seca da folha}}{\text{Massa fresca da folha}}$
	Espessura da Folha	EF	Medida direta (Paquímetro)
Raízes	Fração total de Massa de Raiz	FMR	$\frac{\text{Massa seca da raiz}}{\text{Biomassa}}$
Crescimento	Taxa de crescimento relativo	TCR	$\frac{(d_{final}^2 * h) - (d_{inicial}^2 * h)}{t}$
Alocação de biomassa	Fração de Massa das Folhas	FMF	$\frac{\text{Massa seca das folhas}}{\text{Biomassa}}$
	Fração de Massa de Raiz Fina	FMRF	$\frac{\text{Massa seca das raízes finas}}{\text{Biomassa}}$
	Fração da Massa de ramos e troncos	FMT	$\frac{\text{Massa seca dos ramos e troncos}}{\text{Biomassa}}$
	Fração da Massa de raízes grossas (>2mm)	FMRG	$\frac{\text{Massa seca das raízes grossas}}{\text{Biomassa}}$
Biomassa total	Biomassa seca da planta	Biomassa	Medida direta (Balança)

TCR, onde d_{final} = diâmetro final e $d_{inicial}$ = diâmetro inicial do tronco e h = altura

2.4 ATRIBUTOS QUÍMICOS DO SOLO

Na montagem do experimento, quatro sacos de cada combinação de tratamento, mas sem as plantas, foram adicionados nos mesmos locais para avaliar os atributos químicos do solo após o período do experimento. Assim, ao final do experimento, quatro meses após a sua montagem, 300 g do conteúdo destes sacos foram enviados para o laboratório para análises químicas. Também foram realizadas análises de solo na área experimental em dezembro de 2020. Cinco amostras de solo foram retiradas à profundidade de 0 - 20 cm utilizando trado-de-caneco. As amostras foram constituídas de quatro subamostras que foram colocadas em uma cuba de plástico, homogeneizada e retirada 300 g para ser enviada para o laboratório para a determinação dos atributos químicos do solo. As análises químicas do solo dos três níveis de adubação, na sombra, a pleno sol no viveiro e no campo foram conduzidas no Laboratório de Solos da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ) da Universidade de São Paulo seguindo o protocolo estabelecido (RAIJ et al. 2001) incluindo pH em CaCl_2 , matéria orgânica (M.O.), Nitrogênio (N), Fósforo (P- resina), Potássio (K), capacidade de troca catiônica (CTC). O Nitrogênio (N) foi determinado pelo método de Kjeldahl, através do qual a amostra é digerida com ácido sulfúrico concentrado sob aquecimento contínuo. O potencial hidrogeniônico (pH) e a acidez potencial (H + Al) foram estimados através do uso de solução tamponada de acetato de cálcio, enquanto macronutrientes cálcio (Ca), magnésio (Mg), fósforo (P) e potássio (K) foram determinados através de resina trocadora de ânions e o método de Walkley-Black foi utilizado para estimar o teor de matéria orgânica. 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 de bases e de H+Al e a saturação de bases através da fórmula $\text{SB} \cdot 100 / \text{CTC}$. Os atributos químicos do solo nos sacos e da área experimental estão no ANEXO I.

2.5 ANÁLISE DOS DADOS

As variações entre as propriedades químicas dos solos e as características funcionais foram avaliadas através da Análises de Componente Principal (ACP), sendo que a distância euclidiana foi usada para a construção da matriz triangular de correlação. Quando necessário usamos a transformação Box-Cox para normalização dos dados e homogeneização das variâncias (LEGENDRE & LEGENDRE, 2012). Os testes de normalidade e transformação dos dados foi conduzida ambiente R 4.1.1, usando o pacote fpp (HYNDMAN, 2013). Consideramos os eixos como significativos quando o autovalor > 1 . As ACPs foram conduzidas no OriginPro 2018 (MAY & STEVENSON, 2009).

A variância dos atributos funcionais entre os tratamentos foi avaliada através da Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) e quando significativa usamos o teste “a posteriori” de comparações múltiplas para identificar as diferenças entre os tratamentos. O modelo PERMANOVA foi conduzido usando o software PRIMER/PERMANOVA 6.0 (ANDERSON et al. 2008).

A plasticidade fenotípica foi estimada a partir do coeficiente de variação entre as diferentes condições ambientais em que as plantas foram cultivadas (FRESCHET et al. 2015). Para mantermos o número de réplicas entre todas as comparações, estimamos o coeficiente de variação entre pares de tratamentos de maneira que todos os coeficientes foram determinados a partir de 14 plantas. Para isolarmos o efeito de nutrientes de solo, nós primeiramente estimamos o coeficiente de variação entre pares de diferentes níveis de adubação separadamente nas condições de alta e baixa intensidade luminosa dentro do viveiro para não confundir os efeitos da intensidade da luminosidade com o efeito dos diferentes tipos de adubação. Assim, estimamos o coeficiente de variação da Biomassa e para cada característica funcional entre todos os pares de tratamentos: SA × SB; SA × SM; SB × SM; LA × LB; LA × LM e LB × LM. A média e o erro padrão dos seis coeficientes foram considerados como a plasticidade fenotípica para o efeito “Nutrientes de Solo”. O efeito da Luminosidade foi estimado a partir da média e o erro padrão entre os coeficientes de variação dos pares: LA × SA; LB × SB e LM × SM. Para o efeito do campo, nós consideramos as estimativas da média e do erro padrão somente entre os pares: LA × CP; LB × CP e LM × CP. Não consideramos os tratamentos em condições de sombra para não confundir o efeito de luz com o efeito das condições de campo.

3 RESULTADOS

3.1 ATRIBUTOS DO SOLO

Os atributos químicos do solo diferiram entre os tratamentos após quatro meses a partir da montagem do experimento (ANEXO1). A adição de maior quantidade de nutrientes minerais (NPK) resultou num aumento de P e K, mas não de N. Maiores quantidades de N foram registradas nos solos em que foi adicionado matéria orgânica, enquanto valores intermediários de N foram detectados no campo, que também apresentou uma grande quantidade de matéria orgânica (Anexo 1; Figura 3). A adição de matéria orgânica nos sacos mantidos no viveiro resultou também numa maior quantidade de Ca e Mg e, portanto, numa maior CTC e pH quando comparado aos outros tratamentos. No campo, que continha níveis semelhantes de MO aos solos dos sacos em que foi adicionado o resto de poda, registramos apenas níveis intermediários

de Ca, Mg, CTC, V% e SB (Anexo 1, Figura 3). Por outro lado, a adição de grandes quantidades de adubo mineral (NPK) resultou em níveis mais altos de acidez potencial (H+Al) (Anexo 1).

Os resultados da ACP mostraram que os dois primeiros eixos explicaram 78,81% da variação dos dados. O primeiro eixo explicou 53,15% da variação dos dados e foi positivamente relacionado com o V%, pH, MO e CTC ($r = 0,907$; $r = 0,822$; $r = 0,798$; $r = 0,746$ respectivamente) e negativamente com K ($r = -0,798$). O segundo eixo foi positivamente relacionado principalmente com P ($r = 0,917$). Apesar dos tratamentos apresentarem uma separação visível entre os diferentes níveis de adubação, a intensidade luminosa não influenciou os atributos químicos do solo no viveiro. Isto sugere que possíveis variações na atividade biológica no solo devido à diferentes níveis de luminosidade não foram capazes de alterar os atributos químicos do solo nestes tratamentos (Anexo 1; Figura 3). Os tratamentos com adição de alta quantidade de fertilizante químico apresentaram maiores valores de P e K e menores valores de pH e V%, quando comparado aos outros tratamentos, com exceção do nitrogênio. Já os tratamentos com adição de matéria orgânica apresentaram altos valores de CTC, MO, V% e N. A baixa adição de fertilizante químico resultou em baixos valores nesses parâmetros e menores valores de K, mas principalmente de P. O solo coletado no campo apresentou maiores valores de pH e V%, mas também valores relativamente altos de MO e CTC, porém pouca quantidade de fósforo e potássio (Tabela 2, Figura 3).

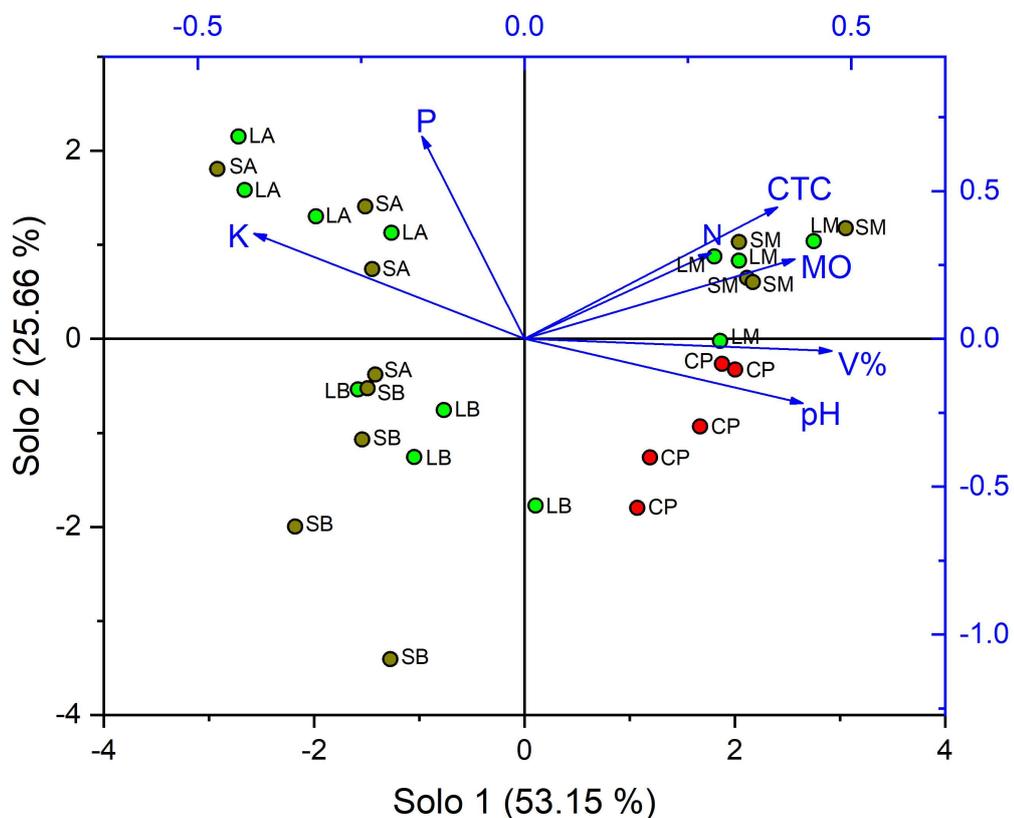


Figura 3 – Resultados da Análise de Componente Principal das características de solo dentro de cada tratamento (média desvio \pm padrão). K = potássio, P = fósforo, CTC = capacidade de troca catiônica, MO = matéria orgânica, V% = saturação por bases, pH = potencial hidrogeniônico. As cores dos círculos representam os diferentes tratamentos: amarelo-escuro = solo dos sacos dispostos no viveiro com cobertura de 75 % de interceptação de luz (sombra); círculos verde-claros = solo dos sacos dispostos no viveiro a pleno sol e vermelho = solo coletado no campo. As letras adjacentes aos círculos representam o tipo de adubação ou campo e os códigos representam os tratamentos como na Tabela 1.

3.2 ALOCAÇÃO DE BIOMASSA ENTRE AS DIFERENTES PARTES DA PLANTA

De maneira geral todas as espécies incorporaram maior quantidade de biomassa quando cultivadas a pleno sol (alta luminosidade), quando comparadas com as plantas cultivadas à sombra também no viveiro (Figura 4). No entanto, o desenvolvimento das plantas no campo foi mais baixo quando comparado com o viveiro, mas diferiu entre as espécies. A biomassa média de todas as espécies, com exceção de *P. nitens*, foi menor quando cultivadas no campo, mesmo que também tenham crescido a pleno sol (Figura 4) sugerindo que o estresse hídrico experimentado por estas plantas no campo teve um efeito mais intenso do que o estresse provocado pela baixa luminosidade no tratamento Sombra.

A maior variação na alocação de biomassa entre diferentes partes da planta ocorreu entre as condições de sombra e luz e no campo. Detectamos diferenças também entre os tipos de adubação, porém menores do que entre as plantas cultivadas em diferentes condições de luminosidade e no campo. De maneira geral, as plantas tenderam a alocar menor porcentagem de biomassa para folhas quando cultivadas a pleno sol do que quando cultivadas à sombra, apesar destas diferenças serem pequenas para *H. courbaril* (Figura 4, Anexo 2). Por outro lado, as plantas tenderam a alocar uma maior porcentagem de biomassa para raízes quando expostas ao sol, variando entre espécies (Figura 4, Anexo 2). Em todas as espécies, a alocação de biomassa para as diferentes partes da planta foi similar entre os tipos de adubação quando cultivadas na sombra, mas diferiu entre si quando cultivadas a pleno sol (Figura 4, Anexo 2).

A biomassa das plantas da espécie *C. glandulosa*, cultivadas no viveiro a pleno sol, alcançaram em média 2,5 vezes a biomassa média registrada das plantas que foram cultivadas à sombra e cerca de nove vezes e meia a biomassa das plantas que cresceram no campo (Figura 4). As plantas do viveiro cultivadas a pleno sol alocaram uma maior quantidade de biomassa para raízes do que nos outros tratamentos, ao contrário das plantas cultivadas em campo. Plantas das espécies *H. courbaril* e *M. peruiiferum*, quando cultivadas no viveiro a pleno sol as plantas destas espécies tiveram uma tendência leve a alocar uma quantidade maior de biomassa para partes aéreas e menor para raízes finas quando comparadas as plantas do viveiro escuro (Figura 4, Anexo 2). A alocação

da biomassa de *M. peruiferum* apresentou ligeiras diferenças no padrão apresentado pelas outras espécies. As plantas alcançaram uma maior biomassa no tratamento LB e alocaram uma maior quantidade de biomassa para raízes finas (Figura 4, Anexo 2). Nos demais tratamentos a alocação de biomassa das plantas desta espécie foi similar ao apresentado pelas outras espécies. *Pterogyne nitens* também tendeu a ter uma menor alocação para raízes finas quando cultivadas a pleno sol, entretanto devido sua fisiologia, há uma alta taxa de alocação para raízes grossas (Figura 4, Anexo 2). O padrão de alocação foi relativamente similar entre os diferentes tipos de adubação dentro dos dois níveis de luminosidade em todas as espécies (Figura 4, Anexo 2).

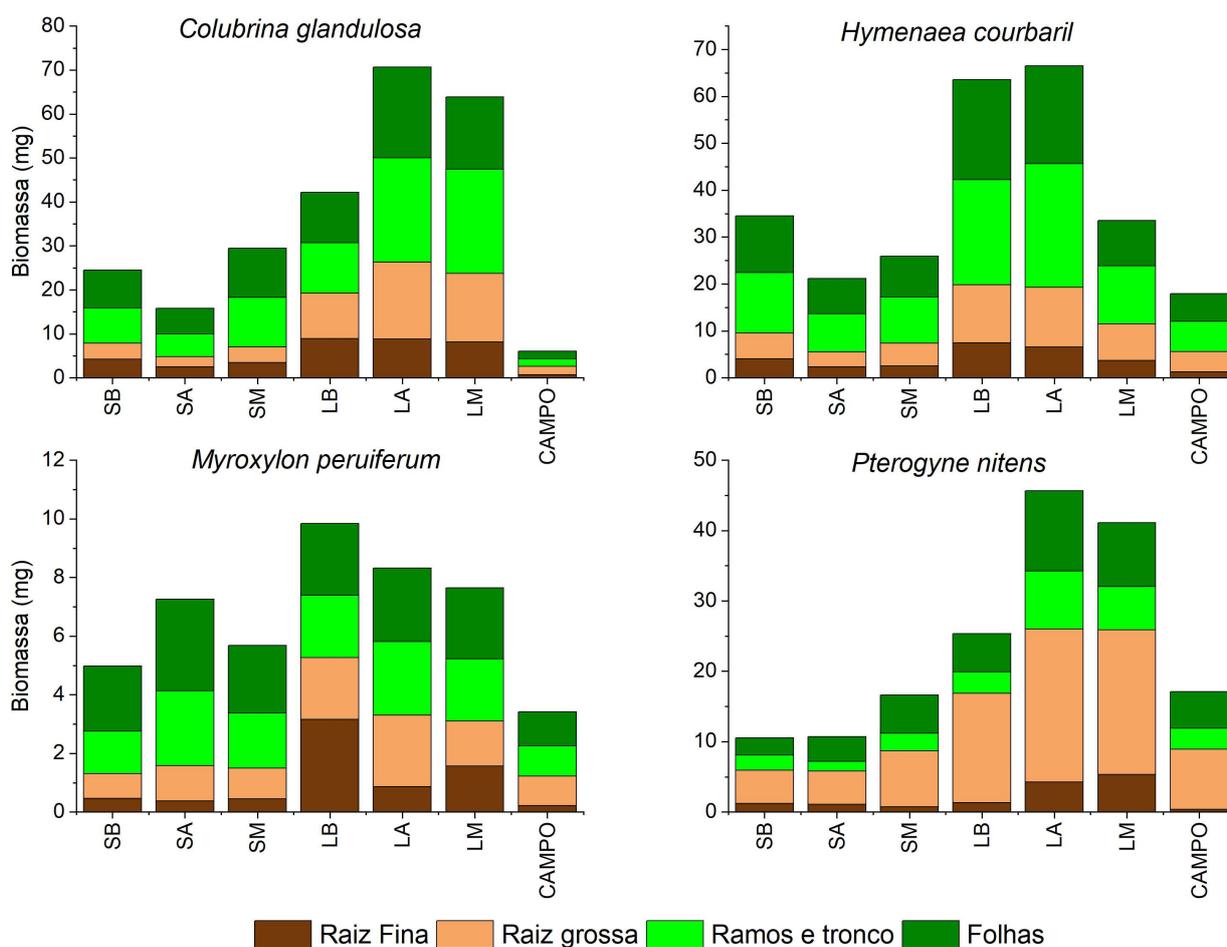


Figura 4 – Alocação da biomassa (massa seca média) de plantas de quatro espécies arbóreas após quatro meses a partir do início do experimento: folhas, ramos e tronco, raízes grossas e raízes finas por espécie no campo e no viveiro. Os tratamentos representam o tipo de adubação ou campo e os códigos são como na Tabela 1.

3.3 BIOMASSA E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS

Os resultados da ACP mostraram uma grande diferença nos atributos funcionais entre os tratamentos no viveiro (sombra e luz) e entre o viveiro e o campo para todas as espécies. Plantas

cultivadas a pleno sol alcançaram maior produção líquida, resultando em maior biomassa, e maiores taxas de crescimento das partes aéreas (Figuras 1-4). Em todas as espécies, as plantas tenderam a apresentar maiores valores de área foliar (AF) e de área foliar específica (AFE) quando cultivadas à sombra, portanto tinham folhas mais finas e macias. Além disso, plantas que cresceram na sombra tenderam a apresentar menor alocação para raízes, quando comparadas às plantas cultivadas no viveiro e no campo. Além disso, plantas que cresceram a pleno sol, apresentaram maior FMR e folhas com maior CMSF e EF quando comparadas com plantas que cresceram à sombra (Figuras 5-8).

A ACP referente à *C. glandulosa* explicou 81,69% dos dados nos dois primeiros eixos. O primeiro eixo resumiu 50,18% da variação dos dados, e foi relacionado positivamente com CMSF, EF e FMR e negativamente com a AF e AFE. Já o segundo eixo explicou 31,51% da variação dos dados e foi fortemente correlacionado à Biomassa e à Taxa de Crescimento Relativo (TCR). Dentre os indivíduos de *C. glandulosa* que ficaram no viveiro expostos a pleno sol, os níveis de adubação não influenciaram os atributos funcionais das plantas, mas apresentaram maiores valores de conteúdo de matéria seca foliar (CMSF), de espessura de folha (EF), maior biomassa e menores valores de área foliar (AF) e área foliar específica (AFE) do que as plantas cultivadas na sombra. Plantas cultivadas no campo apresentaram maiores valores de FMR, menores valores de AF e menores valores de Biomassa e TCR ao final do experimento, quando comparadas com as plantas que cresceram no viveiro também a pleno sol (Figura 5). Por outro lado, os diferentes níveis de adubação influenciaram a Biomassa em conjunto com as características funcionais das plantas cultivadas, mas apenas em condições de sombra. A adição de matéria orgânica ou de baixos níveis de NPK no solo resultaram em plantas com maiores valores de AF e AFE do que plantas cultivadas em solo com adição de altos níveis de NPK (Figura 5).

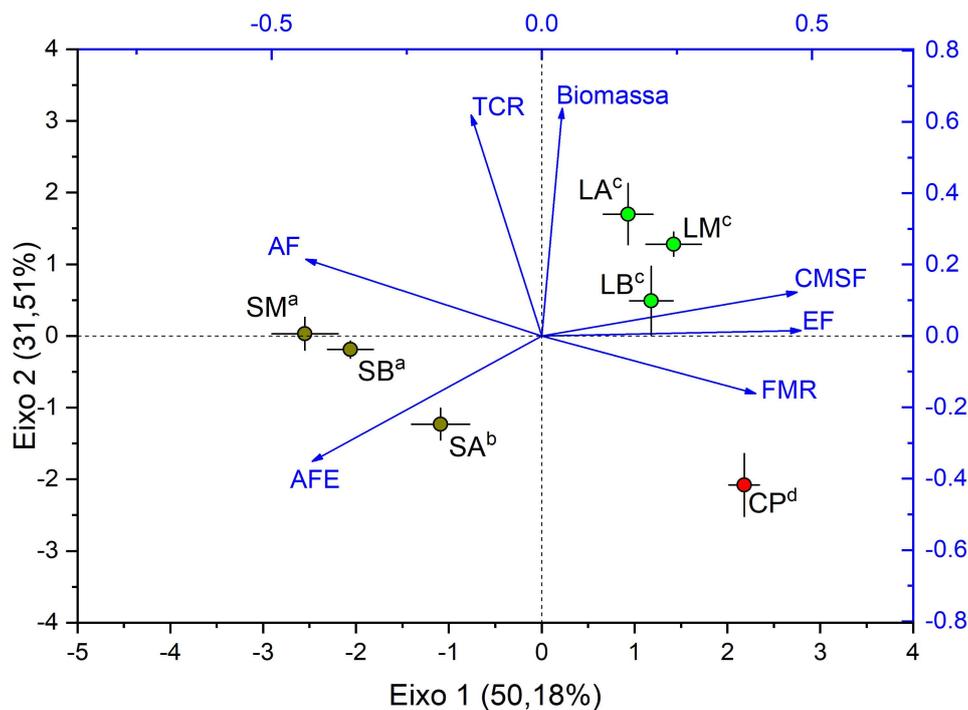


Figura 5 – Efeito das condições ambientais nas características funcionais de “*Colubrina glandulosa*” através da Análise de Componentes Principal usando todas as plantas: eixos 1 e 2. A variação explicada em cada eixo está entre parênteses na legenda dos eixos. Nomes dos vetores conforme a Tabela I. Os círculos representam os escores médios e as barras representam o erro padrão: Amarelo escuro representam plantas cultivadas a 75% de sombra; Verde claro representa plantas cultivadas a pleno sol; Círculos vermelhos representam plantas cultivadas no campo. As letras adjacentes aos círculos representam o tipo de adubação ou campo e os códigos representam os tratamentos conforme a Tabela 1. Letras sobrescritas diferentes representam diferenças significativas por meio da PERMANOVA.

Os dois primeiros eixos da ACP referente a *H. coubaril* resumiu cerca de 76,99% dos dados. O eixo 1 (48,66%) foi positivamente relacionado a espessura foliar (EF), Biomassa, TCR e CMSF e negativamente relacionado a AFE. O segundo eixo explicou 28,33% da variação dos dados e foi fortemente correlacionado com a AF e negativamente relacionado à FMR (Figura 6). Plantas cultivadas no campo apresentaram menores valores de AF (Figura 6). Os diferentes tipos de adubação influenciaram fortemente as características funcionais das plantas. Entre as plantas cultivadas a pleno sol, a adubação feita com NPK alcançou maiores valores de EF, CMSF, TCR e biomassa quando comparadas às plantas em que foi adicionada matéria orgânica no solo. As plantas que cresceram em solo com maior quantidade de matéria orgânica, incluindo as plantas que cresceram no campo, alcançaram maiores valores de FMR e CMSF, sugerindo que estas plantas investiram maior biomassa para raízes e folhas mais duras (Figura 6). Um padrão semelhante foi detectado entre as plantas cultivadas na sombra, as quais apresentaram maiores valores de AF e AFE quando cresceram em solos em que forai adicionado NPK quando comparadas com plantas sob o tratamento de adição de matéria orgânica (Figura 6).

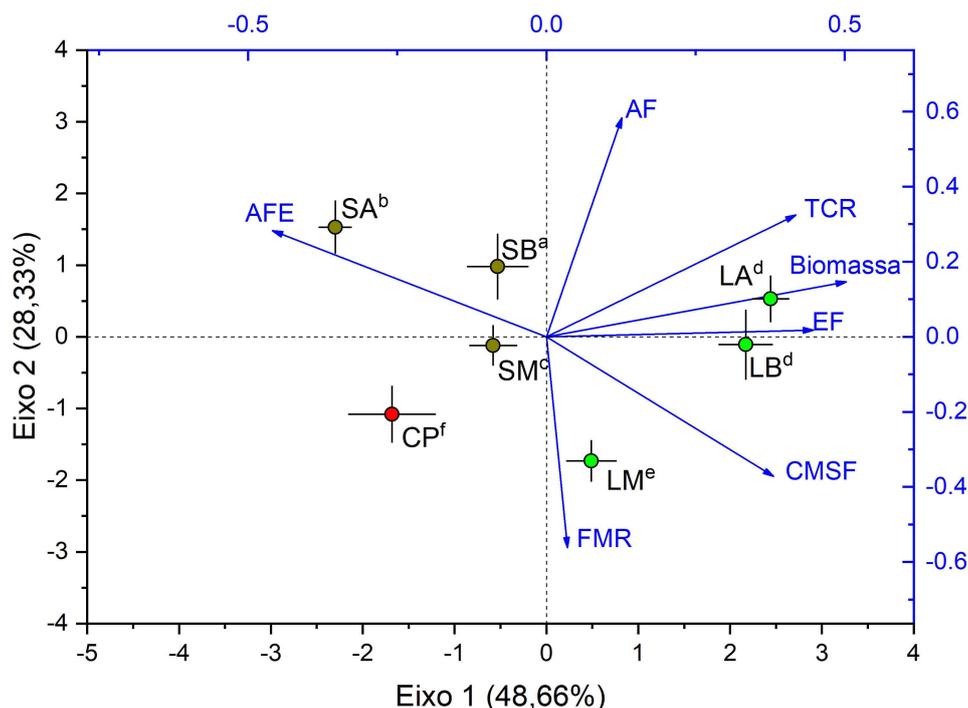


Figura 6 – Efeito das condições ambientais nas características funcionais de “*Hymenaea courbaril*” através da Análise de Componentes Principal usando todas as plantas: eixos 1 e 2. A variação explicada em cada eixo está entre parênteses na legenda dos eixos. Nomes dos vetores conforme a Tabela I. Os círculos representam os escores médios e as barras representam o erro padrão: Amarelo escuro representam plantas cultivadas a 75% de sombra; Verde claro representa plantas cultivadas a pleno sol; Círculos vermelhos representam plantas cultivadas no campo. As letras adjacentes aos círculos representam o tipo de adubação ou campo e os códigos representam os tratamentos conforme a Tabela 1. Letras sobrescritas diferentes representam diferenças significativas por meio da PERMANOVA.

O primeiro eixo ACP referente a *M. peruiferum* resumiu 40,58% da variação dos dados e o segundo eixo 31,90%, totalizando 72,48%. O primeiro eixo, assim como em *C. glandulosa*, foi relacionado positivamente com CSMF, EF e com a FMR e negativamente relacionado com a AFE. As plantas expostas a pleno sol apresentaram maior CSMF, EF e FMR, porém, ao contrário das outras espécies, a biomassa diferenciou pouco entre os níveis de luminosidade mostrando apenas uma leve tendência de ser maior nas plantas que cresceram no viveiro a pleno sol. No entanto, as plantas cultivadas no campo alcançaram os menores níveis de biomassa e de AF (Figura 7). Por outro lado, os diferentes tipos de adubação influenciaram as características funcionais desta espécie. Dentre as plantas expostas ao sol que cresceram no viveiro, a adição de baixos níveis de NPK resultaram em plantas com maior EF, CSMF, portanto com folhas mais espessas e duras, e maiores valores de FMR, quando comparadas às plantas cultivadas em solo com altos níveis de NPK. Ao contrário das espécies anteriores, as características funcionais das plantas cultivadas no campo (CP) não diferenciaram dos tratamentos luz alto (LA) e luz matéria orgânica (LM), apenas das plantas

que cresceram em solo com baixos níveis de NPK. Entre os tratamentos de adubação na sombra detectou-se diferenças apenas entre adição de fertilizante químico e de matéria orgânica. Os indivíduos que tiveram adição de fertilizante apresentaram menores AF e AFE e maiores TCR.

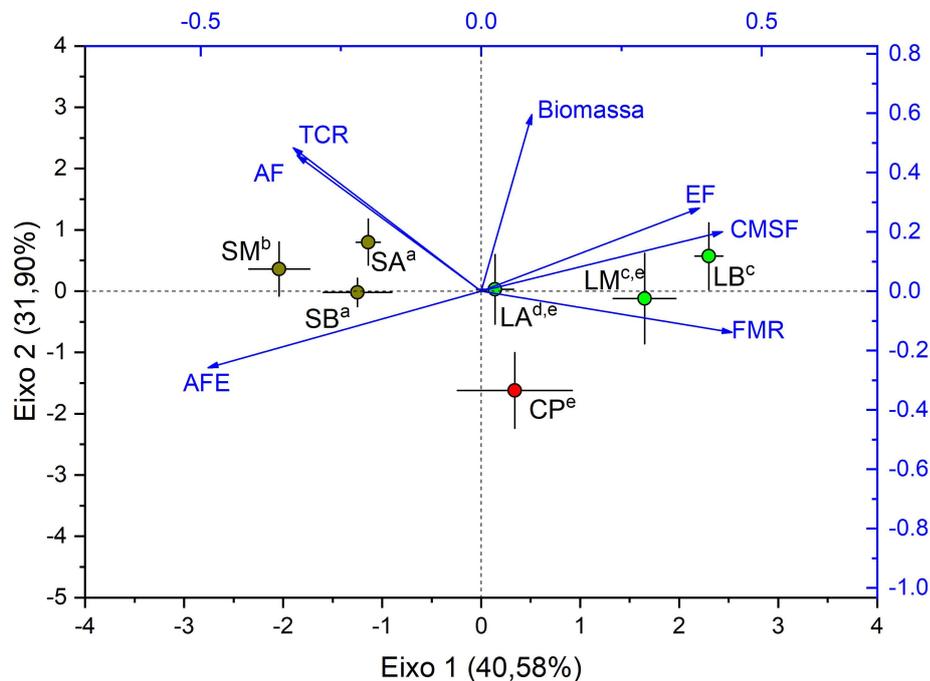


Figura 7 – Efeito das condições ambientais nas características funcionais de “*Myroxylon peruiiferum*” através da Análise de Componentes Principal usando todas as plantas: eixos 1 e 2. A variação explicada em cada eixo está entre parênteses na legenda dos eixos. Nomes dos vetores conforme a Tabela I. Os círculos representam os escores médios e as barras representam o erro padrão: Amarelo escuro representam plantas cultivadas a 75% de sombra; Verde claro representa plantas cultivadas a pleno sol; Círculos vermelhos representam plantas cultivadas no campo. As letras adjacentes aos círculos representam o tipo de adubação ou campo e os códigos representam os tratamentos conforme a Tabela 1. Letras sobrescritas diferentes representam diferenças significativas por meio da PERMANOVA.

Os dois primeiros eixos da ACP referente a Biomassa e às características funcionais de *P. nitens* explicaram 65,10% da variação dos dados, sendo que 47,90% foram explicadas pelo eixo 1, e apenas 17,20% pelo eixo 2 (Figura 8). O terceiro eixo da ACP foi significativo (autovalor = 1,086), mas num valor marginal e explicou apenas 15,52% da variação dos dados. Assim, optamos por não apresentar os resultados referentes ao terceiro eixo da ACP. O primeiro eixo foi positivamente relacionado com a Biomassa, TCR, CMSF e EF e negativamente com AFE. Já o eixo 2 foi positivamente relacionado com a AF e negativamente correlacionado com FMR (Figura 8).

As plantas que ficaram expostas a pleno sol no viveiro, apresentaram maior biomassa, CMSF, EF e TCR e menor AFE do que as que cresceram à sombra. Dentre as plantas cultivadas na sombra, aquelas cultivadas em solos com adição de adubo mineral alcançaram maiores valores de

AFE quando comparadas às plantas cultivadas em solo com adição de matéria orgânica (Figura 8). Plantas cultivadas no campo apresentaram níveis intermediários de AFE, EF, biomassa, TCR e CMSF e não diferiram de plantas cultivada na sombra com adição de matéria orgânica.

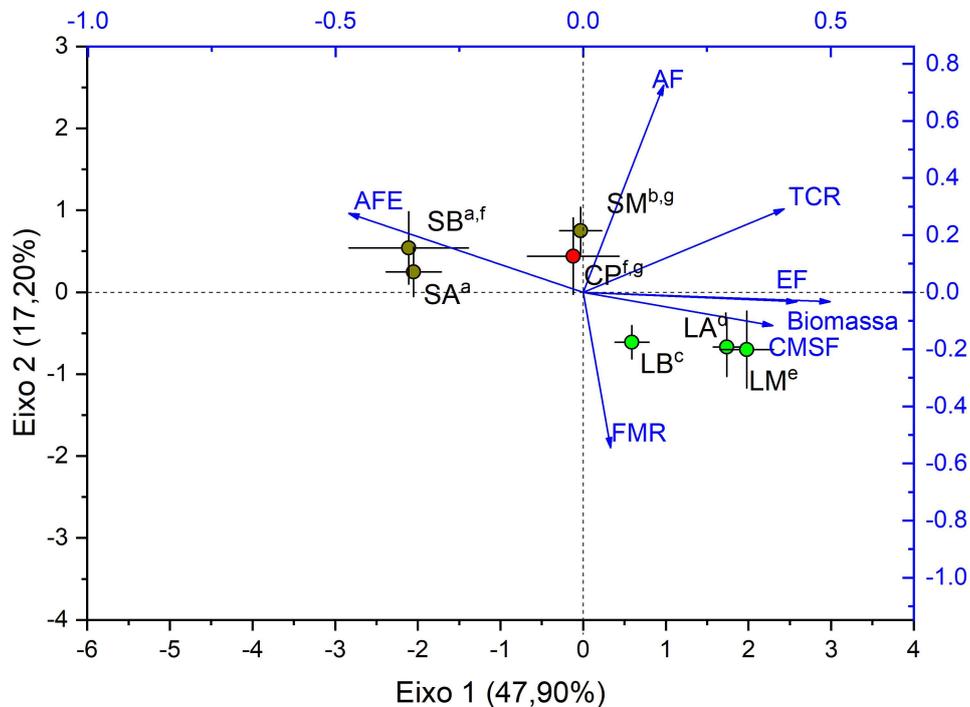


Figura 8 – Efeito das condições ambientais nas características funcionais de “*Pterogyne nitens*” através da Análise de Componentes Principal. A variação explicada em cada eixo está entre parênteses na legenda dos eixos. Nomes dos vetores conforme a Tabela I. Os círculos representam os escores médios e as barras representam o erro padrão: Amarelo escuro representam plantas cultivadas a 75% de sombra; Verde claro representa plantas cultivadas a pleno sol; Círculos vermelhos representam plantas cultivadas no campo. As letras adjacentes aos círculos representam o tipo de adubação ou campo e os códigos representam os tratamentos conforme a Tabela 1. Letras sobrescritas diferentes representam diferenças significativas por meio da PERMANOVA.

3.4 PLASTICIDADE FENOTÍPICA

Para todas as espécies, as maiores variações que detectamos em resposta a disponibilidade de recursos acima e abaixo do solo foram a Biomassa em conjunto com FMRF e AF. De maneira geral, os nutrientes do solo induziram a uma menor variação na biomassa e nas características funcionais quando comparamos com o efeito da intensidade luminosa e especialmente com o campo, onde ocorreram as maiores variações (Figura 9). As espécies variaram pouco entre si em relação a resposta às condições de disponibilidade de recursos. *C. glandulosa* foi a espécie que apresentou as maiores diferenças entre o efeito do plantio no campo em comparação ao efeito de nutrientes e de luz, seguida por *M. peruiferum*, enquanto *H. courbaril* e *P. nitens* apresentaram

menores diferenças entre os efeitos da disponibilidade de nutrientes, de luz e em relação às condições de campo quando as condições de campo foram comparadas às de alta luminosidade no viveiro. A área foliar específica (AFE) e a taxa de crescimento das partes aéreas (TCR) alcançaram níveis intermediários em plasticidade. Em todas as espécies, a espessura foliar (EF) e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) foram as características funcionais menos plásticas entre as diferentes condições de cultivo destas plantas. A fração da massa alocada para raízes (FMR) e para as folhas (FMF) variaram entre as espécies, porém ambas apresentaram uma plasticidade entre média e baixa (Figura 9).

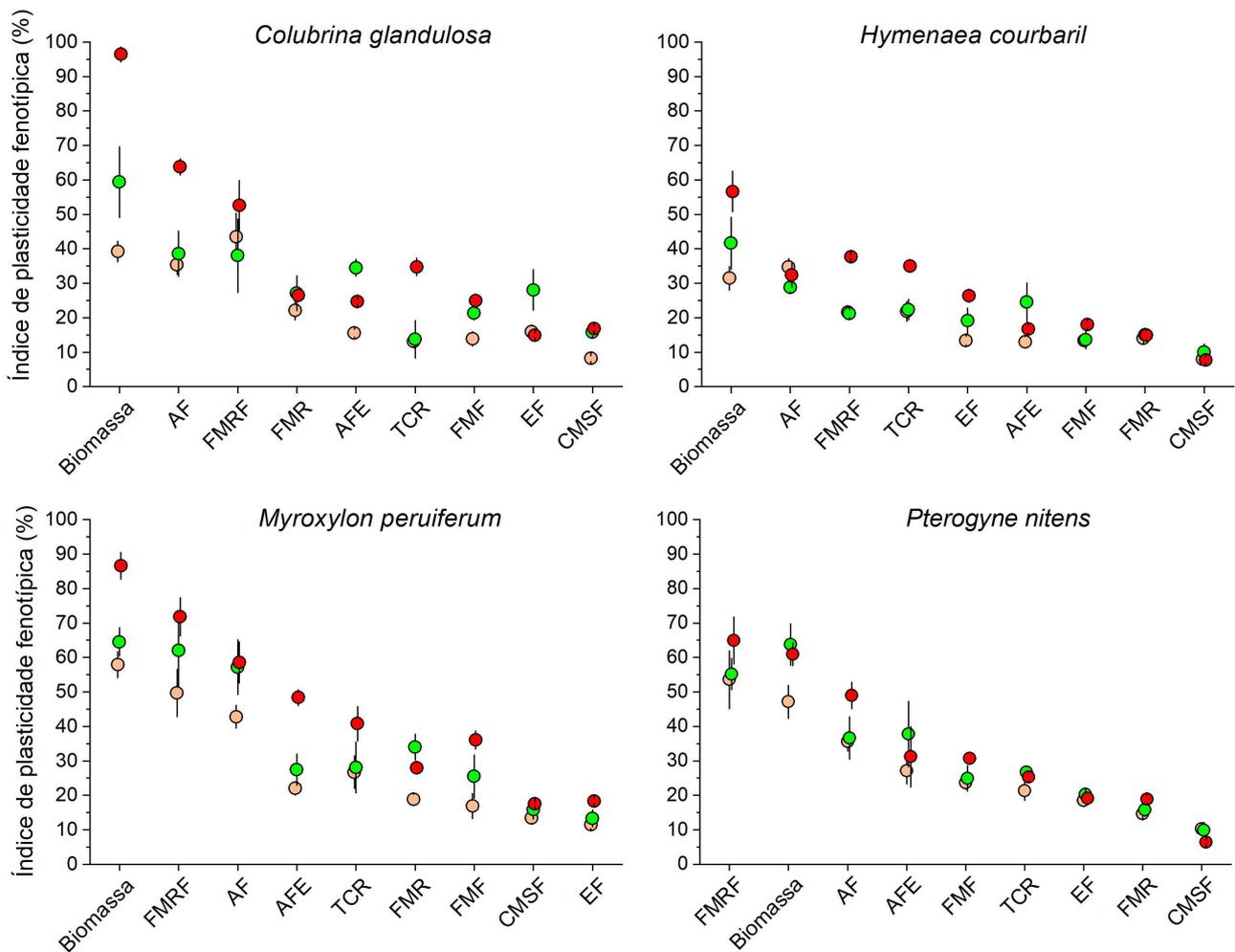


Figura 9 – Índice de plasticidade fenotípica da biomassa e características funcionais de plantas de quatro espécies arbóreas em diferentes condições ambientais: círculos bege representam variações médias devido a nutrientes de solo; círculos verde-claro representam variações médias devido à intensidade luminosa dentro do viveiro e círculos vermelhos representam variações médias entre campo e viveiro a pleno sol. As barras representam o erro padrão. Os códigos na abscissa são como os da Tabela 2.

4 DISCUSSÃO

Este estudo mostrou que plantas jovens, quando são transpostas para áreas degradadas, alteram vários atributos funcionais muito provavelmente em resposta às diferentes condições abióticas como, exposição a uma forte intensidade luminosa e por longos períodos diários e à diferentes níveis de recursos no solo (ANDRADE et al. 2014). Em todas as quatro espécies arbóreas detectamos diferenças na quantidade e na alocação de biomassa e em seus atributos funcionais, quando cultivadas em diferentes níveis de luminosidade e em solos com diferentes níveis de fertilidade. No entanto, a resposta das plantas à intensidade luminosa foi mais forte quando comparado com a fertilidade do solo quando comparamos as plantas cultivadas no viveiro e, portanto, com alta disponibilidade de água.

Quatro meses após a montagem do experimento, os atributos químicos do solo diferiram entre os tratamentos de adubação, mas não detectamos diferenças dentro dos níveis de luminosidade, mostrando que o solo exposto a diferentes níveis de intensidade luminosa manteve os níveis de nutrientes, CTC, MO, pH e V% similares entre si. A adição de matéria orgânica resultou em solos com maior V%, pH, N e, como esperado, MO, além disso também resultou em uma maior quantidade de Ca e Mg e, portanto, numa maior CTC quando comparado com os outros tratamentos. No campo, que continha níveis intermediários de MO quando comparados com sacos em que foi adicionado o resto de poda e com sacos em que foram adicionados apenas NPK, registramos também níveis intermediários de Ca, Mg, CTC, V% e SB (Anexo 1, Figura 3). O pH foi correlacionado com V% e assim foi mais alto quando adicionado matéria orgânica e no campo e, portanto, apresentaram níveis mais baixos de acidez potencial (H+Al) (Anexo 1).

Níveis altos de NPK adicionados no solo aumentou cerca de quatro vezes a quantidade de P e duas vezes a quantidade de K detectados no solo, quando comparada com a adição de baixas quantidades de NPK. A adição de MO resultou em níveis intermediários a inferiores desses atributos respectivamente, mas levou a um aumento de nitrogênio cerca de 1,5 vezes em média em relação à adição de alta quantidade de NPK e de cerca de duas vezes quando comparada com os tratamentos de adição de baixos níveis de NPK. Os atributos químicos do solo coletado no campo, apesar de terem diferido do solo de todos os tratamentos de adubação, era em média mais semelhante aos dos tratamentos em que se adicionou matéria orgânica do que ao solo dos tratamentos que foi adicionado NPK (Figura 3). Isso acontece devido ao processo de amonização, que a partir da decomposição da matéria orgânica passa por diversas reações até o íon amônio (NH_4^+) ficar disponível para as plantas. O amônio, por sua vez, pode passar por um processo de

oxidação que gera nitrato (NO_3^-) e íons de H^+ (BRADY, 2010). Com o aumento da matéria orgânica, conseqüentemente há um aumento na concentração de carbono e aumento na capacidade de troca catiônica, aumentando a adsorção de íons, o que resulta no aumento de pH.

4.1 ALOCAÇÃO DE BIOMASSA

Em todas as espécies, as plantas alcançaram maior biomassa no viveiro sob alta intensidade luminosa quando comparadas às condições de sombra e no campo. No entanto, as diferenças de biomassa das plantas entre as condições ambientais variaram muito entre as espécies. *Colubrina glandulosa* produziu em média cerca de 2,5 vezes mais biomassa em condições de alta luminosidade do que na sombra e cerca de 9,5 vezes mais biomassa quando comparadas com as plantas que se desenvolveram no campo. Um padrão semelhante ocorreu com as espécies *H. courbaril*, *P. nitens* e *M. peruiiferum*, as quais produziram em média no viveiro 2,0, 3,3 e 1,4 vezes mais biomassa, respectivamente, no tratamento “luz” quando comparadas às plantas cultivadas na sombra. A biomassa destas plantas foi em média 2,4, 1,6, 1,9 vezes maior no viveiro de luz do que no campo, respectivamente. A espécie *M. peruiiferum* foi a espécie com menor resposta às diferentes condições ambientais em relação à produção de biomassa e crescimento das partes aéreas. Esta espécie tem madeira densa e crescimento lento durante todo o seu ciclo de vida ao contrário de *H. courbaril* que apesar de apresentar uma madeira densa seu crescimento vai de lento a moderado, suas sementes maiores garantem um crescimento inicial mais rápido (MACERA et al. 2017), mas parece ser um pouco mais sensível às condições de disponibilidade de recursos acima e abaixo do solo quando exaurem os estoques nas sementes. Em todas as espécies, a menor produção de biomassa e crescimento das partes aéreas no campo pode ser devido ao estresse hídrico em que estas plantas foram submetidas, uma vez que durante o período do experimento a região sofreu uma intensa seca (Figura 1).

No ano que foi conduzido o experimento deste estudo as chuvas cessaram muito cedo em comparação com a média histórica, o que pode ser apenas ocasional, mas a variação do regime de chuvas entre anos varia imensamente e essa variação pode ser mais acentuada em áreas degradadas sem a cobertura da vegetação nativa. Assim, a plasticidade fenotípica, ou seja, a capacidade das plantas em ajustar morfológicamente e fisiologicamente às condições ambientais pode aumentar as chances de sobrevivência e favorecer o crescimento de plantas em resposta de aclimação frente a diferentes condições ambientais (CARRIJO et al, 2021). Quando a disponibilidade de água é muito baixa pode resultar em uma baixa taxa fotossintética líquida resultante de mudanças na morfologia e fisiologia de folhas e raízes, e conseqüentemente numa baixa produção de biomassa total (FASCELLA & ROUPHAEL, 2017). Nossos resultados

mostraram que as espécies variaram em respostas às condições de campo quando comparada às condições do viveiro a pleno sol e estas variações provavelmente devem ter se acentuado quando as chuvas cessaram três meses depois do plantio no campo, no ano em que foi conduzido este experimento. Estas variações entre espécies na produção de biomassa podem ter sido devido a alterações específica das espécies na condutância estomática em resposta a baixa disponibilidade de água (POORTER et al. 2009).

De maneira geral, as plantas de todas as espécies tenderam a alocar mais biomassa para folhas quando cultivadas em condições de baixa intensidade luminosa do que plantas desenvolvidas a pleno sol, e a porcentagem de biomassa alocada para ramos e troncos foi apenas ligeiramente maior. Isto atendeu nossa expectativa de que as plantas tenderiam alocar mais biomassa para partes aéreas em condições de sombra, uma vez que os recursos são alocados para partes aéreas para aumentar capacidade fotossintética (BLOOM et al. 1985; AGHAI et al. 2014). No entanto, o estresse causado pela baixa quantidade de luz (75% de sombreamento) em que as plantas foram submetidas pode ter sido mais intenso do que em condições de interior das florestas e ter limitado muito a captação de carbono resultando em grandes diferenças na produção de biomassa entre as condições de alta e baixa luminosidade. Todas as espécies usadas neste experimento eram heliófitas e o nível de sombreamento usado no experimento pode ter restringido muito a produção de folhas. Em condições naturais esta estratégia pode ter evoluído para otimizar o crescimento e garantir uma chance de sobrevivência como previsto nos modelos de espectro de economia foliar (REICH, 2014; DOS SANTOS & FERREIRA, 2020), mas outros estudos conduzidos com diferentes níveis de luminosidade podem ajudar a prever os limites mínimos de luminosidade capaz de restringir o incremento da biomassa.

Nas condições de campo, as plantas alocaram uma menor parte de sua biomassa para raízes finas quando comparadas com o viveiro. Entre diferentes partes radiculares, as plantas tenderam a alocar mais biomassa para raízes grossas. Estas diferenças foram mais acentuadas quando comparamos com os tratamentos no viveiro na sombra do que quando comparamos com os tratamentos no viveiro na luz. No entanto, as plantas que cresceram no viveiro a pleno sol eram muito maiores em altura e nesse caso, uma maior alocação para raízes grossas seria esperada em plantas maiores uma vez que estas raízes dão sustentação da planta no solo. Nas condições de campo as plantas eram baixas, a maior alocação para raízes grossas pode ter sido uma resposta a uma maior compactação solo no campo quando comparamos com o solo nos sacos e a produção de raízes grossas pode ser uma adaptação para melhorar a penetração das raízes no solo (YONG et al. 2010). Raízes grossas normalmente apresentam maiores concentrações de carbono, uma vez que são mais lignificadas, as quais tendem apresentar menor capacidade de obtenção de recursos abaixo do

solo (GORDON & JACKSON, 2000) o que pode ter contribuído também para um menor crescimento destas plantas. Além disto, como raízes finas são mais vulneráveis à dessecação do que raízes grossas, as plantas podem ter alocado menos biomassa para raízes finas como resposta à baixa disponibilidade de água, ou pode ter ocorrido maior perda de raízes finas durante o experimento.

4.2 VARIAÇÃO NA BIOMASSA E NAS CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS

As quatro espécies responderam de forma similar às diferentes condições de luz e disponibilidade de nutrientes e ao campo. Em todas as espécies estudadas a Área Foliar Específica (AFE) foi negativamente correlacionada com o Conteúdo de Matéria Seca Foliar (CMSF) e com a Espessura de Folha (EF). Com exceção de *P. nitens*, a principal diferença nos atributos funcionais das plantas cultivadas no campo em relação ao viveiro, foi a área foliar. As plantas no campo tenderam a desenvolver folhas menores, devido à longa estiagem que ocorreu entre os meses de março e junho, o que deve ter provocado estresse hídrico nessas plantas, uma vez que a fertilidade de solo no campo era alta (Figura 1). Apesar do solo coletado no campo registrar menores quantidades P e K quando comparado com os tratamentos de adição de maior quantidade de NPK e de matéria orgânica, a disponibilidade destes nutrientes também era baixa no tratamento de adição de baixas quantidades de NPK. Assim é mais provável que as diferenças intraespecíficas de área foliar entre as plantas cultivadas no viveiro e no campo deve ter sido causada pelo estresse hídrico. Alguns estudos mostraram que locais com uma maior disponibilidade de água favorece plantas de folhas de maior área do que em locais mais xéricos (DE CÁSSIA-SILVA et al, 2017; MARACAHIPES et al, 2018), uma vez que a área foliar está fortemente relacionada com perda de água (WRIGHT et al. 2001, 2017). Folhas sob condições de baixa disponibilidade de água apresentam uma expansão limitada, as células são menores e as paredes celulares mais espessas e com menor fração de espaços aéreos, o que resulta em folhas mais rígidas e que murcham menos em condições de escassez hídrica (POORTER et al. 2009). A variação da área foliar de *P. nitens* foi, em média, mais similar entre o campo e o viveiro, o que sugere então uma maior tolerância ao déficit hídrico. Esta espécie alocou a maior quantidade de biomassa para raízes grossas e devido à formação de tecidos de reserva nas suas raízes pode ter sido conferida uma maior resistência à baixa disponibilidade de água e nutrientes.

A disponibilidade de luz influenciou fortemente os atributos funcionais de todas as espécies. De maneira geral, as folhas produzidas pelas plantas sob baixa intensidade de luz e com alta disponibilidade hídrica tinham maiores AFE e menores valores de CMSF e de EF. Assim, folhas de

plantas que cresceram na sombra e com alta disponibilidade de água eram mais finas e macias do que quando cultivadas a pleno sol. O aumento da área por unidade de massa da folha resulta numa maior interceptação de luz em condições de baixa luminosidade, mas o aumento da biomassa fotossintética por unidade de área foliar aumenta a capacidade fotossintética em condições de alta luminosidade (POORTER et al. 2009), uma vez que este aumento é normalmente devido ao aumento do parênquima e não da epiderme (ONODA et al, 2008). O aumento do parênquima está, em parte, mais associado a uma maior concentração de carboidratos não estruturais e positivamente relacionada com o teor de nitrogênio, o que resulta em uma maior capacidade de fixação de carbono (MCBURNEY, 1992, WRIGHT et al, 2004). A plasticidade de plantas em ajustar a área foliar específica, a espessura foliar e consequentemente o conteúdo de matéria seca foliar em resposta à luz tende a ser normalmente maior em espécies intolerantes à sombra (VALLADARES et al. 2000, POORTER et al. 2009). Nossos resultados corroboraram esta hipótese uma vez que *P. nitens* e *C. glandulosa* foram as espécies que variaram mais a AFE em relação a *H. courbaril* e *M. peruiferum*, quando consideramos apenas o efeito da luminosidade. *Pterogyne nitens* e *C. glandulosa* são espécies características de clareiras e de borda de floresta que crescem em florestas secundárias, enquanto *H. courbaril* e *M. peruiferum* são espécies que ocorrem mais frequentemente em interior de florestas (CARVALHO, 2003). Em ambientes de clareiras e de borda as plantas experimentam uma grande variação de luminosidade e a capacidade de ajustar a estas condições, deve ser adaptativa.

Nossos resultados mostraram que dentro de uma mesma espécie, as plantas são capazes de se ajustarem às condições de baixa luminosidade, formando folhas mais eficientes na interceptação de luz de tendendo a serem mais similares a estratégia aquisitiva. Altos valores de área foliar, junto a altos valores de área foliar específica e baixa espessura foliar resulta em um crescimento acelerado, mas apenas se existe uma grande disponibilidade de recursos abaixo do solo (DONOVAN et al, 2011, PÉREZ-HARGUINDEGUY et al, 2013). Dentro do modelo do espectro de economia foliar, a produção de folhas com altos níveis de AFE são de menor custo (VILLAR & MERINO, 2001), mas com a desvantagem de perderem mais água com a transpiração (WESTOBY et al, 2002, WRIGHT et al, 2004, GUSTAFSSON et al. 2016) o que seria desvantajoso nos locais de alta intensidade luminosa e temperatura. Apesar das folhas das plantas que cresceram em locais sombreados alcançarem maiores valores de AFE, isto não resultou em maiores taxas de crescimento das partes aéreas nem em maior biomassa total, o que sugere que a capacidade destas plantas de formarem folhas mais eficientes em interceptação de luz não foi suficiente para compensar a baixa luminosidade disponível para estas plantas, o que sugere uma limitação da plasticidade fenotípica que pode estar relacionada à limitação de sua distribuição espacial como no caso de lugares muito

sombreados no interior de florestas.

Por outro lado, as folhas destas mesmas espécies aclimatadas à alta intensidade de luz e alta disponibilidade de água tenderam a apresentar maiores valores de CMSF e folhas mais espessas. O alto conteúdo de matéria seca foliar, e folhas mais espessas tendem a apresentar menores taxas fotossintéticas e de respiração, resultando em crescimento mais lento, mas são menos suscetíveis a danos físicos e a herbivoria (GRASSEIN, et al. 2010; JAGER et al, 2015). Como as condições de crescimento a pleno sol, a luz pode ter sido até mesmo excessiva, o que pode ser danoso para plantas devido as altas quantidades de radiação ultravioleta induzindo a produção de folhas com menor AFE com maior CMSF, o que pode ser devido ao maior acúmulo de compostos de proteção como fenólicos solúveis (POORTER et. 2009). Plantas com folhas de maior CMSF são mais frequentemente encontradas em espécies de estratégias mais conservativas e de maior duração (WRIGHT et al, 2004).

Os resultados da ACP mostraram que, de maneira geral, os diferentes tipos de adubação não influenciaram, ou influenciaram muito pouco, os atributos funcionais quando as plantas foram cultivadas a pleno sol no viveiro. As quantidades de nutrientes disponíveis no solo em todos os tipos de adubação podem ter sido suficientes para o desenvolvimento destas plantas, uma vez que a baixa fertilidade é comum em florestas de ocorrência natural destas espécies (CAMARGOS et al. 2008). No entanto, as características funcionais diferiram entre os tipos de adubação quando em condições de sombra, sendo que a adubação usando NPK resultou em plantas com folhas maiores (maior AF) e com maior AFE. Como as plantas eram bem menores no tratamento de sombra e, portanto, com raízes menos desenvolvidas, mas com uma maior alocação para partes aéreas (Figura 4, Anexo 2), a disponibilidade de nutrientes pode ter influenciado, mesmo que fracamente, a área foliar e a AFE.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados mostraram que as espécies são bastante plásticas e responderam de maneira similar e muito fortemente a disponibilidade de luz e de água. As quatro espécies usadas neste estudo eram heliófilas, mas a tolerância à baixa disponibilidade de luz variou entre elas, provavelmente devido às diferenças espécie-específicas na capacidade de se ajustarem às diferentes condições de luminosidade, ou seja, na plasticidade fenotípica. Estas variações resultaram na interação dos efeitos de luminosidade e do estresse hídrico das condições de campo na produção líquida, com exceção apenas de *M peruiferum* que cresceu muito pouco em todos os tratamentos,

enquanto o efeito de nutrientes do solo foi fraco e não apresentou um padrão claro entre as espécies. No entanto, estes resultados devem ser avaliados com cuidado, uma vez que dependendo do nível da degradação de uma determinada área a ser restaurada, a fertilidade do solo pode ser muito mais baixa do que o solo com a adubação mínima que usamos no nosso experimento.

A variação nos atributos funcionais das plantas, sob diferentes condições ambientais, mostrou que sob condições de baixa luminosidade, mas de alta disponibilidade de água, as plantas tenderam a apresentar atributos mais semelhantes às espécies de estratégia aquisitiva, dentro do modelo do espectro de economia foliar. Em condições de alta disponibilidade de luz, as plantas formaram folhas mais duras e espessas que, apesar de serem de maior custo, tendem a ser mais resistentes à alta radiação, a dessecação e à herbivoria, atributos mais característicos da estratégia mais conservativa. Em campo as plantas tenderam também a apresentar uma estratégia mais conservativa, mas as plantas produziram folhas de menor área, mesmo comparando com plantas que cresceram também a pleno sol no viveiro, o que deve estar, portanto, relacionado a resposta a maior perda de água. Na área em que o experimento foi conduzido, o solo era muito fértil e assim a disponibilidade de nutrientes no solo parece não ter influenciado os atributos funcionais das plantas, mas áreas degradadas variam muito em relação à disponibilidade de nutrientes no solo, o que pode resultar em variações nos atributos funcionais das plantas para além do déficit hídrico.

Os atributos funcionais de plantas podem refletir diferentes condições ambientais e estas variações refletem-se na produção de biomassa e o crescimento de partes aéreas das plantas. Assim, a descrição e modelagem das características funcionais de plantas em respostas aos diferentes tipos de escassez de recursos e o reflexo dos atributos funcionais no desenvolvimento das plantas em campo podem contribuir para o entendimento da grande variação na estrutura das comunidades de plantas e na trajetória da restauração de florestas. Além disto, um conhecimento mais detalhado sobre a resposta de diferentes espécies arbóreas às diferentes condições de disponibilidade de recursos pode esclarecer quais espécies são mais vulneráveis à baixa fertilidade do solo e ao déficit hídrico, normalmente acentuados em áreas degradadas, e quais tipos de manejo podem ser conduzidos para amenizar os efeitos da degradação destas áreas na reintrodução de espécies vegetais.

6 REFERÊNCIAS

- AGHAI M. M. *et al.* Container volume and growing density influence western larch (*Larix occidentalis* Nutt) seedling development during nursery culture and establishment. **New forests** v. 45 p. 199-213.2014.
- 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**, [s. l.], v. 13, n. 3, p. 217–225, 2011.
- ANDERSON, M. J. GORLEY, R. N. E CLARKE, K. R. Permanova for primer: guide to software and statistical methods. Plymouth: Primer–e ltd. 2008
- 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.
- BALTZER, J. L.; THOMAS, S. C. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 95, n. 6, p. 1208–1221, 2007.
- BARBOSA, L. M. *et al.* Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do Estado de São Paulo. São Paulo: **Instituto de Botânica**, 2017. 344p.
- BENARD, R. B.; TOFT, C. A. Effect of Seed Size on Seedling Performance in a Long-Lived Desert Perennial Shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). **International Journal of Plant Sciences**, [s. l.], v. 168, n. 7, p. 1027–1033, 2007.
- BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S.; MOONEY, H. A. Resource limitation in plants - an economic analogy. **Annual review of ecology and systematics**. Vol. 16, [s. l.], n. January 1985, p. 363–392, 1985.
- BRADY, N. C.; WEIL, Ray R.; BRADY, N. C. Elements of the nature and properties of soils. 2010.
- CAMARGOS, V.L. *et al.* Influência de fatores edáficos sobre variações florísticas na Floresta Estacional Semidecídua no entorno da Lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, vol.22. n.1 p.75-84, 2008.
- CARRIJO, J. N. *et al.* Functional traits as indicators of ecological strategies of savanna woody species under contrasting substrate conditions. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, [s. l.], v. 284, n. March, 2021.
- CARVALHO, P. E. R. Espécies Arbóreas Brasileiras. Brasília, DF: **Embrapa Informação Tecnológica**; Colombo: Embrapa Florestas, 2003-2014. v. 5. 2014.
- CHAZDON, R. L. Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation. [S. l.]: University of Chicago Press, 2014. *E-book*. Disponível em: <http://www.bibliovault.org/BV.landing.epl?ISBN=9780226118079>.

CHAZDON, R. L.; URIARTE, M. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. **Biotropica**, [s. l.], v. 48, n. 6, p. 709–715, 2016. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/btp.12409>.

CORNELISSEN, J. H. C. *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, [s. l.], v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003.

DE CÁSSIA-SILVA, C. *et al.* When the same is not the same: phenotypic variation reveals different plant ecological strategies within species occurring in distinct Neotropical savanna habitats. **Plant Ecology**, [s. l.], v. 218, n. 10, p. 1221–1231, 2017.

DONOVAN, L. A., *et al.* The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology & Evolution**, vol. 26. n.2, p. 88-95, 2011.

DOS 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**, [s. l.], v. 460, n. January, p. 117900, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117900>.

FASCELLA G, ROUPHAEL Y. Influence of container volume and irrigation system on photosynthesis, water productivity and growth of potted *Euphorbia × lomi*. **Acta Sci Pol Hortorum Cultus** vol.16. p.163–171, 2017.

FOROUGHBAKHCH, R. *et al.* Establishment, growth and biomass production of 10 tree woody species introduced for reforestation and ecological restoration in northeastern Mexico. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 235, n. 1–3, p. 194–201, 2006. Disponível em: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378112706008413>.

FRESCHET, G.T.; SWART, E. M.; CORNELISSEN, J. H.C. 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.

FUJITA, Y.; VAN BODEGOM, P. M.; WITTE, J. P. M. Relationships between nutrient-related plant traits and combinations of soil N and P fertility measures. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 8, n. 12, 2013.

GORDON WS, JACKSON RB. Nutrient concentrations in fine roots. **Ecology**. v. 81p.275–280, 2000.

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**, [s. l.], v. 106, n. 4, p. 637–645, 2010.

GUSTAFSSON, M., *et al.* Life history traits predict the response to increased light among 33 tropical rainforest tree species. **Forest Ecology and Management**, v.362, p.20-28, 2016.

HUANTE, P.; RINCON, E.; ACOSTA, I. Nutrient Availability and growth Rate of 34 Woody Species from a Tropical Deciduous Forest in Mexico. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 9, n. 6, p. 849, 1995.

HYNDMAN R.J. fpp: Data for "Forecasting: principles and practice". R package version 0.5. 2013. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=fpp>>

INMET 2022. Disponível em: <<https://portal.inmet.gov.br/dadoshistoricos>>. Último acesso em março/2022

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

KHAN, N. *et al.* Exploring the Natural Variation for Seedling Traits and Their Link with Seed Dimensions in Tomato. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 7, n. 8, p. e43991, 2012. Disponível em: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0043991>.

KOHYAMA, T. A Functional Model Describing Sapling Growth Under a Tropical Forest Canopy. **Functional Ecology**, [s. l.], v. 5, n. 1, p. 83, 1991. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/2389558?origin=crossref>.

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**, [s. l.], v. 416, n. 1–2, 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**, [s. l.], 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**, [s. l.], v. 17, n. 7, p. 771–784, 2014.

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

MACERA, L. G., PEREIRA, S. R., SOUZA, A. L. T. (2017). Survival and growth of tree seedlings as a function of seed size in a gallery forest under restoration. **Acta Botanica Brasílica**, 31, 539–545. 2017.

MARACAHIPES, L. *et al.* How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, [s. l.], v. 34, n. May, p. 17–25, 2018.

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**, [s. l.], v. 303, p. 35–45, 2013.

MAY, R. A.; STEVENSON, K. J. 2009. Software Review of Origin 8. **Journal of the American Chemical Society**, Washington, v. 131, n. 2, p. 872–872.

MCBURNEY, T. The relationship between leaf thickness and plant water potential. **Journal of Experimental Botany**. v. 43 p.327–335, 1992.

ONODA, Y; SCHIEVING, F; ANTEN, N. P. R. Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: a conceptual approach. **Annals of Botany** 101: 727–736, 2008.

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.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, [s. l.], v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.

PERON, A. J.; EVANGELISTA, A. R. Degradação de pastagens em regiões de cerrado. **Ciência e Agrotecnologia**, [s. l.], v. 28, n. 3, p. 655–661, 2004. Disponível em: http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1413-70542004000300023&lng=pt&tlng=pt.

POORTER, H. *et al.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, [s. l.], 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**, [s. l.], v. 182, n. 3, p. 565–588, 2009.

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**, [s. l.], v. 270, n. 1523, p. 1433–1440, 2003. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2003.2372>.

RAIJ, B. V. *et al.* (ed). Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. Campinas: **Instituto Agronômico**, 2001. 285p.

REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, [s. l.], v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014.

RUBIRA, F. G. Definição e diferenciação dos conceitos de áreas verdes/espços livres e degradação ambiental/impacto ambiental. **Caderno de geografia**, [s. l.], v. 26, n. 45, p. 134–150, 2016. Disponível em: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=333243260008>.

SANDEL, B.; CORBIN, J. D.; KRUPA, M. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, [s. l.], v. 2, n. 2, p. 1–16, 2011.

SOUZA JUNIOR, C. N., & BRANCALION, P. H. Sementes & mudas: guia para propagação de árvores brasileiras. **Oficina de Textos**. 2016.

VALLADARES, F.; *et al.* Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, 81(7), 1925–1936. 2000.

VILLAR, R.; MERINO, J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. **New Phytol.** v. 151, p. 213–226, 2001.

VIOLLE, C. *et al.* Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, [s. l.], v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.

WESTOBY, M., *et al.* Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. v.33, p.181–183, 2002.

- WRIGHT, I.J., *et al.* Global climatic drivers of leaf size. **Science** n.357, p. 917–921. 2017.
- WRIGHT, I. J. *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, [*s. l.*], v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.
- WRIGHT, S. D.; MCCONNAUGHAY, K. D. M. Interpreting phenotypic plasticity: The importance of ontogeny. **Plant Species Biology**, [*s. l.*], v. 17, n. 2–3, p. 119–131, 2002.
- WRIGHT, I.J., REICH, P.B., WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and-low-rainfall and high and low-nutrient habitats. *Funct. Ecol.* v. 15, p. 423–434, 2001.
- YONG JWH, *et al.* Effects of root restriction on growth and associated cytokinin levels in cotton (*Gossypium hirsutum*). **Functional Plant Biology**. v. 37. p. 974–984, 2010.
- YUAN, C. M., *et al.* Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. **Ecological research**, 31(3), 375-384. 2016.
- ZHAO, N. *et al.* Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. **Journal of Ecology**, [*s. l.*], v. 108, n. 1, p. 267–278, 2020.

Anexo 1 – Atributos químicos do solo (valor mínimo – valor máximo) do solo coletado quatro meses após a montagem do experimento e resultados da ANOVA. Letras diferentes representam diferenças significativas entre as médias segundo o Teste de Tukey.

Parâmetro	SB	SA	SM	LB	LA	LM	CP	F
MO (g/dm ³)	(8,9 – 9,5) ^a	(9,5 – 10,1) ^a	(28,8 – 38,5) ^b	(8,9 – 9,2) ^a	(8,9 – 10,7) ^a	(26,7 – 32,0) ^b	(20,0 – 33,0) ^b	173.370***
N (mg/kg)	(595 – 1043) ^a	(966 – 2030) ^{a,b}	(805 – 2142) ^{a,b}	(840 – 1092) ^{a,b}	(882 – 1253) ^{a,b}	(1400 – 1890) ^b	(889 – 1792) ^{a,b}	3.593*
P (mg/dm ³)	(1,8 – 24,5) ^a	(24,2 – 77,8) ^{b,c}	(27,7 – 36,8) ^{a,b}	(16,0 – 27,7) ^{a,b}	(71,3 – 118,9) ^c	(23,0 – 33,3) ^{a,b}	(8,0 – 18,0) ^a	14.198***
K (mmolc/dm ³)	(1.13 – 3.38) ^{b,c,d}	(3.02 – 7.13) ^d	(0.87 – 1.76) ^{a,b}	1.93 – 3.29) ^{c,d}	(3.35 – 5.24) ^d	1.05 – 1.81) ^{a,b,c}	(0.6 – 1.3) ^a	18.877***
Ca (mmolc/dm ³)	(6,8 – 9,6) ^b	(4,2 – 7,1) ^a	(62,0 – 85,0) ^d	(8,5 – 11,9) ^b	(6,9 – 7,7) ^{a,b}	(66,9 – 78,3) ^d	(25,0 – 42,0) ^c	132.630***
Mg (mmolc/dm ³)	(2,7 – 4,3) ^a	(2,9 – 4,9) ^a	(12,6 – 19,3) ^c	(4,6 – 5,6) ^{a,b}	(3,0 – 7,1) ^{a,b}	(14,0 – 18,8) ^c	(5,0 – 7,0) ^b	23.948***
pH	(4,94 – 5,58) ^{b,c}	(4,49 – 4,89) ^{a,b}	(5,71 – 5,87) ^d	(5,1 – 5,96) ^{c,d}	(4,47 – 4,77) ^a	(5,68 – 5,94) ^d	(5,3 – 5,9) ^{c,d}	19.455***
H+Al (mmolc/dm ³)	(16,9 – 23,2) ^a	(24,7 – 33,8) ^{b,c}	(16,9 – 19,2) ^a	(18,4 – 23,6) ^a	(30,8 – 37,6) ^c	(16,7 – 17,2) ^a	(25,0 – 31,0) ^b	22.752***
CTC (mmolc/dm ³)	(30,5 – 39,6) ^a	(37,7 – 49,1) ^a	(93,5 – 123,4) ^c	(35,5 – 40,3) ^a	(47,2 – 52,8) ^a	(98,9 – 114,2) ^c	(59,6 – 75,3) ^b	80.017***
SB (mmolc/dm ³)	(11,7 – 16,4) ^a	(13,0 – 16,1) ^{a,b}	(75,7 – 104,2) ^d	(16,7 – 19,1) ^b	(15,0 – 19,7) ^{a,b}	(82,0 – 97,2) ^d	(30,8 – 50,3) ^c	113.45***
V%	(33,0 – 45,0) ^{a,b}	(31,0 – 38,0) ^a	(81,0 – 85,0) ^d	(41,0 – 50,0) ^b	(29,0 – 37,0) ^a	(83,0 – 85,0) ^d	(50,0 – 67,0) ^c	99.436***

ns = não significativo; *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$.

Anexo 2 – Alocação de biomassa seca (%) entre raízes finas, raízes grossas, ramos e tronco e folhas, de quatro espécies arbóreas após quatro meses a partir do início do experimento: SB = sombra com adição de baixa quantidade de NPK; SA= sombra com alta quantidade de NPK; SM = sombra com adição de matéria orgânica; LB = a pleno sol com adição de baixa quantidade de NPK; LA= a pleno sol com alta quantidade de NPK; LM = a pleno sol com adição de matéria orgânica e CP = campo.

Espécie / parte da planta	LA	LB	LM	SA	SB	SM	CP
<i>Colubrina glandulosa</i>							
Raízes finas	12,5	21,3	12,7	16,1	17,3	11,8	11,8
Raízes grossas	24,8	24,4	24,4	14,4	15,0	11,9	30,2
Ramos e tronco	33,6	27,3	37,2	32,4	32,8	38,5	28,3
Folhas	29,2	27,0	25,7	37,1	34,8	37,8	29,7
<i>Hymenaea courbaril</i>							
Raízes finas	9,8	11,7	11,1	11,1	11,6	9,8	7,0
Raízes grossas	19,2	19,6	23,0	14,6	15,8	18,7	24,3
Ramos e tronco	39,6	35,3	37,0	38,6	37,5	37,9	36,0
Folhas	31,3	33,5	28,8	35,7	35,1	33,5	32,7
<i>Myroxylon peruiferum</i>							
Raízes finas	10,3	32,1	20,4	5,1	9,2	7,9	6,6
Raízes grossas	29,4	21,4	20,1	16,5	17,1	18,5	29,0
Ramos e tronco	30,1	21,7	27,8	35,3	29,1	33,1	30,5
Folhas	30,2	24,8	31,7	43,1	44,6	40,6	33,9
<i>Pterogyne nitens</i>							
Raízes finas	9,4	5,4	12,9	10,4	11,6	4,4	2,2
Raízes grossas	47,6	61,2	50,0	43,9	44,5	47,8	49,8
Ramos e tronco	18,1	11,9	14,9	13,1	20,5	15,1	17,5
Folhas	25,0	21,6	22,2	32,7	23,4	32,7	30,5