

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

Varição de atributos funcionais e sua influência no desempenho de espécies arbóreas reintroduzidas em áreas degradadas

Janaína de Fátima Fernandes

Orientadora:

Profa. Dra. Andréa Lúcia Teixeira de Souza

São Carlos, fevereiro de 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

Varição de atributos funcionais e sua influência no desempenho de espécies arbóreas reintroduzidas em áreas degradadas

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

São Carlos, fevereiro de 2018

Fernandes, Janaína de Fátima

Variação de atributos funcionais e sua influência no desempenho de espécies arbóreas reintroduzidas em áreas degradadas / Janaína de Fátima Fernandes. -- 2018.

114 f. : 30 cm.

Tese (doutorado) -Universidade Federal de São Carlos, campus São Carlos, São Carlos

Orientador: Andréa Lúcia Teixeira de Souza

Banca examinadora: Andréa Lúcia Teixeira de Souza, Renata Sebastiani, Raquel Stucchi Boschi, Rodrigo Augusto Santinelo Pereira, Flavio Antonio Maës dos Santos

Bibliografia

1. Traços funcionais. 2. Restauração florestal. 3. Áreas degradadas. I. Orientador. II. Universidade Federal de São Carlos. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada pelo Programa de Geração Automática da Secretaria Geral de Informática (SIn).

DADOS FORNECIDOS PELO (A) AUTOR (A)

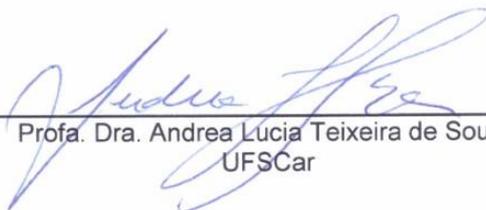


UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

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

Folha de Aprovação

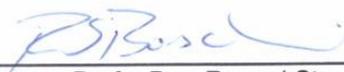
Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado da candidata Janaína de Fátima Fernandes, realizada em 19/02/2018:



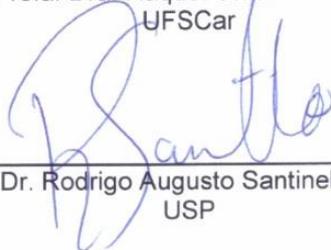
Profa. Dra. Andrea Lucia Teixeira de Souza
UFSCar



Profa. Dra. Renata Sebastiani
UFSCar



Profa. Dra. Raquel Stucchi Boschi
UFSCar



Prof. Dr. Rodrigo Augusto Santinelo Pereira
USP



Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos
UNICAMP

AGRADECIMENTOS

Inícios e finais de ciclos são momentos de reflexão e agradecimento: o fim de um ano e o início de outro, a mudança de idade no dia de aniversário, a conclusão do ensino médio, a entrada na universidade e tantos outros. O final desta jornada do Doutorado não poderia ser diferente. Acredito que foram os 4 anos da minha vida em que mais amadureci, tanto pessoalmente quanto academicamente. Este amadurecimento é algo muito pessoal, mas só foi possível porque eu tinha ao meu lado pessoas que contribuíram neste processo. Então eu não poderia deixar de expressar aqui a minha gratidão:

- À minha orientadora Profa. Dra. Andréa Lúcia Teixeira de Souza, com a qual tive o privilégio de trabalhar durante tantos anos, desde a graduação...quanto aprendizado! Minha profunda admiração pela sua disponibilidade para acompanhar de perto os alunos, discutir as questões científicas, ir a campo, sua sensibilidade em entender e respeitar as peculiaridades de cada orientando e auxiliá-los no amadurecimento e formação profissional. Com ela aprendi que o real aprendizado está no caminho e não no final. Obrigada por tudo e espero levar seu exemplo!
- Aos professores do Departamento de Ciências Ambientais da UFSCar (DCAm-UFSCar), grandes mestres com os quais tive o prazer de conviver e aprender muito.
- À Profa. Dra. Érica Pugliesi, Prof. Dr. Luciano Lopes e Prof. Dr. Vandoir Bourscheidt pela participação na banca de qualificação da aula pública; ao Prof. Dr. Marcel Tanaka, Dra. Raquel Boschi e Prof. Dr. Victor Saito pela participação na banca de qualificação do trabalho parcial da tese. As dicas, sugestões, discussões e correções foram muito valiosas para o meu amadurecimento acadêmico e melhoria deste trabalho.
- Ao Prof. Dr. Flavio Maës, Dra. Raquel Boschi, Profa. Dra. Renata Sebastiani e Prof. Dr. Rodrigo Santinelo por terem aceitado o convite para participar da banca de defesa da tese.
- Aos funcionários do DCAm e do PPGCAm pela solicitude e apoio.
- Aos alunos do curso de graduação em Gestão e Análise Ambiental da UFSCar pela ajuda no viveiro e em campo.

- Ao Caio Petri e ao Leonardo Macera pela organização dos mapas das áreas de estudo.
- Aos meus amigos do Laboratório de Ecologia Aplicada do DCAM-UFSCar pela convivência, ajuda com os experimentos, almoços no RU, por me ouvirem falar deste trabalho, pelas conversas descontraídas, que tornaram a caminhada mais leve e divertida. Um agradecimento especial à Liseth, minha companheira de praticamente todas as idas a campo, no viveiro e no laboratório, pela sua simplicidade e força, grande exemplo para mim! Vocês são sensacionais, certamente irão brilhar onde quer que forem!
- A todos da minha família, representados pelos meus pais Regina e Ivan e minha tia Lindalva, os grandes responsáveis por eu ser quem sou hoje e por eu ter conseguido chegar até aqui. Sempre me apoiaram e jamais colocaram qualquer obstáculo às minhas escolhas. Às vezes mesmo sem compreenderem muito bem o que esta jornada significava, confiaram em mim e sempre me ofereceram aquilo que mais importa: o amor! A vocês dedico este trabalho e minha eterna gratidão. Espero sempre ser motivo de orgulho e retribuir tudo o que fazem e fizeram por mim!
- Ao Paulo, meu melhor amigo e parceiro, por estar ao meu lado principalmente no último ano do Doutorado. Obrigada pela força, apoio, paciência, carinho, dedicação e por confiar em mim!
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudos concedida.
- A Deus, pelo dom da vida e a todas as formas de vida, meus objetos de estudo e inspiração.

SUMÁRIO

Apresentação.....	8
Resumo.....	9
Abstract.....	10
Introdução geral.....	11
Referências bibliográficas.....	14
Capítulo 1.....	19
Introdução.....	20
Material e Métodos.....	23
Resultados.....	31
Discussão.....	38
Referências bibliográficas.....	43
Apêndice.....	50
Capítulo 2.....	51
Introdução.....	52
Material e Métodos.....	55
Resultados.....	64
Discussão.....	71
Considerações finais.....	76
Referências bibliográficas.....	77
Capítulo 3.....	84
Introdução.....	85
Material e Métodos.....	88
Resultados.....	92
Discussão.....	99
Considerações finais.....	102
Referências bibliográficas.....	103
Apêndices.....	110
Considerações finais.....	112
Referências bibliográficas.....	113

APRESENTAÇÃO

Esta tese é composta por uma Introdução Geral, seguida por três capítulos e Considerações Finais. Na Introdução Geral busquei apresentar um panorama sobre o assunto da tese em geral e também comentários breves sobre o que trata cada capítulo. Em seguida, apresento os três capítulos, que apesar de serem independentes, estão inseridos dentro da mesma temática. Os capítulos foram escritos visando a submissão para periódicos científicos, embora eu tenha inserido no corpo do texto alguns elementos como figuras e tabelas, a fim de tornar o texto mais fluido e facilitar a leitura. Encerro a tese com as Considerações Finais gerais, fazendo uma reflexão sobre as motivações da tese e possíveis aplicações dos resultados obtidos neste estudo. Tanto a Introdução Geral quanto as Considerações Finais foram escritas em uma linguagem um pouco menos formal e técnica do que a linguagem utilizada na redação dos capítulos. Considero isto importante para que os possíveis leitores menos especializados nesta área de estudo possam compreender de forma mais clara e ter uma ideia geral sobre o assunto.

RESUMO

O estudo dos traços funcionais de espécies arbóreas pode ser uma ferramenta útil no contexto da restauração florestal de ambientes degradados. Isto se deve ao fato de que, compreender as correlações entre os diferentes traços e suas interações com os componentes abióticos do ambiente degradado, pode permitir maiores generalizações e previsões a respeito do desempenho dos indivíduos de diferentes espécies reintroduzidas nestes ambientes. Esta tese é constituída por três capítulos independentes, mas com o objetivo comum de avaliar as variações dos atributos funcionais e como eles determinam o desempenho de espécies arbóreas reintroduzidas em áreas degradadas. No primeiro capítulo, investigamos espécies nativas reintroduzidas em uma área de cerrado degradada. Avaliamos as mudanças nos atributos funcionais e nas correlações entre eles ao longo do desenvolvimento inicial dos indivíduos. Encontramos que as maiores alterações nos atributos funcionais ocorreram nos primeiros meses e que os filtros ambientais devem ter influenciado fortemente estas mudanças desde o início do desenvolvimento das espécies. No segundo capítulo, avaliamos a influência dos traços funcionais e das condições de cultivo das mudas na sobrevivência e crescimento dos indivíduos na mesma área de estudo do primeiro capítulo, em duas fases distintas do desenvolvimento das espécies em campo. Descobrimos que em cada uma das fases, diferentes atributos funcionais contribuíram para a maior ou menor sobrevivência e crescimento dos indivíduos e isto pode ser atribuído a diferentes fatores limitantes do ambiente em cada período. No terceiro capítulo conduzimos o estudo em outra área em processo de restauração que apresentava um gradiente de fertilidade do solo. Avaliamos se as variações nos atributos funcionais dentro de espécies foram uma resposta direta aos diferentes níveis de nutrientes do solo ou se foram devido ao tamanho diferencial dos indivíduos. Encontramos que as variações na maioria dos atributos funcionais se relacionaram apenas ao tamanho dos indivíduos que cresceram mais vigorosamente em solos mais férteis. De maneira geral, nós mostramos que os atributos funcionais variaram ao longo do desenvolvimento das espécies, se relacionaram às condições ambientais das áreas degradadas e ao tamanho dos indivíduos, determinando o desempenho das espécies nestas áreas. Os traços funcionais podem ser utilizados para prever a resposta das plantas às condições ambientais das áreas degradadas em que são reintroduzidas, podendo, desta forma, auxiliar o planejamento de estratégias mais eficientes de restauração florestal.

Palavras-chave: Traços funcionais. Restauração florestal. Áreas degradadas.

ABSTRACT

The study of tree species functional traits can be a useful tool in the context of forest restoration in degraded environments. That is because understanding relationships between different traits and their interactions with abiotic components of degraded environments can allow stronger generalizations and predictions on the performance of different reintroduced species in these environments. The present thesis is composed of three independent chapters that have the same objective of evaluating variations of functional attributes and how they determine the performance of reintroduced tree species in degraded areas. In the first chapter, we investigated native tree species reintroduced in a degraded Brazilian cerrado area. We evaluated changes in functional attributes over plant initial development and the relationships between them. We found that the largest changes in functional attributes occurred in the initial months, and that environmental filters must have influenced strongly these changes since the beginning of species development. In the second chapter, we evaluated the influence of functional traits and growing conditions on the survival and growth of plants in the same study area of the first chapter, in two different stages of species development in the field. We found that, at each stage, different functional attributes contributed to survival and growth, and this can be attributed to different environmental limiting factors at each stage. In the third chapter, we carried out a study in another area which was in restoration process, where soil presented a fertility gradient. We evaluated whether variations in functional attributes within species were a direct response to different levels of soil nutrients or due to the different sizes of plants. We found that variations in most functional attributes were related only to plant size, which grew more vigorously in more fertile soils. In general, we showed that functional attributes varied over the initial development of species, were related to the environmental conditions of degraded areas and to plant size, determining the performance of species in these areas. Functional traits can be useful for predicting plant response to the environmental conditions in degraded areas and can help in the planning of more efficient forest restoration strategies.

Keywords: Functional traits. Forest restoration. Degraded areas.

INTRODUÇÃO GERAL

O desmatamento de áreas florestais pelas atividades humanas, principalmente a conversão do uso da terra para plantio e pastagem, aliado ao manejo inadequado do solo, tem transformado os ecossistemas terrestres tropicais altamente biodiversos em terras degradadas (Allan 2004, Chazdon e Uriarte 2016). As principais consequências da degradação das florestas incluem a perda de diversidade da flora e fauna e de habitats adequados para a maioria das espécies nativas, além de acarretar a perda de nutrientes do solo, erosão, degradação de cursos d'água e comprometer a provisão de serviços ecossistêmicos nas paisagens (Cardinale et al. 2012, Chazdon e Uriarte 2016). A estimativa é de que há mais de 1 bilhão de hectares de florestas degradadas ao redor do mundo (Laestadius et al. 2012).

A degradação de uma comunidade florestal ocorre quando ela perde a capacidade de se recuperar naturalmente após sofrer um distúrbio. Dependendo da intensidade do mesmo, fatores indispensáveis para a manutenção da resiliência, como o banco de sementes e a capacidade de rebrota das espécies podem ser perdidos, impedindo o processo de regeneração natural ou tornando-o extremamente lento (Martins 2001). A regeneração natural de ecossistemas florestais degradados é limitada principalmente pela baixa disponibilidade de sementes viáveis, pelas altas taxas de predação das sementes e plantas jovens e pelas condições abióticas desfavoráveis à germinação (Nepstad et al. 1996). Quando isto ocorre, intervenções de restauração ambiental são necessárias visando acelerar a recuperação da área degradada. O reconhecimento da importância das florestas na manutenção da biodiversidade e das funções e serviços ecossistêmicos tem estimulado a incorporação de diversas ações de restauração florestal nas políticas públicas em todo o mundo (Palmer et al. 2014).

A restauração florestal pode ser definida como o processo de auxílio à recuperação dos ecossistemas florestais degradados através de técnicas que iniciam ou aceleram a recuperação da saúde, integridade e sustentabilidade destes ecossistemas (Mansourian 2005). As ações de restauração podem envolver diferentes objetivos, dependendo do nível de degradação (Laughlin 2014). Por exemplo, em situações de degradação extrema como em áreas de mineração abandonadas, podem ser necessárias ações visando recuperar as características abióticas do ambiente anteriormente à recuperação dos componentes bióticos (Hobbs e Cramer 2008). Já em situações de baixos níveis de degradação, as ações de restauração podem envolver apenas a manipulação dos componentes bióticos, como por exemplo o plantio e reintrodução de espécies vegetais (Laughlin 2014). Assim, as atividades de restauração a serem implantadas, bem como o tempo e custo da restauração são altamente dependentes do estado de degradação, dos fatores

ambientais limitantes à regeneração natural e também dos condutores de degradação presentes na área (Chazdon 2008).

A restauração de ambientes degradados é um dos grandes desafios ambientais do século XXI, dada a sua natureza complexa que envolve uma série de fatores abióticos e bióticos interagindo entre si (Hobbs e Harris 2001, Laughlin 2014). Considerando a reintrodução de espécies vegetais nos projetos de restauração florestal, compreender as respostas das diferentes espécies às condições de áreas degradadas pode ser importante na escolha de espécies a serem reintroduzidas e até mesmo na previsão do sucesso da restauração. Neste contexto, uma abordagem que tem atraído o interesse de estudiosos da área é o estudo dos traços funcionais das espécies, uma vez que os mesmos podem fornecer informações a respeito dos fatores que limitam a restauração efetiva dos ecossistemas e assim auxiliar o planejamento dos projetos de restauração florestal (Sandel et al. 2011, Asanok et al. 2013).

Traços funcionais são características morfológicas, fenológicas ou fisiológicas mensuráveis dos indivíduos que podem afetar o seu crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle et al. 2007). Por exemplo, em plantas, o conteúdo de matéria seca foliar pode ser considerado um traço funcional pois está positivamente relacionado à resistência das folhas a danos físicos, como herbivoria, vento e granizo (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Folhas com maior conteúdo de matéria seca tendem a ser mais resistentes do que folhas com menor conteúdo e, conseqüentemente podem ter vantagens na sobrevivência (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). A taxa de crescimento relativo também pode ser considerada um traço funcional já que está relacionada às estratégias de produtividade das plantas frente às condições ambientais variáveis (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Outros exemplos de traços funcionais em plantas são a densidade específica do caule, área foliar específica, concentrações de nitrogênio e fósforo foliar, fração em massa das raízes e o tamanho de sementes. Assim, traços funcionais de diferentes partes da planta, como sementes, folhas, raízes e arquitetura de partes aéreas podem fornecer informações complementares sobre o desempenho das plantas em seu ambiente e sobre sua distribuição ao longo de gradientes ambientais (Laughlin 2014). Uma distinção importante a ser feita é entre traço funcional e atributo funcional: traço funcional é a característica mensurável em si, já atributo funcional é o valor particular que um determinado traço possui em um dado lugar e tempo (Lavorel et al. 1997).

A abordagem de traços funcionais considera que estas características das espécies são as principais unidades selecionadas pelos filtros ambientais abióticos e bióticos e não as espécies em si (Weiher et al. 1998, Violle et al. 2007). Uma possível vantagem da utilização

desta abordagem é que ela permite fazer maiores generalizações e previsões das respostas dos indivíduos de diferentes espécies às condições ambientais do que uma abordagem cujo foco são as espécies (Brasil e Huszar 2011). A abordagem de traços funcionais lida principalmente com variáveis quantitativas: os atributos funcionais, as variáveis ambientais e as medidas de desempenho (ex. taxas de sobrevivência, crescimento e reprodução), podendo facilitar a identificação de padrões e, conseqüentemente formular previsões (Brasil e Huszar 2011). Além disso, muitos traços funcionais estão ligados à aquisição, utilização e conservação dos recursos do ambiente e podem, desta forma se relacionar a limitações ambientais particulares e estar associados às respostas das plantas às diferentes condições ambientais (Reich et al. 2003, Asanok et al. 2013, Jager et al. 2015). Por exemplo, um estudo conduzido em áreas em restauração na floresta tropical montana mostrou que espécies de sementes grandes e com alta densidade de madeira tenderam a ser mais sensíveis às condições limitantes do ambiente degradado (Asanok et al. 2013).

Os diferentes traços funcionais podem ser correlacionados, variar amplamente entre as espécies, entre populações e também variar ao longo do desenvolvimento dos indivíduos (Huante et al. 1995, Reich et al. 2003, Rozendaal et al. 2006, Andrade et al. 2014, Jager et al. 2015, Larson et al., 2015). As correlações entre os traços funcionais podem indicar diferentes estratégias das plantas em resposta ao ambiente (Wright et al. 2004, Donovan et al. 2011). Por exemplo, espécies crescendo em solos com baixa disponibilidade de nutrientes devem apresentar alto conteúdo de matéria seca foliar, associado à menor área da folha em relação à massa, resultando em baixa taxa fotossintética e de crescimento (Donovan et al. 2011). Estes atributos funcionais associados levam as espécies a serem mais conservativas quanto ao uso dos recursos ambientais limitados (Wright et al. 2004). Do mesmo modo, variações observadas nos atributos funcionais dentro de espécies podem refletir diferentes capacidades de resposta das plantas às variações ambientais (plasticidade fenotípica) (Baraloto et al. 2005, Chaturvedi et al. 2014, Jager et al. 2015). Um estudo conduzido em áreas florestais com diferentes níveis de nutrientes e disponibilidade de água mostrou que a área foliar específica apresentou alta variabilidade intraespecífica, de forma que em locais com baixa disponibilidade de água, as plantas apresentaram menor área foliar específica, evitando a perda excessiva de água pelas folhas (Andrade et al. 2014). Os atributos funcionais podem também mudar ao longo do desenvolvimento, em função do tamanho da planta, o qual por sua vez pode ser altamente plástico e responder às condições do ambiente em que os indivíduos se desenvolvem (Wright e McConnaughay 2002).

Neste estudo nós questionamos alguns aspectos acerca das variações dos atributos funcionais em resposta ao ambiente, considerando o contexto de áreas degradadas em processo de restauração florestal. Para tal, optamos por dividir este estudo em três capítulos independentes, embora conectados pelo mesmo objetivo geral: avaliar como os atributos funcionais variam e determinam o desempenho de espécies arbóreas reintroduzidas em áreas degradadas durante o processo de restauração florestal.

No primeiro capítulo conduzimos um estudo mais focado nos traços funcionais em si. Investigamos as variações dos atributos funcionais e das correlações entre eles durante o desenvolvimento inicial das espécies arbóreas nativas reintroduzidas em uma área degradada. No segundo capítulo, investigamos a influência destes traços na sobrevivência e crescimento das espécies arbóreas na mesma área de estudo do primeiro capítulo. No terceiro capítulo investigamos as respostas dos traços funcionais de sete espécies arbóreas aos níveis de nutrientes do solo após quatro anos de plantio. Diferentemente da área de estudo dos capítulos 1 e 2, a área experimental do capítulo 3 apresentava um gradiente de fertilidade de solo gerado por atividades anteriores à reintrodução das espécies arbóreas. Nós buscamos então verificar se as variações dos atributos funcionais dentro de espécies se relacionaram diretamente aos diferentes níveis de nutrientes do solo ou ao tamanho que os indivíduos apresentavam, o qual por sua vez poderia ser influenciado pelos nutrientes do solo.

Estudos como este, que investigam os traços funcionais e as relações entre eles e o ambiente podem esclarecer questões fundamentais de como indivíduos de diferentes espécies ou dentro de uma mesma população respondem a ambientes degradados durante o processo de restauração florestal. Além disto, estas informações podem auxiliar no planejamento dos projetos de restauração florestal, por exemplo, na escolha de espécies ou no planejamento do manejo mais adequado da área a ser restaurada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan, J. D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land-use on river ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 35: 257-284.
- Andrade, B. O.; Overbeck, G. E.; Pilger, G. E.; Hermann, J. M.; Conradi, T.; Boldrini, I. I.; Kollmann, J. 2014. Intraspecific trait variation and allocation strategies of calcareous

- grassland species: results from a restoration experiment. **Basic and Applied Ecology**, 15 (7): 590-598.
- Asanok, L.; Marod, D.; Duengkae, P.; Pranmongkol, U.; Kurokawa, H.; Aiba, M.; Katabuchi, M.; Nakashizuka, T. 2013. Relationships between functional traits and the ability of forest tree species to reestablish in secondary forest and enrichment plantations in the uplands of northern Thailand. **Forest Ecology and Management**, 296: 9-23.
- Baraloto, C.; Forget, P. M.; Goldberg, D. E. 2005. Seed mass, seedling size and Neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, 93 (6): 1156-1166.
- Brasil, J.; Huszar, V. L. M. 2011. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. **Oecologia Australis**, 15 (4): 799-834.
- Cardinale, B. J.; Duffy, J. E.; Gonzalez, A.; Hooper, D. U.; Perrings, C.; Venail, P.; Narwani, A.; Mace, G. M.; Tilman, D.; Wardle, D. A.; Kinzig, A. P.; Daily, G. C.; Loreau, M.; Grace, J. B.; Larigauderie, A.; Srivastava, D. S.; Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, 486: 59–67.
- Chaturvedi, R. K.; Raghubanshi, A. S.; Singh, J. S. 2014. Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. **Journal of Plant Ecology**, 7 (6): 544-558.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. **Science**, 320: 1458-1460.
- Chazdon, R. L.; Uriarte, M. 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. **Biotropica**, 48 (6): 709–715.
- Donovan, L. A.; Maherali, H.; Caruso, C. M.; Huber, H.; Kroon, H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, 26: 88-95.

- Hobbs, R.J.; Harris, J.A. 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. **Restoration Ecology**, 9: 239–246.
- Hobbs, R.J.; Cramer, V. A. 2008. Restoration ecology: interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change. **Annual Review of Environment and Resources**, 33: 39–61.
- Huante, P.; Rincón, E.; Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology**, 9 (6): 849–858.
- Jager, M. M.; Richardson, S. J.; Bellingham, P. J.; Clearwater, M. J.; Laughlin, D. C. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, 103 (2): 374–385.
- Laestadius, L.; Maginnis, S.; Minnemeyer, S.; Potapov, P.; Saint-Laurent, C.; Sizer, N. 2012. Mapping opportunities for forest landscape restoration. **Unasylva**, 62: 47–48.
- Larson, J.E.; Sheley, R.L.; Hardegree, S.P.; Doescher, P.S.; James, J.J. 2015. Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. **Journal of Applied Ecology**, 52: 199–209.
- Laughlin, D.C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. **Ecology Letters**, 17: 771–784.
- Lavorel, S.; McIntyre, S.; Landsberg, J.; Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. **Trends in Ecology & Evolution**, 12: 474–478.
- Mansourian, S. Overview of forest restoration strategies and terms. In: Mansourian, S.; Vallauri, D.; Dudley, N. (eds) **Forest Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees. Linking Restoration and Ecological Succession**. New York: Springer, 2005. p. 8–13.

- Martins, S.V. **Recuperação de matas ciliares**. Viçosa: Aprenda Fácil/Centro de Produções Técnicas, 2001. 146 p.
- Nepstad, D. C.; Uhl, C.; Pereira, C. A.; Silva, J. M. C. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. **Oikos**, 76: 25-39.
- Palmer, M. A.; Hondula, K. L.; Koch, B. J. 2014. Ecological Restoration of Streams and Rivers: Shifting Strategies and Shifting Goals. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 45: 247-269.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M. S.; Cornwell, W. K.; Craine, J. M.; Gurvich, E.; Urcelay, C.; Veneklaas, J.; Reich, P. B.; Poorter, L.; Wright, J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J. G.; de Vos, A. C.; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J. G.; Thompson, K.; Morgan, H. D.; terSteege, H.; van der Heijden, M. G. A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M. V.; Conti, G.; Staver, A. C.; Aquino, S.; Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61 (3): 167-234.
- Reich, P. B.; Wright, I. J.; Cavender-Bares, J.; Craine, J. M.; Oleksyn, J.; Westoby, M.; Walters, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences** 164: S143-S164.
- Rozendaal, D. M. A.; Hurtado, V. H.; Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, 20: 207–216.
- Sandel, B.; Corbin, J. D.; Krupa, M. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, 2 (2): 1-16.

- Violle, C.; Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116 (5): 882-892.
- Weiher, E.; Clarke, G. D. P.; Keddy, P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. **Oikos**, 81: 309-322.
- Wright, S. D.; McConnaughay, K. D. M. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. **Plant Species Biology**, 17: 119–131.
- Wright, I. J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D. D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J. H. C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P. K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B. B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J. J.; Navas, M.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorte, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V. I.; Roumet, C.; Thomas, S. C.; Tjoelker, M. G.; Veneklaas, E. J.; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 498: 821-827.

CAPÍTULO 1

Traços funcionais de espécies arbóreas nativas ao longo do desenvolvimento inicial em uma área degradada em restauração

Janaína de Fátima Fernandes¹, Andréa Lúcia Teixeira de Souza²

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

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

INTRODUÇÃO

Traços funcionais são características mensuráveis dos organismos que podem influenciar o seu crescimento, reprodução e sobrevivência, uma vez que estão associadas à aquisição, utilização e conservação de recursos (Reich et al. 2003, Violle et al. 2007). Os atributos funcionais de plantas podem variar ao longo de seu desenvolvimento e estar relacionados às respostas das plantas às diferentes condições ambientais, e estes aspectos têm sido amplamente estudados em diversos tipos de ambientes ao redor do mundo (Huante et al. 1995, Rozendaal et al. 2006, Andrade et al. 2014, Jager et al. 2015). No contexto da restauração florestal, estudos com esta temática podem contribuir para a compreensão e previsão das respostas de diferentes espécies de plantas às condições da área degradada em que são reintroduzidas.

As variações nos atributos funcionais, dentro e entre espécies, refletem as estratégias ecológicas das espécies em resposta aos fatores ambientais e estão associadas a diversos processos ecológicos importantes dos ecossistemas em diferentes escalas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). De forma geral, as plantas podem apresentar dois tipos de estratégias relacionadas à aquisição e uso dos recursos: a aquisitiva e a conservativa. Estas duas estratégias estão nos extremos do chamado “espectro de economia foliar”, que representa um padrão de correlações entre os traços funcionais de folhas que as plantas podem apresentar (Donovan et al. 2011). Em um dos extremos estão as espécies de estratégia aquisitiva, caracterizadas pelo crescimento rápido, com folhas de curta duração e de baixo investimento em massa seca por área. São folhas estruturalmente de baixo custo, alto teor de nitrogênio e alta taxa fotossintética e de respiração. Espécies de estratégia mais conservativa normalmente apresentam crescimento lento, folhas de longa duração, alto investimento em massa seca, proteção dos tecidos e estruturas de reserva e estruturalmente de alto custo, com baixo teor de nitrogênio e baixa taxa fotossintética e de respiração (Donovan et al. 2011, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Estas diferentes combinações de atributos funcionais equilibram os custos de construção de folhas e o benefício que elas fornecem na forma de fixação de carbono através da fotossíntese.

A área foliar, área foliar específica e o conteúdo de matéria seca foliar são traços funcionais que se relacionam com a capacidade de obtenção de recursos acima do solo e as estratégias de uso de recursos pelas espécies de plantas. Espécies com altos valores de área foliar específica podem apresentar uma maior interceptação de luz por unidade de massa foliar, aumentando assim as taxas de aquisição de recursos, além de possuírem maior concentração de

nitrogênio foliar, o qual é um importante componente de enzimas ligadas à fotossíntese (Takashima et al. 2004, Poorter e Garnier 2007). A área foliar específica também tem sido associada à disponibilidade de recursos do solo e à precipitação. Um estudo conduzido com espécies de plantas perenes da Austrália mostrou que sob baixa disponibilidade de nutrientes e umidade no solo, a área foliar específica das plantas era menor, tornando mais lenta a captura de energia luminosa por grama de massa seca investida nas folhas. Além disso, a taxa de substituição das folhas era mais lenta, podendo favorecer atributos funcionais relacionados à longevidade da folha nestes ambientes (Cunningham et al. 1999). Outro estudo realizado com espécies arbóreas mostrou que a morfologia das folhas foi associada ao sombreamento, pois em condições de pouca luz as espécies possuíam maior área foliar específica (Reich et al. 1998). O maior conteúdo de matéria seca foliar pode estar associado à menor perda de água e à maior resistência das folhas a danos físicos e parece estar relacionado com a maior sobrevivência das plantas após o estabelecimento (Pérez-Harguindeguy et al. 2013, Larson et al. 2015).

O tamanho da semente expresso pela sua massa também é considerado um traço funcional, pois pode estar associado à sobrevivência e estabelecimento das plântulas frente às condições ambientais estressantes (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Sementes grandes possuem uma maior quantidade de reservas, as quais podem ser utilizadas e favorecer o desenvolvimento nestes ambientes (Wright e Westoby 1999). Além disto, o tamanho das sementes pode estar relacionado ao tamanho inicial e à taxa de crescimento relativo dos indivíduos. Alguns estudos mostraram que sementes maiores originaram indivíduos inicialmente maiores, mas cresceram mais lentamente em relação a indivíduos provenientes de sementes menores, podendo favorecer o estabelecimento das espécies de sementes maiores em ambientes com baixa disponibilidade de recursos (Rincón e Huante 1993, Leishman et al. 2001, Baraloto et al. 2005).

Além da disponibilidade geral de recursos, outro fator importante para a resposta das plantas é a distribuição do recurso limitante no ambiente. A hipótese de “equilíbrio funcional da alocação de biomassa” propõe que as plantas devem alocar uma maior quantidade de recursos para as partes aéreas se o fator limitante para o crescimento estiver acima do solo (ex. luz e dióxido de carbono) e uma maior quantidade de recursos para o desenvolvimento do sistema radicular em locais onde o fator limitante esteja abaixo do solo (ex. nutrientes e água) (Brouwer 1963). O equilíbrio na alocação de biomassa para partes aéreas e radiculares ocorre quando os recursos acima e abaixo do solo estão limitando igualmente o crescimento das plantas (Bloom et al. 1985).

Apesar da predominância de uma ou outra estratégia em resposta às condições ambientais, estas estratégias estão nos extremos do espectro de economia foliar, ou seja, há um intervalo de possíveis respostas das plantas e de relações entre os traços. Alguns estudos têm mostrado que existe uma faixa ótima de valores de atributos funcionais que permitem que as espécies consigam competir e se estabelecer em locais em que os recursos são limitados (Fort et al. 2014, Andrade et al. 2014). Asanok et al. (2013), por exemplo, avaliaram o desempenho de espécies de floresta tropical montana em áreas restauradas e encontraram que as espécies com menor densidade da madeira e tamanho de semente tenderam a ser menos sensíveis às condições ambientais e tiveram seu recrutamento menos limitado nestas áreas, em relação às aquelas com maior densidade da madeira e tamanho da semente.

No contexto da restauração de áreas degradadas, em que existem diversas limitações ambientais tanto bióticas quanto abióticas, as espécies muitas vezes são reintroduzidas em locais com condições ambientais bastante diferentes das condições das áreas de referência (Andrade et al. 2014). Assim, as espécies com uma maior capacidade de ajustar a expressão dos traços funcionais ligados à obtenção de recursos, são mais prováveis de se estabelecerem nestas áreas. O grau de plasticidade das espécies quanto às mudanças nos atributos funcionais deve estar relacionado à disponibilidade variável dos diferentes recursos dos ambientes naturais ao longo do tempo (Shipley e Meziane 2002).

Estudos recentes têm avaliado a variação dos atributos funcionais e as respostas das espécies reintroduzidas em áreas degradadas, mas estes estudos avaliaram os traços em ambientes com pelo menos 20 anos após as ações de restauração (Asanok et al. 2013, Andrade et al. 2014). Informações sobre os traços funcionais na fase inicial do desenvolvimento das plantas no ambiente degradado, na fase em que elas estão se adaptando ao ambiente com condições limitadas, são escassas.

Neste estudo nós avaliamos os traços funcionais de diferentes espécies arbóreas nativas e as correlações entre eles na fase inicial de desenvolvimento destas espécies, quando reintroduzidas em uma área degradada. Nós esperávamos que os atributos funcionais e as correlações entre eles mudassem ao longo do desenvolvimento inicial, ajustando-se às condições ambientais de campo. Logo, neste estudo buscamos responder as seguintes perguntas: (1) As maiores mudanças nos atributos funcionais das diferentes espécies arbóreas nativas e nas correlações entre eles ocorrem nos primeiros meses de desenvolvimento das espécies na área degradada em que foram reintroduzidas, como uma resposta adaptativa às condições ambientais?; (2) Como são as mudanças nos diferentes atributos funcionais das

espécies e nas correlações entre eles em resposta às condições ambientais da área degradada, ao longo do desenvolvimento inicial?

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies selecionadas para o plantio

Selecionamos para o plantio 15 espécies arbóreas de diferentes tamanhos de semente, formando um gradiente de tamanho de semente (Tabela 1) com base na lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do Estado de São Paulo (Barbosa et al. 2015). A escolha destas espécies levou em conta também a disponibilidade de sementes e mudas em viveiros da região.

Tabela 1. Lista das espécies selecionadas com a numeração, nome popular, família, valores médios da massa da semente que expressa seu tamanho e índice de forma da semente. * = A numeração das espécies foi feita em ordem crescente de tamanho da semente; † = Valores do índice mais próximos de 0 indicam sementes mais esféricas e mais próximos de 1 indicam espécies mais alongadas e/ou achatadas.

Espécies (numeração*)	Nome popular	Família	Massa da semente (g)	Índice de forma da semente [†]
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho (1)	Cambará	Asteraceae	0,00040	0,2597
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul (2)	Embaúba-branca	Urticaceae	0,00043	0,1152
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. (3)	Mutambo	Malvaceae	0,0080	0,0303
<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez (4)	Capororoca	Primulaceae	0,0101	0,0015
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins (5)	Sobrasil	Rhamnaceae	0,0160	0,0189
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud. (6)	Louro-pardo	Boraginaceae	0,0183	0,1495
<i>Astronium graveolens</i> Jacq. (7)	Guaritá	Anacardiaceae	0,0280	0,1992
<i>Cedrela fissillis</i> Vell. (8)	Cedro-rosa	Meliaceae	0,0355	0,1779
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms (9)	Pau-d´alho	Phytolaccaceae	0,0438	0,0413
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub. (10)	Canafístula	Fabaceae	0,0551	0,1752
<i>Pterogyne nitens</i> Tul. (11)	Amendoim-bravo	Fabaceae	0,0858	0,1844
<i>Bauhinia forficata</i> Link (12)	Unha-de-vaca	Fabaceae	0,3125	0,2003
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. (13)	Copaíba	Fabaceae	0,3127	0,0239
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess. (14)	Guanandi	Calophyllaceae	0,8550	0,0063
<i>Hymenaea courbaril</i> L. (15)	Jatobá	Fabaceae	5,5996	0,0534

Área de estudo

Conduzimos a primeira parte do experimento no viveiro do Departamento de Ciências Ambientais (DCAm) da Universidade Federal de São Carlos, *campus* São Carlos, SP. A segunda parte do nosso experimento foi conduzido em uma área de preservação permanente composta por vegetação de cerrado em fase de regeneração (Paese 1997) também no *campus* da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, nas coordenadas 21°58'48'' latitude Sul e 47°52'28'' longitude Oeste (Figura 1). A vegetação original da área foi degradada, está em fase de restauração e atualmente é composta por arbustos, arvoretas e estrato herbáceo. Há um remanescente de floresta ciliar adjacente à área de estudo (Figura 1), o qual consideramos como a floresta de referência para a comparação das características do solo.

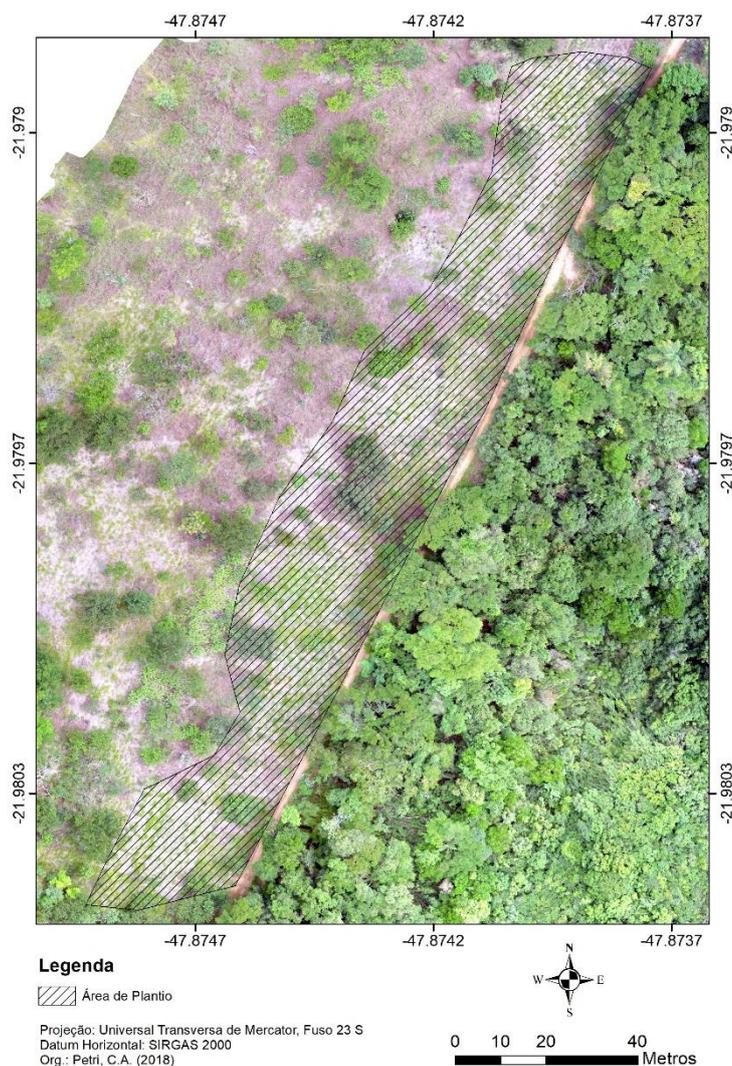


Figura 1. Imagem aérea do local de estudo. O destaque hachurado corresponde à área das parcelas em que foi feito o plantio das mudas.

O clima da região é tropical de altitude, classificado como Cwa segundo Köppen, clima quente com inverno seco. A temperatura média do mês mais quente ultrapassa 22°C, a do mês mais frio é menor do que 18°C e a pluviosidade média anual é 1468,0 mm (Soares et al. 2003). A cota altimétrica da área varia entre 815 e 895 m e a declividade varia de 0 a 8%, caracterizada pelo relevo suave ondulado em que o solo não é suscetível a perda por erosão (Paese 1997).

O solo predominante é o Latossolo Vermelho-Amarelo (Lorandi 1988). Com o objetivo de obter uma referência da qualidade do solo, realizamos a análise do solo da área degradada em fase de restauração e da floresta de referência. Coletamos amostras compostas na profundidade entre 0 e 20 cm com o uso de um trado em três parcelas na área degradada e em três locais no interior da floresta de referência, aproximadamente na mesma direção das parcelas da área degradada. Cada amostra composta foi obtida através da mistura e homogeneização de três amostras deformadas simples distribuídas aleatoriamente dentro de cada parcela. Encaminhamos as amostras ao Laboratório de Fertilidade do Solo da UFSCar/*campus* Araras, onde foram feitas as análises seguindo o protocolo estabelecido por Raij et al. (2001). O pH não diferiu entre o solo da área de estudo e o da floresta de referência e tinha valores considerados muito baixos, sendo ambos considerados solos de acidez muito elevada ($\text{pH} < 4,5$) (Ribeiro et al. 1999). A soma de bases (SB), que corresponde a soma dos cátions do solo (K, Ca, Mg), também não diferiu entre os solos e foi baixa para as duas áreas (Ribeiro et al. 1999) (Tabela 2). Ou seja, tanto na área em que foi feito o plantio quanto na área de referência, as quantidades de nutrientes no solo eram baixas.

A concentração de matéria orgânica (M.O.), de H+Al e a Capacidade de Troca Catiônica (CTC) foram menores no solo da área degradada do que no solo da floresta de referência (Tabela 2). A matéria orgânica e a capacidade de troca catiônica são características importantes dos solos ligadas à retenção e liberação de íons nutrientes para serem absorvidos pelo sistema radicular das plantas (Aprile e Lorandi 2012, Kononova 2013). Enquanto a M.O. favorece a disponibilidade de nutrientes no solo e a taxa de absorção dos mesmos pelas raízes das plantas, a CTC representa a gradação da capacidade de liberação dos nutrientes, favorecendo a manutenção da fertilidade por um período mais prolongado (Kononova 2013, Brady e Weil 2013). Assim, a disponibilidade de nutrientes para absorção pelas plantas na área degradada em que foi feito o plantio era menor quando comparada à área de referência.

Tabela 2. Resultados da ANOVA comparando os parâmetros do solo [média (erro padrão)] da floresta de referência e da área degradada em restauração. P= Fósforo disponível; M.O.= Matéria Orgânica; K= Potássio trocável; H+Al= Hidrogênio e Alumínio; SB= soma de bases; CTC= Capacidade de troca de cátions; N= concentração total de Nitrogênio, seguidas de suas respectivas unidades. ns = não significativo; *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$; † $P < 0,10$

Parâmetro	Floresta de referência	Área em restauração	Floresta x Restauração	
			F	P
pH	4,07 (0,03)	4,17 (0,12)	0,75	ns
M.O. (g/dm ³)	26,0 (1,15)	15,67 (0,67)	49,707	***
N (ppm)	2400,0 (230,94)	2600,0 (529,15)	0,171	ns
P (mg/dm ³)	6,33 (1,76)	15,0 (7,0)	1,491	ns
K (mmolc/dm ³)	1,90 (0,4)	1,13 (0,07)	5,054	†
Ca (mmolc/dm ³)	4,78 (1,06)	4,15 (0,34)	1,722	ns
Mg (mmolc/dm ³)	2,51 (0,19)	3,10 (0,17)	5,269	†
H+Al (mmolc/dm ³)	32,0 (2,08)	16,67 (0,67)	38,707	**
SB (mmolc/dm ³)	9,19 (1,61)	8,39 (0,21)	0,312	ns
CTC (mmolc/dm ³)	41,19 (1,1)	25,05 (0,88)	92,612	***

Delineamento experimental e medidas dos traços funcionais

Na primeira parte do experimento, realizada no viveiro, fizemos o plantio de 35 sementes de cada espécie. Quando necessário, conduzimos tratamento prévio de superação da dormência conforme procedimentos indicados na literatura. Nas sementes de amendoim-bravo e canafístula fizemos um pequeno corte com alicate na porção oposta ao eixo embrionário. Nas sementes de jatobá fizemos a escarificação mecânica para raspar levemente o tegumento da semente na porção basal utilizando um esmeril elétrico. Para superar a dormência de mutambo fizemos a imersão das sementes em água a 90°C por cinco minutos e posteriormente imersão em água a temperatura ambiente por 12 horas, enquanto para o sobrasil fizemos a imersão em água a temperatura ambiente por 24 horas. Após os tratamentos prévios de superação da dormência, fizemos o plantio das sementes em tubetes rígidos de polipropileno com 6,3 × 19,0 cm (volume= 290,0 cm³), preenchidos com um substrato composto por turfa sphagno, vermiculita expandida, calcário dolomítico, gesso agrícola e fertilizante NPK (traços), com pH 5,5 (±0,5). As condições de cultivo foram a 20% de sombreamento e irrigação por micro-aspersão durante dois minutos, três vezes ao dia. Monitoramos mensalmente os tubetes no viveiro por quatro meses após a germinação.

Na segunda parte do experimento, realizada no campo, demarcamos 10 parcelas de 20 x 12 m na área degradada, próximas e paralelas à floresta de referência. Removemos totalmente as gramíneas exóticas das parcelas para que a competição com as mesmas não influenciasse os resultados (Davy 2002, Pereira et al. 2013) e quando necessário fizemos o controle de formigas

cortadeiras. Na estação chuvosa (início de janeiro de 2016) fizemos o plantio em fileiras intercaladas com uma distância de 2 m entre as fileiras e 2 m entre as plântulas de cada fileira. Distribuimos as plantas de forma que cada parcela possuísse todas as espécies, totalizando 32 indivíduos de cada espécie e, portanto, 480 indivíduos em campo no total. A maior parte das plantas usadas no experimento de campo foram adquiridas em um viveiro da região e as demais foram produzidas no viveiro do DCAM/UFSCar. Vistoriamos as parcelas mensalmente até os 14 meses após o plantio, ou seja, até março de 2017.

Traços funcionais

Nós medimos seis traços funcionais: dois traços de sementes (tamanho e forma das sementes), um traço de crescimento (taxa de crescimento relativo) e três traços de folhas (área foliar, área foliar específica e conteúdo de matéria seca foliar). Para a obtenção do traço de crescimento no experimento em viveiro, fizemos medidas um mês e quatro meses após a emergência das plântulas. Para os dados de folhas, fizemos as medidas quatro meses após a germinação das sementes. No experimento em campo, as medidas dos traços foram feitas na ocasião do plantio, aos quatro meses e aos 14 meses após o plantio. Obtivemos os dados nesses tempos para capturar os traços funcionais no início da adaptação das espécies em campo ao final da estação chuvosa e após elas terem passado pela estação seca e chuvosa. Neste estudo nomeamos de “Viveiro”, o tempo em que as plantas estavam ainda em viveiro antes do plantio em campo (da semente até os quatro meses após a emergência); “Campo 4”, quatro meses após o plantio em campo e “Campo 14”, 14 meses após o plantio em campo.

Traços de sementes – Pesamos separadamente 100 sementes de cada espécie em balança com precisão de 0,001g e fizemos a média para obter o tamanho da semente (TS) de cada espécie expresso pela sua massa. Para determinar a forma das sementes (FS), medimos o comprimento, largura e espessura de 100 sementes de cada espécie com o auxílio de um paquímetro digital e fizemos a média das três medidas por espécie. A FS foi dada pela estimativa da variância dos valores do comprimento, largura e espessura da semente, após transformar todos os valores de modo que o comprimento fosse a unidade. Quanto mais próximo de zero é o valor da variância, mais esféricas são as sementes. Valores mais próximos de 1 indicam sementes mais alongadas, cilíndricas ou achatadas (Thompson et al. 1993).

Traços de folhas – Para obter a área foliar (AF), a área foliar específica (AFE) e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) selecionamos, no mínimo, 10 folhas de diferentes indivíduos para cada espécie de planta. Obtivemos as folhas de no mínimo cinco e no máximo 10 indivíduos de cada espécie. As folhas selecionadas eram jovens, sem indícios de herbivoria ou patógenos e completamente expandidas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). As folhas frescas foram pesadas para determinar a massa fresca foliar, em seguida foram fotografadas para obter a imagem em computador e a AF foi calculada utilizando-se o software ImageJ (Rasband 2009). Em seguida, as folhas foram embaladas em sacos de papel e secas em estufa de circulação forçada de ar a $65^{\circ}\text{C} \pm 5^{\circ}\text{C}$ até a estabilização de sua massa. As folhas secas foram pesadas para a obtenção da massa seca foliar. A AFE foi calculada dividindo-se a área foliar da folha fresca pela massa seca foliar e o CMSF foi obtido dividindo-se a massa seca foliar pela massa fresca foliar.

Traço de crescimento – Medimos o diâmetro na base do colo das plantas utilizando um paquímetro digital para estimar a área basal. Para obter a altura das plantas, fizemos a medição desde a base do colo até a máxima altura da planta utilizando uma trena rígida. Para obter a massa da planta inteira, pesamos 10 indivíduos de cada espécie separadamente em uma balança de precisão, incluindo as raízes. Como as relações alométricas entre altura e diâmetro variam entre as espécies de plantas, ou seja, há espécies mais altas e de menor diâmetro, há aquelas mais baixas e de maior diâmetro, e assim por diante, sugerimos utilizar outra medida de tamanho da planta ao invés de simplesmente a altura ou diâmetro. Para isto, estimamos o tamanho da parte aérea da planta com base no seu ramo principal fazendo analogia com um cilindro e então calculamos o volume (VC) do ramo principal multiplicando a área basal pela altura de cada planta. Conduzimos regressões lineares para verificar se o VC era realmente a melhor medida que representava o tamanho da planta inteira (massa da planta inteira) do que simplesmente a altura ou o diâmetro (ver Apêndice A). Verificamos que os maiores valores do coeficiente de determinação (R^2 ajustado) foram os do modelo com o volume do cilindro, ou seja, o volume do cilindro se relacionou mais ao tamanho da planta inteira do que a altura ou o diâmetro basal (ver Apêndice A). Assim, optamos por considerar o tamanho da parte aérea expresso pelo volume do cilindro (VC) e utilizá-lo nas estimativas das taxas de crescimento relativo.

A taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculada para cada indivíduo separadamente e utilizamos a média por espécie. A TCR foi dada pela seguinte equação:

$$TCR = \frac{\ln(VC_2) - \ln(VC_1)}{t_2 - t_1}$$

Onde, VC_2 = volume do cilindro no tempo t_2 , VC_1 = volume do cilindro no tempo t_1

Análise de dados

Nós conduzimos Análises de Variância (ANOVA) para avaliar as mudanças dos atributos funcionais entre as três fases do processo de reintrodução das espécies na área experimental: em viveiro, ao final dos primeiros quatro meses em campo e aos 14 meses em campo. Em caso de significância da ANOVA, comparações múltiplas foram conduzidas usando teste Tukey HSD. Estas análises foram feitas utilizando o software Systat 13.0 (Systat 2012).

Para verificar entre quais fases do desenvolvimento das espécies em campo ocorreram as maiores mudanças nos atributos funcionais, calculamos a diferença da média por espécie de cada um dos atributos entre o Viveiro e Campo 4 (diferença do traço= valor médio do traço aos quatro meses - valor médio do traço no viveiro) e entre Campo 4 e Campo 14 (diferença do traço= valor médio do traço aos 14 meses - valor médio do traço aos quatro meses). Em seguida, conduzimos a ACP com estas diferenças dos atributos funcionais. Nós conduzimos a Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) para checar se as diferenças nos atributos funcionais entre o Viveiro e Campo 4 diferiram das diferenças entre Campo 4 e Campo 14. Para visualizarmos como foram as mudanças nos atributos funcionais diretamente do início ao fim do experimento, ou seja, das plantas em viveiro para os 14 meses após o plantio em campo, conduzimos outra ACP com a diferença (diferença do traço= valor médio do traço aos 14 meses - valor médio do traço no viveiro).

A fim de avaliar as correlações entre os traços funcionais nos diferentes tempos, nós conduzimos Análises de Componentes Principais (ACP) com os valores médios dos atributos funcionais por espécie, separadamente para o Viveiro, Campo 4 e Campo 14. Os valores foram previamente checados quanto à normalidade e AF, AFE e TS foram transformados para logaritmo natural. Todas as variáveis foram padronizadas com média 0 e variância 1. Todas as Análises de Componentes Principais e a Permanova foram conduzidas utilizando o software PRIMER/PERMANOVA 6.0 (Anderson et al. 2008).

RESULTADOS

Mudanças dos atributos funcionais entre as fases do processo de reintrodução das espécies arbóreas nativas

A área foliar (AF) e a taxa de crescimento relativo de cada espécie de planta (TCR) foram os traços funcionais que se alteraram significativamente para a maioria das espécies (10/15 espécies e 12/15 espécies, respectivamente), principalmente entre o viveiro e os 14 meses em campo, mas também entre o viveiro e os 4 meses em campo (Tabela 3). Entre os 4 e 14 meses em campo também houve mudanças nestes atributos funcionais, embora para menos espécies (Tabela 3). A área foliar específica (AFE) e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) também mudaram entre os tempos de desenvolvimento das plantas, embora para um número menor de espécies (5/15 espécies e 7/15 espécies, respectivamente) quando comparado aos demais traços funcionais (Tabela 3).

Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (ACP) das diferenças dos atributos funcionais das plantas entre o Viveiro e Campo 4 e entre Campo 4 e Campo 14 explicaram 80,8% da variação nos dados. O primeiro eixo explicou 45,6% da variação, e a TCR, AFE e AF foram correlacionados positivamente com este eixo. O segundo eixo explicou 35,2% da variação dos dados e o CMSF foi negativamente correlacionado com este eixo (Figura 2a).

As mudanças nos atributos funcionais das espécies entre o Viveiro e Campo 4 foram maiores quando comparadas às mudanças nos atributos entre Campo 4 e Campo 14 ($Pseudo F = 13,172$, $P < 0,001$) (Figura 2a). A diferença nos valores de AFE, AF e TCR das plantas foi negativa entre o Viveiro e Campo 4 e positiva entre Campo 4 e Campo 14 para a maioria das espécies. Ou seja, AFE, AF e TCR das plantas em geral diminuíram do viveiro para os 4 meses em campo e aumentaram dos 4 para os 14 meses em campo. Quanto ao CMSF, a diferença foi negativa entre o Viveiro e Campo 4 e positiva entre Campo 4 e Campo 14 para a maioria das espécies. Ou seja, o CMSF em geral também diminuiu do viveiro para os 4 meses em campo e aumentou dos 4 para os 14 meses (Figura 2a).

Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais das diferenças nos atributos funcionais das plantas entre o viveiro e aos 14 meses após o plantio explicaram 96,8% da variação nos dados. O primeiro e segundo eixo explicaram 47,4% e 39,9% da variação, respectivamente. As diferenças na AF e no CMSF foram positivas e as diferenças na TCR e

AFE foram negativas para a maioria das espécies. Isto é, a AF e CMSF em geral aumentaram nas plantas aos 14 meses em campo em relação às plantas no viveiro. Por outro lado, a TCR e a AFE em geral diminuíram do viveiro para os 14 meses em campo (Figura 2b).

Tabela 3. Resultados das ANOVAS comparando os traços funcionais foliares e o traço de crescimento [média (erro padrão)] entre as espécies no viveiro, após 4 meses em campo (Campo 4) e após 14 meses em campo(Campo14). AF= área foliar; AFE= área foliar específica; CMSF= conteúdo de matéria seca foliar; TCR= taxa de crescimento relativo. Letras diferentes representam diferenças significativas de acordo com o teste Tukey HSD. ns = não significativo; *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$; † $P < 0,10$. As espécies estão organizadas por ordem crescente de tamanho da semente.

Traços funcionais	AF (cm ²)			F	P	AFE (cm ² /g)			F	P
	Viveiro	Campo 4	Campo 14			Viveiro	Campo 4	Campo 14		
Espécie										
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>	103,05 (5,23)a	91,33 (14,78)a	129,04 (7,44)a	3,5	†	88,63 (3,84)a	102,81 (17,2)a	62,45 (4,18)b	7,88	**
<i>Cecropia pachystachya</i>	19,21 (1,96)a	27,51 (5,62)a	83,39 (20,61)b	18,94	***	159,95 (10,92)a	131,53 (23,48)a	122,23 (7,38)a	2,73	†
<i>Guazuma ulmifolia</i>	28,84 (1,38)a	11,26 (2,01)b	15,8 (3,66)b	15,25	***	162,54 (4,93)	150,49 (4,06)	173,82 (31,31)	0,3	ns
<i>Rapanea ferruginea</i>	41,68 (2,05)a	17,43 (3,38)b	40,24 (8,12)a	6,84	**	143,20 (2,96)	105,87 (30,11)	117,98 (9,82)	2,34	ns
<i>Colubrina glandulosa</i>	12,64 (1,08)a	54,04 (15,94)b	75,28 (22,9)b	17,94	***	143,52 (6,57)	120,21 (18,17)	137,68 (19,46)	1,31	ns
<i>Cordia trichotoma</i>	38,96 (2,35)a	18,77 (5,09)b	39,74 (7,02)a	6,38	*	100,35 (6,77)	132,14 (17,72)	100,99 (12,24)	1,44	ns
<i>Astronium graveolens</i>	86,99 (5,11)	65,84 (7,16)	114,12 (34,91)	0,69	ns	154,1 (7,74)a	79,5 (3,89)b	119,8 (10,27)c	33,83	***
<i>Cedrela fissillis</i>	113,51 (12,99)a	129,1 (32,67)a	350,97 (109,22)a	3,24	†	156,26 (5,92)	151,55 (5,05)	159,64 (10,9)	0,21	ns
<i>Gallesia integrifolia</i>	54,65 (3,45)a	8,24 (1,74)b	3,85 (0,82)b	46,48	***	207,87 (9,35)a	134,22 (18,88)a	200,72 (37,42)a	3,59	†
<i>Peltophorum dubium</i>	148,45 (17,64)a	237,03 (70,2)a	626,71 (207,13)a	3,29	†	181,7 (12,33)a	108,79 (2,65)b	137,98 (29,12)ab	5,44	*
<i>Pterogyne nitens</i>	27,59 (3,92)a	21,67 (1,64)a	61,84 (11,0)b	10,3	**	111,14 (6,21)	85,57 (6,15)	114,35 (17,4)	2,45	ns
<i>Bauhinia forficata</i>	32,45 (3,16)	18,02 (3,38)	26,58 (8,3)	2,2	ns	155,92 (10,62)	160,83 (9,94)	179,98 (15,05)	1,12	ns
<i>Copaifera langsdorffii</i>	24,91 (4,21)a	29,16 (3,51)ab	43,15 (3,74)b	4,36	*	124,56 (11,38)	98,21 (18,92)	95,53 (5,49)	2,04	ns
<i>Calophyllum brasiliense</i>	13,96 (1,96)a	35,52 (3,63)b	-	29,57	**	68,34 (2,26)a	55,46 (3,49)b	-	8,84	*
<i>Hymenaea courbaril</i>	107,03 (6,94)a	50,11 (7,12)b	77,7 (13,38)ab	12,99	***	132,21 (3,37)a	88,63 (2,29)b	103,47 (4,22)c	44,48	***

(Continua)

(Continuação)

Traços funcionais	CMSF (g/g)					TCR				
	Viveiro	Campo 4	Campo 14	F	P	Viveiro	Campo 4	Campo 14	F	P
<i>Espécies</i>				F	P				F	P
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>	0,44 (0,009)	0,42 (0,04)	0,49 (0,02)	2,22	ns	-	0,17 (0,04)a	0,31 (0,02)b	9,25	**
<i>Cecropia pachystachya</i>	0,29 (0,02)	0,26 (0,03)	0,29 (0,004)	0,48	ns		0,31 (0,04)b	0,04 (0,03)c	171,6	***
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,31 (0,007)	0,29 (0,009)	0,32 (0,03)	0,64	ns	0,94 (0,03)a	-0,26 (0,03)b	-0,06 (0,02)c	407,75	***
<i>Rapanea ferruginea</i>	0,33 (0,01)	0,33 (0,04)	0,33 (0,02)	0,01	ns	-	-0,06 (0,06)a	0,13 (0,05)a	4,01	†
<i>Colubrina glandulosa</i>	0,35 (0,01)a	0,28 (0,03)a	0,3 (0,03)a	2,81	†	0,87 (0,04)a	0,03 (0,04)b	0,01 (0,03)b	155,42	***
<i>Cordia trichotoma</i>	0,32 (0,01)ab	0,26 (0,03)a	0,35 (0,02)b	5,11	*	-	-0,08 (0,02)a	0,05 (0,02)b	19,1	***
<i>Astronium graveolens</i>	0,43 (0,007)a	0,48 (0,007)b	0,42 (0,01)a	13,85	***	-	0,10 (0,04)	0,08 (0,02)	0,05	ns
<i>Cedrela fissillis</i>	0,36 (0,009)a	0,3 (0,01)b	0,36 (0,01)a	7,1	**	0,85 (0,07)a	-0,22 (0,05)a	0,07 (0,03)b	36,94	***
<i>Gallesia integrifolia</i>	0,22 (0,008)	0,25 (0,03)	0,22 (0,02)	0,6	ns	-	-0,05 (0,02)a	0,003 (0,009)a	3,88	†
<i>Peltophorum dubium</i>	0,37 (0,006)a	0,44 (0,005)b	0,43 (0,01)b	25,61	***	1,30 (0,05)a	0,13 (0,04)b	0,12 (0,02)b	281,12	***
<i>Pterogyne nitens</i>	0,41 (0,01)	0,42 (0,02)	0,39 (0,02)	0,65	ns	0,27 (0,06)a	0,08 (0,04)b	0,05 (0,01)b	5,45	**
<i>Bauhinia forficata</i>	0,41 (0,02)a	0,29 (0,007)b	0,32 (0,01)b	22,06	***	-	-0,19 (0,04)a	-0,04 (0,03)b	4,52	*
<i>Copaifera langsdorffii</i>	0,5 (0,02)	0,5 (0,05)	0,48 (0,01)	0,15	ns	0,26 (0,12)a	-0,02 (0,04)b	0,04 (0,02)b	5,07	**
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,49(0,01)a	0,44 (0,01)b	-	7,39	*	0,62 (0,05)a	0,01 (0,04)b	0,03 (0,03)b	37,28	***
<i>Hymenaea courbaril</i>	0,38 (0,006)a	0,47 (0,02)b	0,45 (0,02)b	17,77	***	0,360 (0,02)a	-0,02 (0,01)b	-0,002 (0,006)b	189,54	***

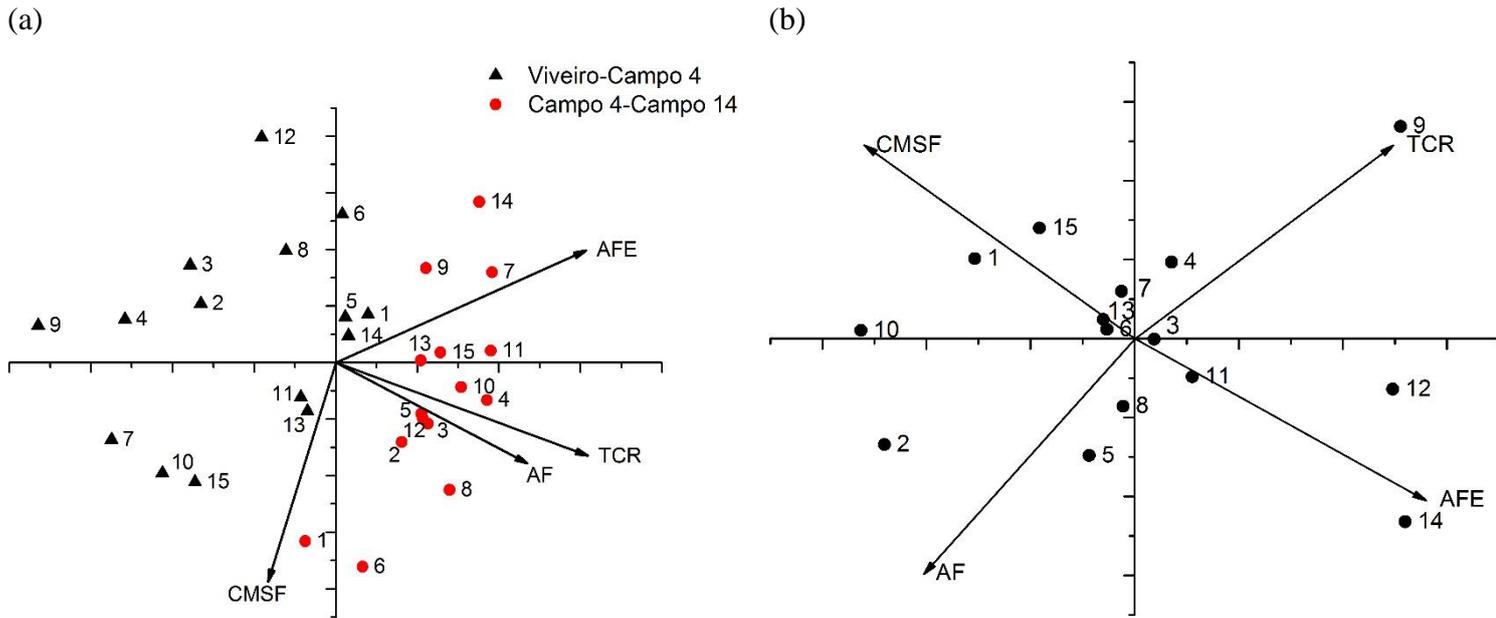


Figura 2. Resultado da análise de componentes principais (a) das diferenças entre os atributos funcionais das plantas no viveiro e após 4 meses em campo (Viveiro-Campo 4) e entre os 4 meses e 14 meses em campo (Campo 4-Campo 14) e (b) das diferenças entre os atributos funcionais das plantas no viveiro e após 14 meses em campo (Viveiro-Campo 14). Os números representam as espécies numeradas em ordem crescente de tamanho da semente. AF= área foliar; AFE= área foliar específica; CMSF= conteúdo de matéria seca foliar; TCR= taxa de crescimento relativo.

Correlações entre os traços funcionais nas diferentes fases da reintrodução das espécies arbóreas nativas na área experimental

Viveiro

Para as plantas em viveiro, os dois primeiros eixos da ACP explicaram 65,4% da variação nos dados de atributos funcionais das plantas. O primeiro eixo explicou 41,5% da variação, e a taxa de crescimento relativo (TCR) e a área foliar (AF) foram positivamente correlacionadas com este eixo (Tabela 4). Por outro lado, o tamanho da semente (TS) foi negativamente correlacionado ao primeiro eixo. O segundo eixo explicou 23,9% da variação dos atributos funcionais e a área foliar específica (AFE) foi positivamente correlacionada enquanto a forma da semente (FS) e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) foram negativamente correlacionados com este eixo (Tabela 4).

A TCR e a AF foram positivamente correlacionadas (Figura 3a). O TS foi negativamente correlacionado com a TCR e a AF, assim como a AFE e o CMSF foram

negativamente correlacionados. A FS e a AF foram positivamente correlacionadas. Espécies de sementes maiores tinham maior conteúdo de matéria seca foliar e menor taxa de crescimento relativo e área foliar. As espécies de sementes mais alongadas apresentavam maior área foliar (Figura 3a).

Quatro meses após o plantio em campo

Na ACP dos traços das plantas na fase Campo 4, os dois primeiros eixos explicaram 69,8% da variação nos dados de atributos funcionais das plantas. O primeiro eixo explicou 39,8% da variação nos dados; o CMSF, a AF e a TCR se correlacionaram positivamente, enquanto a AFE foi correlacionada negativamente com este eixo (Tabela 4). O segundo eixo explicou 30,0% da variação dos dados; o TS foi altamente correlacionado positivamente e a FS foi correlacionada negativamente com este eixo (Tabela 4).

A TCR e a AF foram altamente correlacionadas positivamente, e também se correlacionaram positivamente com a FS (Figura 3b). O TS e o CMSF foram positivamente correlacionados. Estes traços foram negativamente correlacionados com a AFE, sendo que a AFE e o CMSF foram altamente correlacionados negativamente. Espécies de sementes de forma menos esféricas tinham maior taxa de crescimento relativo, área foliar e conteúdo de matéria seca foliar e menor área foliar específica (Figura 3b).

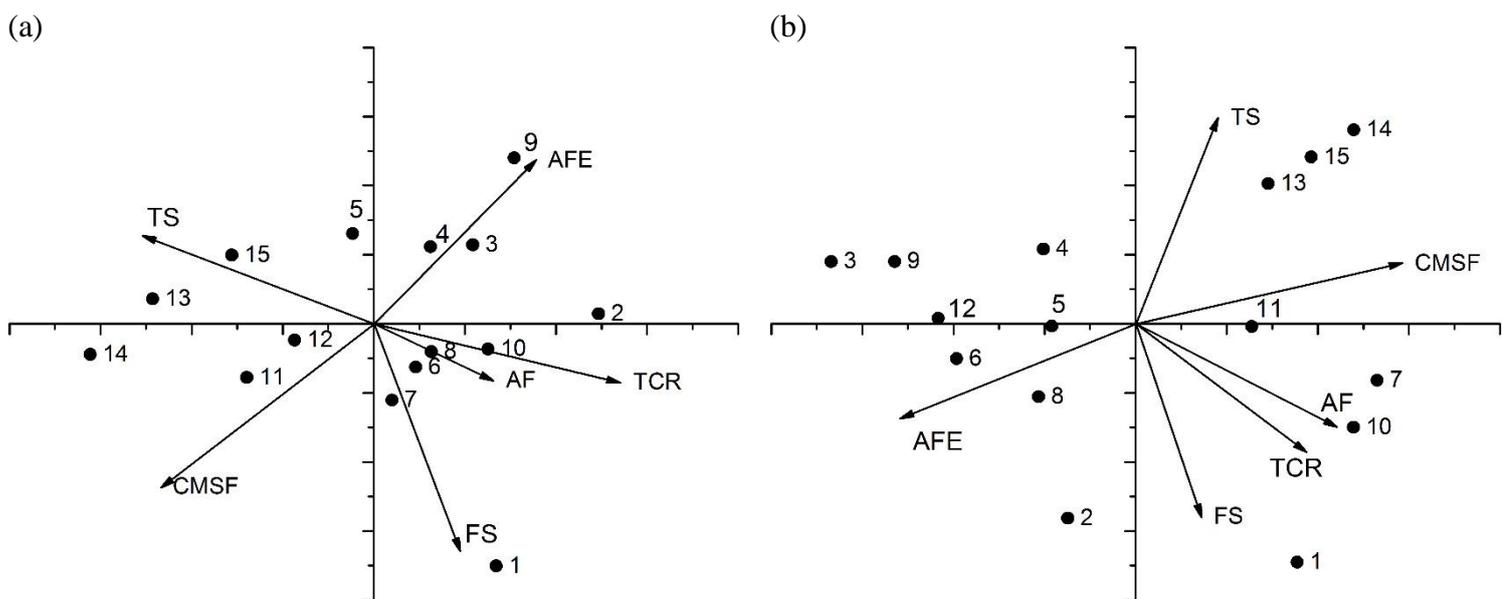
14 meses após o plantio em campo

Para as plantas após 14 meses do plantio em campo, os dois primeiros eixos da ACP explicaram 72,9% da variação dos dados de atributos funcionais das plantas. O primeiro eixo explicou 51,0% da variação nos dados e foi positivamente correlacionado com a TCR, AF e FS (Tabela 4). O segundo eixo explicou 21,9% da variação dos dados e o TS e CMSF foram correlacionados positivamente com este eixo (Tabela 4).

A FS, a TCR e a AF foram positivamente correlacionadas, juntamente com o CMSF (Figura 3c). Estes quatro traços foram correlacionados negativamente com a AFE. O CMSF e a AFE foram negativamente correlacionados, assim como a AF foi negativamente correlacionada com a AFE. Espécies de sementes com menor esfericidade, mais alongadas ou mais achatadas tinham maior taxa de crescimento relativo, área foliar e conteúdo de matéria seca foliar e menor área foliar específica (Figura 3c).

Tabela 4. Resultados das análises de componentes principais dos traços funcionais das plantas no viveiro (Viveiro), após 4 meses em campo (Campo 4) e após 14 meses em campo (Campo 14). Valores em negrito representam as variáveis mais correlacionadas com cada eixo.

Variável	Viveiro		Campo 4		Campo 14	
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2
Tamanho da semente (TS)	-0,506	0,258	0,181	0,596	-0,183	0,767
Forma da semente (FS)	0,188	-0,656	0,144	-0,559	0,368	-0,282
Área foliar (AF)	0,263	-0,165	0,443	-0,298	0,436	0,061
Área foliar específica (AFE)	0,355	0,473	-0,516	-0,276	-0,431	-0,249
Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF)	-0,469	-0,473	0,585	0,174	0,453	0,473
Taxa de crescimento relativo (TCR)	0,542	-0,170	0,375	-0,371	0,500	-0,207



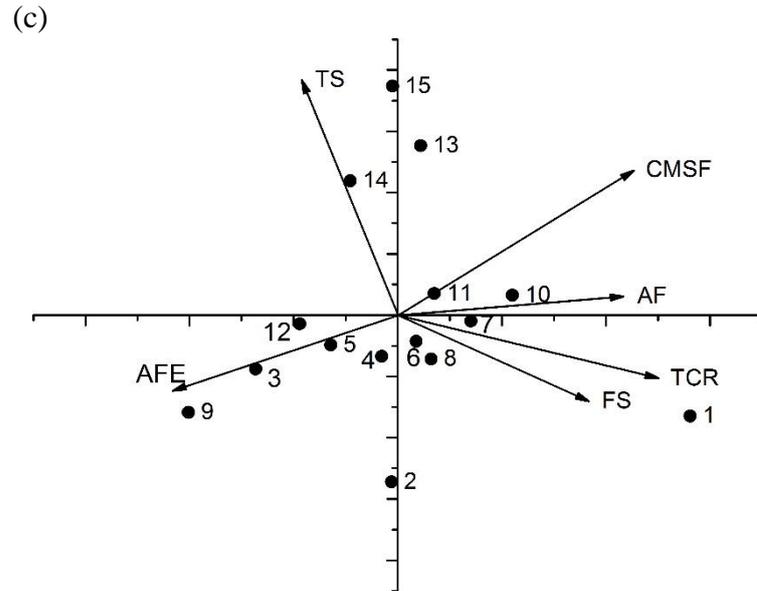


Figura 3. Resultados das análises de componentes principais mostrando as correlações entre (a) os traços funcionais no viveiro, (b) após 4 meses em campo e (c) após 14 meses em campo. Os números representam as espécies numeradas em ordem crescente de tamanho da semente. AF= área foliar; AFE= área foliar específica; CMSF= conteúdo de matéria seca foliar; TCR= taxa de crescimento relativo; TS= tamanho da semente; FS= forma da semente.

DISCUSSÃO

Variações nos atributos funcionais das plantas ao longo de seu desenvolvimento são parte fundamental das estratégias das plantas reintroduzidas em condições ambientais com diferentes graus de distúrbios, permitindo que as plantas sobrevivam, cresçam e se reproduzam sob estas condições (Weiner 2004, Andrade et al. 2014). O objetivo geral do nosso estudo foi avaliar como os atributos funcionais e as correlações entre eles se alteram com o desenvolvimento das espécies arbóreas em uma área degradada em processo de regeneração.

As maiores diferenças observadas nos atributos funcionais ocorreram entre o viveiro e os 4 meses em campo. Entre os 4 e 14 meses também ocorreram mudanças, embora tenham sido menores quando comparadas às mudanças da primeira fase do desenvolvimento. Nós esperávamos isto, uma vez que nesta primeira fase as plantas estavam em processo de adaptação ao ambiente, provavelmente mais sensíveis às condições estressantes da área degradada e, portanto, apresentaram alterações maiores nos valores dos traços funcionais. À medida que as plantas se desenvolveram em campo e os atributos foram se ajustando em resposta ao ambiente, as diferenças nos atributos funcionais diminuíram.

A área foliar (AF), área foliar específica (AFE), conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) e a taxa de crescimento relativo (TCR) da maioria das espécies diminuíram do viveiro para os

4 meses após o plantio em campo. A diminuição nos valores destes traços pode ter ocorrido devido à sua adaptação ao ambiente. Em nossa área de estudo, houve o ataque de formigas cortadeiras no início do desenvolvimento das plantas, ainda que tenhamos feito o controle de formigas. Algumas espécies foram preferencialmente atacadas, como o pau-d´alho, unha-de-vaca, capororoca e mutambo. Apesar de as formigas serem organismos importantes para os processos ecológicos em ambientes naturais, o ataque repetido pode reduzir o crescimento inicial das mudas reintroduzidas em áreas em restauração (Zanetti et al. 2000). Assim, muitas espécies sofreram herbivoria ou secaram e as folhas caíram, rebrotaram e então a área foliar registrada foi pequena em relação à que apresentava no viveiro, onde não havia limitação de água e luz e ataque de herbívoros. A queda na taxa de crescimento relativo também pode estar associada à herbivoria e às condições abióticas que levaram a secagem/perda de folhas, uma vez que as mesmas são fundamentais para a fotossíntese e respiração e, portanto para o crescimento da planta (Lima et al. 2016).

Aos 14 meses em campo, a área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca foliar e a taxa de crescimento relativo das plantas foram maiores em relação aos 4 meses para a maioria das espécies. Nesta fase, as plantas já tinham passado pela fase inicial de adaptação e o ataque de formigas cortadeiras havia reduzido, permitindo o aumento nos valores destes traços funcionais. O aumento no CMSF pode representar uma vantagem para o desenvolvimento das espécies na área degradada, pois maiores valores de CMSF estão relacionados à menor perda de água em ambientes com limitação deste recurso e à maior resistência das folhas à danos físicos (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Ao avaliarmos o saldo final de mudanças nos atributos funcionais das espécies do início ao fim do experimento, ou seja, das plantas em viveiro para os 14 meses em campo, verificamos que, para a maioria das espécies, a área foliar e o conteúdo de matéria seca foliar aumentaram, enquanto a taxa de crescimento relativo e a área foliar específica diminuíram. Segundo a hipótese de “equilíbrio funcional da alocação de biomassa”, as plantas devem alocar mais recursos para as estruturas ligadas à obtenção dos recursos que são mais limitantes no ambiente em que se desenvolvem (Brouwer 1963). Assim, o aumento da área foliar em campo sugeriu uma possível limitação de luz neste ambiente, possibilitando que as plantas aumentassem a captação de luz. Em viveiro, a intensidade luminosa era constante, enquanto em campo existia a sombra promovida pela floresta de referência que fica próxima e paralela às parcelas experimentais.

O aumento na AF foi acompanhado da diminuição na AFE. A relação entre estes dois traços era fracamente positiva para as plantas em viveiro e tornou-se negativa aos 4 e 14 meses em campo. Ou seja, apesar de ter ocorrido aumento na área foliar, que promoveria aumento na AFE, a massa seca também aumentou, fazendo com que as plantas em campo possuíssem folhas com menor área em relação à massa e tecido foliar mais denso (menor AFE). Estudos mostraram que plantas com baixa área foliar específica podem ter vantagens em ambientes com baixa disponibilidade de recursos ou em condições estressantes, uma vez que elas apresentam baixos gastos com a respiração e transpiração e, apesar de adquirirem recursos lentamente, os conservam de forma mais eficiente (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Isto aumentaria a eficiência no uso dos nutrientes disponíveis (Poorter e Garnier 2007, Roche et al. 2004). A diminuição na área foliar específica pode estar ligada também à acumulação de carboidratos não estruturais e compostos secundários nas folhas (Huante et al. 1995). Os carboidratos não estruturais são fontes de reserva de carbono e energia permitindo que as plantas sobrevivam sob condições ambientais desfavoráveis, enquanto os compostos secundários estão ligados à defesa contra herbivoria (Ranwala e Miller 2008). Ao diminuir o ataque de herbívoros às folhas, estes compostos secundários podem reduzir a perda de nutrientes importantes investidos nos tecidos foliares das plantas (Cunningham et al. 1999).

De fato, o conteúdo de matéria seca foliar aumentou do viveiro para o campo, apresentando correlação negativa com a área foliar específica. O maior conteúdo de matéria seca foliar está relacionado à menor perda de água em condições secas e à maior longevidade da folha, pois folhas com maior conteúdo de matéria seca em geral são mais duras e resistentes à danos físicos, como herbivoria, chuva e vento (Shipley et al. 2006, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). O maior conteúdo de matéria seca foliar, associado à baixa área foliar específica pode estar relacionado também às condições do solo da área degradada em que foi feito o plantio, o qual era considerado de acidez elevada, apresentava baixa concentração de matéria orgânica e de íons nutrientes disponíveis para absorção pelas plantas. Um estudo conduzido com 30 espécies arbóreas de uma floresta tropical na Nova Zelândia mostrou que espécies crescendo em solos ácidos de baixa fertilidade tinham folhas com baixa AFE, alto CMSF e maior longevidade, tornando-as mais eficientes na reabsorção de nutrientes e mais conservativas quanto ao uso dos recursos minerais do solo (Jager et al. 2015).

Com relação às alterações na taxa de crescimento relativo, ela diminuiu entre o início e o fim do experimento. Esta diminuição pode ser uma resposta das plantas às condições nutricionais limitantes do solo da área e precipitação. Taxas de crescimento relativo mais baixas

podem conferir vantagens ecológicas aos indivíduos que se desenvolvem em ambientes degradados (Grime e Hunt 1975). Indivíduos crescendo mais lentamente demandam menos recursos, impedindo que os recursos limitados se esgotem rapidamente. Além disso, tendem a alocar menos nutrientes e compostos oriundos da fotossíntese para suas estruturas, mantendo reservas destes compostos e a integridade fisiológica em ambientes com condições adversas. Por outro lado, uma maior TCR poderia conferir aos indivíduos maior capacidade de competir por recursos escassos, por exemplo. Lambers e Poorter (1992) sugeriram que a vantagem ecológica aparente dos indivíduos com menores taxas de crescimento relativo não ocorre diretamente devido à menor TCR propriamente dita, mas aos outros traços funcionais correlacionados à TCR.

As variações na área foliar específica, por exemplo estão intimamente correlacionadas com a taxa de crescimento relativo (Poorter e Remkes 1990). Em nosso estudo, estes dois atributos diminuíram com o desenvolvimento das espécies em campo. Mudanças na AFE alteram a eficiência na captura de carbono pela folha, de forma que a diminuição da AFE pode diminuir a TCR das plantas em ambientes tropicais (Chaturvedi et al. 2014). Isto parece contraditório, pois quando observamos as correlações entre os traços funcionais aos 4 e aos 14 meses em campo, verificamos que a TCR e AFE se correlacionaram negativamente, ou seja, as espécies que apresentavam menor taxa de crescimento relativo nestes tempos, tinham maior área foliar específica. Na verdade, estas espécies que tinham maior área foliar específica tinham baixa área foliar, o que desfavorecia a captura de carbono, podendo de fato diminuir a TCR. As mudanças nos atributos funcionais em resposta às condições adversas do ambiente degradado podem diminuir o potencial de crescimento da planta, mas influenciam positivamente a sua persistência nestes ambientes (Lambers e Poorter 1992).

No viveiro, encontramos uma correlação negativa forte entre a taxa de crescimento relativo das plantas e o tamanho da semente. Aos 4 e 14 meses em campo, esta correlação negativa tornou-se mais fraca. As espécies de plantas de crescimento rápido (maior TCR) tinham sementes menores, enquanto as espécies de crescimento lento possuíam sementes maiores. Espécies de sementes grandes tendem a gerar plantas com biomassa inicialmente maior e baixa taxa de crescimento relativo, permitindo que se estabeleçam em condições de baixa disponibilidade de recursos (Rincón e Huante 1993). Já as espécies de sementes pequenas tendem a originar plantas com menor biomassa e alta taxa de crescimento relativo, estabelecendo-se em ambientes ricos em recursos. Assim, em áreas degradadas como a área em

que desenvolvemos este estudo, onde os recursos do solo são limitados, espécies de sementes maiores podem apresentar vantagens no estabelecimento inicial.

Também houve uma forte correlação positiva entre a taxa de crescimento relativo e a forma da semente para as espécies se desenvolvendo em campo, principalmente aos 14 meses. Espécies de sementes mais alongadas e/ou achatadas tinham maior taxa de crescimento relativo em relação àquelas de sementes mais esféricas. Um estudo realizado em uma floresta ombrófila densa do Brasil mostrou que espécies de sementes não esféricas devem favorecer maiores taxas de crescimento relativo em florestas jovens, em estágios iniciais de sucessão, apesar de os mecanismos envolvidos nesta vantagem não serem claros (Silva et al. 2017).

As alterações nos atributos funcionais e nas correlações entre eles ocorreram principalmente na transição viveiro-campo para a maioria das espécies e traços funcionais estudados. Em geral vimos que nesta transição, a área e o conteúdo de matéria seca foliar aumentaram, enquanto a área foliar específica e a taxa de crescimento relativo diminuíram em relação ao viveiro. De fato, os atributos funcionais e as correlações entre eles mudaram ao longo do desenvolvimento inicial e pareceram se ajustar às condições ambientais de campo. Estas mudanças nos atributos possivelmente estiveram relacionadas às limitações de luz e nutrientes na área em regeneração em que foi conduzido este estudo. Não foi possível avaliar se as espécies alocaram mais recursos para a parte aérea ou para a radicular, como sugere o conceito de equilíbrio funcional de alocação de biomassa. Entretanto, é possível dizer que na transição para o campo, os atributos funcionais ligados à estratégia conservativa (maior CMSF, menor AFE, menor TCR) predominaram. Este resultado é contrário ao que mostram alguns estudos que encontraram que, nos estágios iniciais, os filtros ambientais abióticos tendem a favorecer os atributos aquisitivos (baixo investimento em construção de tecidos, por exemplo, baixo CMSF, maior TCR e AFE) e conforme o desenvolvimento das espécies avança, os filtros bióticos agem favorecendo atributos conservativos (maior investimento na construção de tecidos, menores taxas de crescimento) (Chazdon et al. 2010, Mouchet et al. 2010, Mason et al. 2012). Entretanto, os traços funcionais tendem a ser extremamente plásticos e a forma e velocidade com que ocorrem as mudanças nos atributos dependem das condições do ambiente onde estão sendo analisados (Rozendaal et al. 2006).

Neste estudo constatamos que os primeiros meses de desenvolvimento das espécies em campo devem ser cruciais para determinar quais indivíduos se estabelecerão no ambiente, pois neste período ocorreram as maiores alterações nos atributos funcionais das diferentes espécies. Por se tratar de uma área degradada em processo de restauração, não só os filtros abióticos,

como também os bióticos devem ter sido fortemente atuantes desde o início do desenvolvimento das plantas, influenciando as mudanças nos atributos na transição viveiro-campo e também nas correlações entre eles. Desta forma, nossos resultados sugerem que, quando se considera a reintrodução de espécies arbóreas em áreas degradadas, o conhecimento mais aprofundado dos filtros ambientais bióticos e abióticos que o ambiente possui no início da reintrodução das espécies deve ser importante para o entendimento e previsão das respostas das espécies às condições da área degradada. Além disto, pode auxiliar na escolha de ações adequadas de manejo dos componentes abióticos ou bióticos do ambiente anteriormente à reintrodução das espécies, visando o maior sucesso da restauração florestal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, M. J.; Gorley, R. N.; Clarke, K. R. **Permanova for primer: guide to software and statistical methods**. Plymouth: Primer-e Ltd, 2008.

Andrade, B.O.; Overbeck, G.E.; Pilger, G.E.; Hermann, J.M.; Conradi, T.; Boldrini, I.I.; Kollmann, J. 2014. Intraspecific trait variation and allocation strategies of calcareous grassland species: results from a restoration experiment. **Basic and Applied Ecology**, 15 (7): 590-598.

Aprile, F.; Lorandi, R. 2012. Evaluation of cation exchange capacity (CEC) in tropical soils using four different analytical methods. **Journal of Agricultural Science**, 4 (6): 278-289.

Asanok, L.; Marod, D.; Duengkae, P.; Pranmongkol, U.; Kurokawa, H.; Aiba, M.; Katabuchi, M.; Nakashizuka, T. 2013. Relationships between functional traits and the ability of forest tree species to reestablish in secondary forest and enrichment plantations in the uplands of northern Thailand. **Forest Ecology and Management**, 296: 9-23.

Baraloto, C.; Forget, P.M.; Goldberg, D.E. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, 93: 1156–1166.

Barbosa, L. M. et al. Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo. In: VI Simpósio de Restauração Ecológica, 6, 2015, São

Paulo. **Anais do VI Simpósio de Restauração Ecológica**. São Paulo: Instituto de Botânica, 2015. p. 303-430. ISBN 978-85-7523-050-3

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

Brady, N. C.; Weil, R. R. **Elementos da Natureza e Propriedades dos Solos**. Porto Alegre: Bookman Editora Ltda, 2013. p. 282-284.

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

Chaturvedi, R. K.; Raghubanshi, A. S.; Singh, J. S. 2014. Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. **Journal of Plant Ecology**, 7 (6): 544-558.

Chazdon, R. L.; Finegan, B.; Capers, R. S.; Salgado-Negret, B.; Casanoves, F.; Boukili, V., Norden, N. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. **Biotropica**, 42: 31–40.

Cunningham, S. A.; Summerhayes, B.; Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences of leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecological Monographs**, 69: 569-588.

Davy, A. J. Establishment and manipulation of plant populations and communities in terrestrial systems. In: Perrow, M.R.; Davy, A.J. (eds) **Handbook of Ecological Restoration**. New York: Cambridge University Press, 2002. p. 223-241.

Donovan, L. A.; Maherali, H.; Caruso, C. M.; Huber, H.; Kroon, H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, 26: 88-95.

- Fort, F.; Cruz, P.; Jouany, C. 2014. Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses. **Functional Ecology**, 28: 1030-1040.
- Grime, J.P.; Hunt, R. 1975. Relative growth rate: Its range and adaptive significance in a local flora. **Journal of Ecology**, 63: 393–422.
- Huante, P.; Rincón, E.; Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology**, 9 (6): 849-858.
- Jager, M. M.; Richardson, S. J.; Bellingham, P. J.; Clearwater, M. J.; Laughlin, D. C. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, 103 (2): 374-385.
- Kononova, M. M. **Soil organic matter: its nature, its role in soil formation and in soil fertility**. Oxford: Pergamon Press, 2013.
- Lambers, H.; Poorter, H. 1992. Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. **Advances in Ecological Research**, 23: 187–261.
- Larson, J.E.; Sheley, R.L.; Hardegree, S.P.; Doescher, P.S.; James, J.J. 2015. Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. **Journal of Applied Ecology**, 52: 199-209.
- Leishman, M.R.; Wright, I.J.; Moles, A.T.; Westoby, M. The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner, M. (ed) **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**. Wallingford: CAB International, 2001. p. 31–57.
- Lima, P. A. F.; Gatto, A.; Albuquerque, L. B.; Malaquias, J. V.; Aquino, F. G. 2016. Crescimento de mudas de espécies nativas na restauração ecológica de matas ripárias. **Neotropical Biology and Conservation**, 11 (2):72-79.

- Lorandi, R.; Gonçalves, A. R.; Matellato, J. M. **Levantamento pedológico semidetalhado do campus da Universidade Federal de São Carlos (SP) e suas aplicações**. Relatório Final de projeto de pesquisa financiado pelo Conselho Nacional de Pesquisa (400186/87-0/ pq/ fv), 1988.
- Mason, N. W. H.; Richardson, S. J.; Peltzer, D. A.; Bello, F.; Wardle, D.A.; Allen, R.B. 2012. Changes in coexistence mechanisms along a longterm soil chronosequence revealed by functional trait diversity. **Journal of Ecology**, 100: 678–689.
- Mouchet, M. A.; Vileger, S.; Mason, N. W. H.; Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. **Functional Ecology**, 24: 867–876.
- 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.
- Pereira, S. R.; Laura, V. A.; Souza, A. L. T. 2013. Establishment of Fabaceae Tree Species in a Tropical Pasture: Influence of Seed Size and Weeding Methods. **Restoration Ecology**, 21(1): 67–74.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M. S.; Cornwell, W. K.; Craine, J. M.; Gurvich, E.; Urcelay, C.; Veneklaas, J.; Reich, P. B.; Poorter, L.; Wright, J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J. G.; de Vos, A. C.; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J. G.; Thompson, K.; Morgan, H. D.; terSteege, H.; van der Heijden, M. G. A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M. V.; Conti, G.; Staver, A. C.; Aquino, S.; Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61 (3): 167-234.
- Poorter, H.; Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. **Oecologia**, 83: 553–559.

- Poorter, H.; Evans, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. **Oecologia**, 116: 26–37.
- Poorter, H.; Garnier, E. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components. In: Pugnaire, F.; Valladares, F. (eds). **Functional Plant Ecology**. Boca Raton: CRC Press, 2007. p. 67-100.
- Raij, B. V.; Andrade, J.C.; Cantarella, H.; Quaggio, J.A. (ed). **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: Instituto Agronômico, 2001. 285p.
- Ranwala, A. P.; Miller, W. B. 2008. Analysis of nonstructural carbohydrates in storage organs of 30 ornamental geophytes by high-performance anion-exchange chromatography with pulsed amperometric detection. **New Phytologist**, 180 (2): 421-433.
- Rasband, W. S. **ImageJ**. Maryland: U. S. National Institutes of Health, Bethesda, 2009.
- Reich, P. B.; Walters, M. B.; Ellsworth, D. S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 94: 13730–13734.
- Reich, P. B.; Tjoelker, M. G.; Walters, M. B.; Vanderklein, D. W.; Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. **Functional Ecology**, 12: 337-338.
- Reich, P. B.; Wright, I. J.; Cavender-Bares, J.; Craine, J. M.; Oleksyn, J., Westoby, M.; Walters, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences** 164: S143-S164.
- Ribeiro, A. C.; Guimarães, P. T. G.; Alvarez, V. H. (ed.). **Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5ª aproximação**. Viçosa: UFV, 1999. p. 25-32.

- Rincón, E.; Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. **Trees: Structure and Function**, 7: 202-207.
- Roche, P.; Díaz-Burlinson, N.; Gachet, S. 2004. Congruency Analysis of Species Ranking Based on Leaf Traits: Which Traits Are the More Reliable? **Plant Ecology** 174: 37-48.
- Rozendaal, D. M. A.; Hurtado, V. H.; Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, 20: 207–216.
- Shipley, B.; Meziane, D. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. **Functional Ecology**, 16: 326-331.
- Shipley, B.; Lechowicz, M. J.; Wright, I.; Reich, P. B. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. **Ecology**, 87 (3): 535–541.
- Silva, M. A. M.; Pinto, A. V. F.; Nascimento, L. M.; Silva, A. C. B. L; Lima, A. L. A; Sampaio, E.V. S. B.; Rodal, M. J. N. 2017. Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. **Brazilian Journal of Botany**, DOI 10.1007/s40415-017-0389-9.
- Soares, J.J.; Silva, D.W.; Lima, M. I. S. 2003. Current state and projection of the probable original vegetation of the São Carlos region of São Paulo state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 63: 527-536.
- Systat for Windows version 13.0. Systat Software, Inc. San Jose, California, 2012.
- Takashima, T.; Hikosaka, K.; Hirose, T. 2004. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. **Plant, Cell and Environment**, 27: 1047–1054.
- Thompson, K.; Band, S. R.; Hodgson, J. G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. **Functional Ecology**, 7: 236-241.

- Violle, C.; Navas, M.L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, 116 (5): 882-892.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 6: 207-215.
- Wright, I.; Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. **Journal of Ecology**, 87: 85–97.
- Zanetti, R.; Jaffé, K.; Vilela, E. F.; Zanuncio, J. C.; Leite, H. G. 2000. Efeito de densidade e do tamanho de saueiros sobre a produção de madeira em eucaliptais. **Sociedade Entomologia Brasil**, 29 (1):105-112.

APÊNDICE

Apêndice A. Relações entre o volume do cilindro, a altura da planta e o diâmetro da planta e a massa da planta inteira no viveiro (a) e aos 4 meses em campo (b).

	Massa da planta inteira		
	Equação	R ² ajustado	P
(a)			
Volume do cilindro	$y = -2,599 + 0,713x$	0,908	***
Altura da planta	$y = -3,478 + 1,624x$	0,805	***
Diâmetro da planta	$y = -1,501 + 1,939x$	0,733	***
(b)			
Volume do cilindro	$y = -1,004 + 0,464x$	0,464	**
Altura da planta	$y = -0,32 + 0,702x$	0,143	†
Diâmetro da planta	$y = -0,448 + 1,357x$	0,454	**

*** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; † $P < 0,10$. Valores em negrito são os maiores valores de R² ajustado.

CAPÍTULO 2

Influência dos traços funcionais na sobrevivência e crescimento inicial de espécies arbóreas nativas reintroduzidas em uma área degradada

Janaína de Fátima Fernandes¹, Andréa Lúcia Teixeira de Souza²

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

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

INTRODUÇÃO

Traços funcionais de várias partes da planta, como sementes, folhas e raízes e as condições em que as mudas são cultivadas antes do plantio podem influenciar as taxas de sobrevivência e crescimento de plantas reintroduzidas em áreas degradadas (Benard e Toft 2007, Larson et al. 2015). A influência dos traços funcionais pode ocorrer ao longo dos diferentes estágios de desenvolvimento das plantas e variar conforme os fatores limitantes do ambiente durante cada estágio (Huante et al. 1995, Chazdon 2014, Laughlin 2014, Larson et al. 2015). A compreensão dos mecanismos envolvidos nesta influência pode ser importante para o melhor entendimento e previsão do desempenho das diversas espécies reintroduzidas em áreas degradadas em processo de restauração.

O tamanho das sementes expresso pela sua massa é uma indicação da quantidade de reservas nutricionais que a semente contém e está associado à sobrevivência de plântulas principalmente em condições ambientais estressantes (Leishman 2000, Moles e Westoby 2004, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Alguns estudos têm mostrado que espécies de sementes maiores têm maiores chances de sobrevivência sob condições de seca, sombreamento e herbivoria do que as espécies de sementes menores (Leishman e Westoby 1994, Leishman 2001, Moles e Westoby 2004). Esta provável vantagem das sementes maiores pode estar relacionada à maior quantidade de reservas nutricionais em seus cotilédones, as quais podem ser utilizadas para o desenvolvimento inicial das plantas e contribuir para a sobrevivência (Westoby et al. 1996, Green e Juniper 2004). Um estudo realizado com espécies de florestas semiáridas mostrou que as plântulas provenientes de sementes grandes apresentaram maior porcentagem de sobrevivência em condições de baixa umidade do solo (Leishman e Westoby 1994). A maior quantidade de reservas destas sementes permitiu que as plantas desenvolvessem características morfológicas e fisiológicas energeticamente caras para tolerar a seca, favorecendo a sobrevivência. Estas características estão relacionadas às espécies de estratégia mais conservativa, as quais geralmente apresentam folhas de longa duração, alto investimento em massa seca e proteção dos tecidos e estruturalmente de alto custo, baixas taxas de respiração e de crescimento. Já as espécies de sementes pequenas possuem características associadas à estratégia aquisitiva como folhas de curta duração, baixo investimento em massa seca por área foliar e altas taxas de respiração e de crescimento (Donovan et al. 2011). Apesar dessa vantagem das sementes maiores na sobrevivência, os autores sugeriram que isto ocorre apenas sob condições nutricionais específicas do solo e precipitação (Leishman e Westoby 1994).

A relação negativa entre o tamanho da semente e a taxa de crescimento relativo das plantas é bem documentada na literatura, embora ainda não se saiba exatamente quais são os mecanismos envolvidos nesta correlação (Leishman et al. 2001, Baraloto et al. 2005, Pugnaire e Valladares 2007). Um estudo realizado em uma floresta tropical mostrou que sementes maiores produziram plântulas inicialmente maiores, entretanto cresceram mais lentamente em relação às plântulas provenientes de sementes menores (Baraloto et al. 2005). Sementes pequenas tenderam a ter um maior potencial de crescimento e puderam superar as plântulas de sementes grandes em tamanho, principalmente quando não houve limitação de recursos. A forma da semente também pode estar correlacionada à taxa de crescimento relativo, de maneira que sementes mais esféricas, que são associadas às espécies de estratégia conservativa, tendem a apresentar menores taxas de crescimento relativo em florestas tropicais jovens (Monteiro et al. 2017, Silva et al. 2017). Já espécies de sementes mais alongadas e/ou achatadas estão associadas à estratégia aquisitiva e tendem a apresentar maiores taxas de crescimento relativo.

O tamanho de sementes também pode estar relacionado aos traços funcionais foliares. Espécies de floresta tropical com menor tamanho da semente possuíam folhas com maior área em relação à biomassa investida nos tecidos foliares (maior área foliar específica) (Baraloto et al. 2005). A maior área foliar específica pode favorecer a captação de luz, carbono e nitrogênio por unidade de biomassa foliar e, conseqüentemente favorecer a maior capacidade fotossintética, podendo aumentar a taxa de crescimento relativo das plantas em ambientes tropicais (Chaturvedi et al. 2014). Por outro lado, espécies com maior área foliar específica tendem a ser mais suscetíveis aos danos causados por herbivoria, pois apresentam maiores conteúdos de água e nitrogênio nas folhas, os quais são atrativos para herbívoros, além das folhas apresentarem menor longevidade (Pugnaire e Valladares 2007). O conteúdo de matéria seca foliar também é um traço funcional de folhas que pode estar relacionado ao desempenho das plantas no ambiente. Folhas com alto conteúdo de matéria seca em geral são mais rígidas e resistentes aos danos causados por herbivoria, vento e chuvas, além de tenderem a perder menos água através das folhas (Shipley et al. 2006, Pérez-Harguindeguy et al. 2013), podendo alcançar maiores taxas de sobrevivência em ambientes secos (Larson et al. 2015).

A fração em massa da raiz, a qual representa a distribuição de biomassa da planta para a raiz, é um dos traços funcionais mais estudados. Os sistemas radiculares executam a tarefa crucial de proporcionar água, nutrientes e suporte físico para a planta, de forma que um sistema radicular mais denso pode ser mais eficiente na aquisição de nutrientes e absorção de água das camadas mais inferiores do solo em condições de baixa disponibilidade de nutrientes e umidade

(Khan et al. 2012).

Um estudo conduzido em uma pastagem abandonada brasileira sugeriu que a maior reserva inicial da semente provavelmente promoveu um maior desenvolvimento do sistema radicular das plântulas, permitindo que elas penetrassem abaixo da zona de enraizamento das gramíneas competidoras e chegassem às zonas úmidas mais profundas do solo, aumentando a probabilidade de sobrevivência durante pelo menos dois anos após o plantio (Pereira et al. 2013). Outro estudo mostrou que sementes grandes originaram plântulas com maior raiz do que as sementes pequenas, embora a vantagem destas espécies tenha sido pequena em condições secas (Hendrix et al. 1991). Por outro lado, alguns estudos mostraram que espécies de sementes maiores não alocaram mais recursos para as raízes do que para as partes aéreas (Wulff 1986, Jurado e Westoby 1992). Estes resultados divergem provavelmente devido aos diferentes fatores limitantes dos ambientes em que cada estudo foi realizado, principalmente aqueles relacionados ao solo, os quais podem desencadear mudanças nos padrões de alocação de recursos entre as partes aéreas e raízes (Poorter et al. 2012).

O desenvolvimento do sistema radicular pode ser influenciado pelas condições em que a muda é cultivada antes do plantio em campo. Geralmente, mudas cultivadas em recipientes pequenos têm restrições ao desenvolvimento das raízes devido à limitação de espaço para as raízes se alongarem, podendo ficar enoveladas (Schmidt 2008). Um estudo que avaliou o desenvolvimento de mudas de *Cedrela fissilis* Vell. em diferentes tamanhos de recipientes mostrou que as mudas cultivadas em recipientes maiores (280 cm³) apresentaram maior razão de massa das raízes, o que favoreceu uma alta sobrevivência após o plantio (Leles et al. 2006). O uso de recipientes de maior tamanho pode ser especialmente importante para o cultivo de espécies de cerrado *sensu lato*, já que estas espécies geralmente possuem raízes mais longas (Oliveira et al. 2016).

Assim, o efeito dos traços funcionais de semente na sobrevivência e crescimento das plantas parece depender de um conjunto de fatores do ambiente em que se desenvolvem. Além disso, este efeito pode não ser direto, mas ocorrer indiretamente através de sua influência em outros traços funcionais relacionados ao desempenho das plantas em campo. A grande variação interespecífica dos atributos funcionais pode explicar as diferenças no desempenho entre espécies presentes em um mesmo ambiente e deve ser interpretada no contexto da estrutura da planta inteira e da alocação de recursos (Huante et al. 1995, Chazdon 2014, Larson et al. 2015). Desta forma, a compreensão das correlações e influências dos traços funcionais de diferentes espécies em diferentes fases do desenvolvimento pode ser uma importante ferramenta de

previsão do desempenho das plantas reintroduzidas nas áreas degradadas em restauração.

Neste estudo, avaliamos a influência dos traços funcionais das plantas e das condições de cultivo das mudas antes do plantio na sobrevivência e crescimento dos indivíduos de diferentes espécies arbóreas reintroduzidas em uma área degradada em fase de regeneração. Utilizando modelos de equações estruturais, nós quantificamos as relações entre os traços funcionais, a condição de cultivo das mudas e as taxas de sobrevivência e de crescimento das espécies em duas diferentes fases de um processo de reintrodução de espécies arbóreas numa área degradada: entre o momento da transferência das mudas do viveiro até quatro meses após o plantio em campo, e entre os 4 e os 14 meses após o plantio em campo. Nós esperávamos que (1) a mortalidade das plantas fosse mais alta durante os primeiros quatro meses após a transposição das mudas para o campo; (2) o tamanho e forma das sementes e a condição de cultivo das mudas influenciassem diretamente a sobrevivência e o crescimento das espécies, principalmente na primeira fase do desenvolvimento dos indivíduos em campo; (3) o tamanho e forma das sementes e a condição de cultivo das mudas influenciassem indiretamente a sobrevivência e crescimento, através de sua influência nos demais traços funcionais das espécies e (4) os traços funcionais de folha, raiz e de tamanho influenciassem a sobrevivência e crescimento das espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies estudadas

As 20 espécies arbóreas nativas que utilizamos neste experimento possuíam diferentes tamanhos de sementes (Tabela 1) e foram selecionadas com base na lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do Estado de São Paulo (Barbosa et al. 2015). A disponibilidade de sementes e mudas por fornecedores da região também foram consideradas para a seleção destas espécies.

Tabela 1. Lista das espécies selecionadas para o estudo.

Espécies [†]	Nome popular	Família	Tamanho da semente (g)	Índice de forma da semente [#]
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	Cambará	Asteraceae	0,0004	0,2597
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul *	Embaúba-branca	Urticaceae	0,00043	0,1779
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. *	Mutambo	Malvaceae	0,0080	0,0303
<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	Capororoca	Primulaceae	0,0101	0,0015
<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins *	Sobrasil	Rhamnaceae	0,0160	0,0189
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Louro-pardo	Boraginaceae	0,0183	0,1495
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	Jacaratiá	Caricaceae	0,0192	0,0816
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Guaritá	Anacardiaceae	0,0280	0,1992
<i>Cedrela fissillis</i> Vell.	Cedro-rosa	Meliaceae	0,0355	0,1152
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms *	Pau-d´alho	Phytolaccaceae	0,0438	0,0413
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze *	Jequitibá-rosa	Lecythidaceae	0,0460	0,1641
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub. *	Canafístula	Fabaceae	0,0551	0,1752
<i>Pterogyne nitens</i> Tul. *	Amendoim-bravo	Fabaceae	0,0858	0,1844
<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil.) Ravenna	Paineira-rosa	Malvaceae	0,1004	0,0232
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	Monjoleiro	Fabaceae	0,1012	0,1525
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Timburi	Fabaceae	0,2778	0,0659
<i>Bauhinia forficata</i> Link	Unha-de-vaca	Fabaceae	0,3125	0,2003
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. *	Copaíba	Fabaceae	0,3127	0,0239
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess. *	Guanandi	Calophyllaceae	0,8550	0,0063
<i>Hymenaea courbaril</i> L. *	Jatobá	Fabaceae	5,5996	0,0534

* = espécies para as quais foi possível obter os dados de traços funcionais em viveiro; † = as espécies estão em ordem crescente de tamanho da semente;

= Valores do índice mais próximos de 0 indicam sementes mais esféricas e mais próximos de 1 indicam espécies mais alongadas e/ou achatadas.

Área de estudo

Nosso estudo foi conduzido em uma área pertencente ao *campus* da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP (21°58'48'' latitude Sul e 47°52'28'' longitude Oeste) (Figura 1). Esta área possuía originalmente vegetação de cerrado, a qual foi degradada e encontra-se em processo de restauração. Atualmente, a vegetação é composta basicamente por arbustos, arvoretas e estrato herbáceo, com a presença de gramíneas invasoras na maior parte da área. Há um remanescente de floresta ciliar adjacente à área de estudo, o qual utilizamos como floresta de referência para a comparação das características do solo da área (Figura 1).

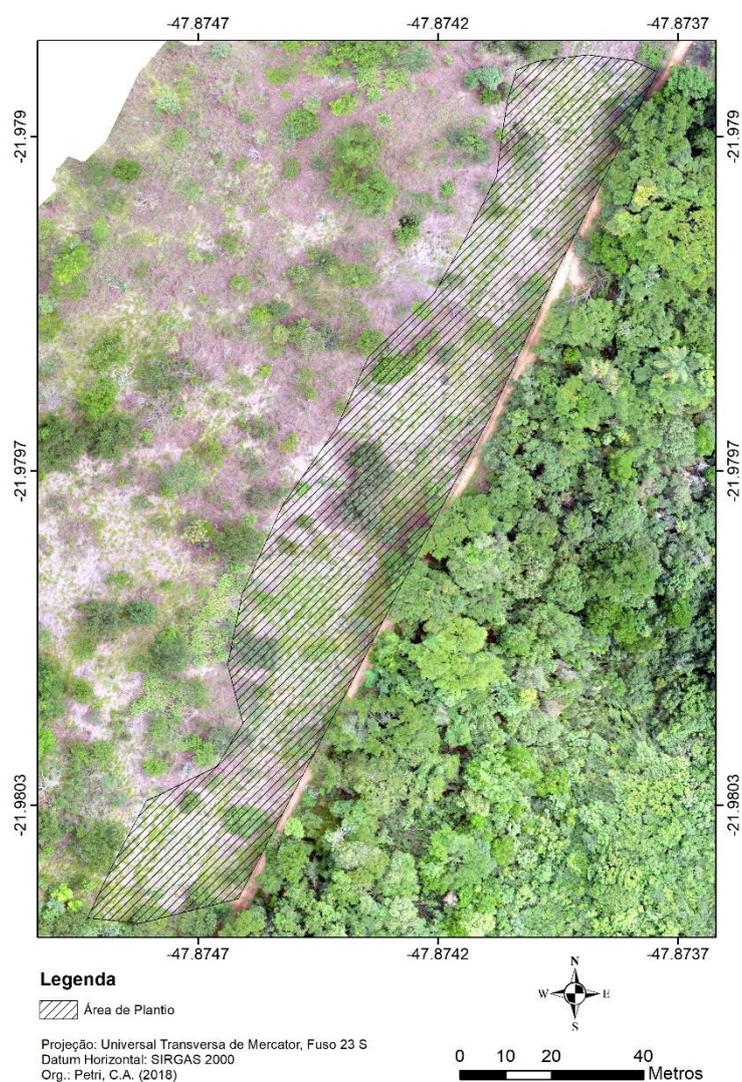


Figura 1. Imagem aérea do local de estudo. O destaque hachurado corresponde à área das parcelas em que foi feito o plantio das mudas.

O clima da região é tropical de altitude, classificado como Cwa segundo Köppen, com clima quente e inverno seco. A pluviosidade média anual é 1468,0 mm (Soares et al. 2003). Durante o período do experimento (janeiro/2016 – março/2017), obtivemos os dados de pluviosidade e temperatura da Estação Meteorológica da Embrapa Pecuária Sudeste, São Carlos-SP que se localiza próxima à área experimental e constatamos que os meses de abril (92 dias após o plantio), julho (190 dias após o plantio), agosto (219 dias após o plantio), setembro (242 dias após o plantio) e outubro (274 dias após o plantio) de 2016 foram secos, com pluviosidade inferior a 57,0 mm (Figura 2).

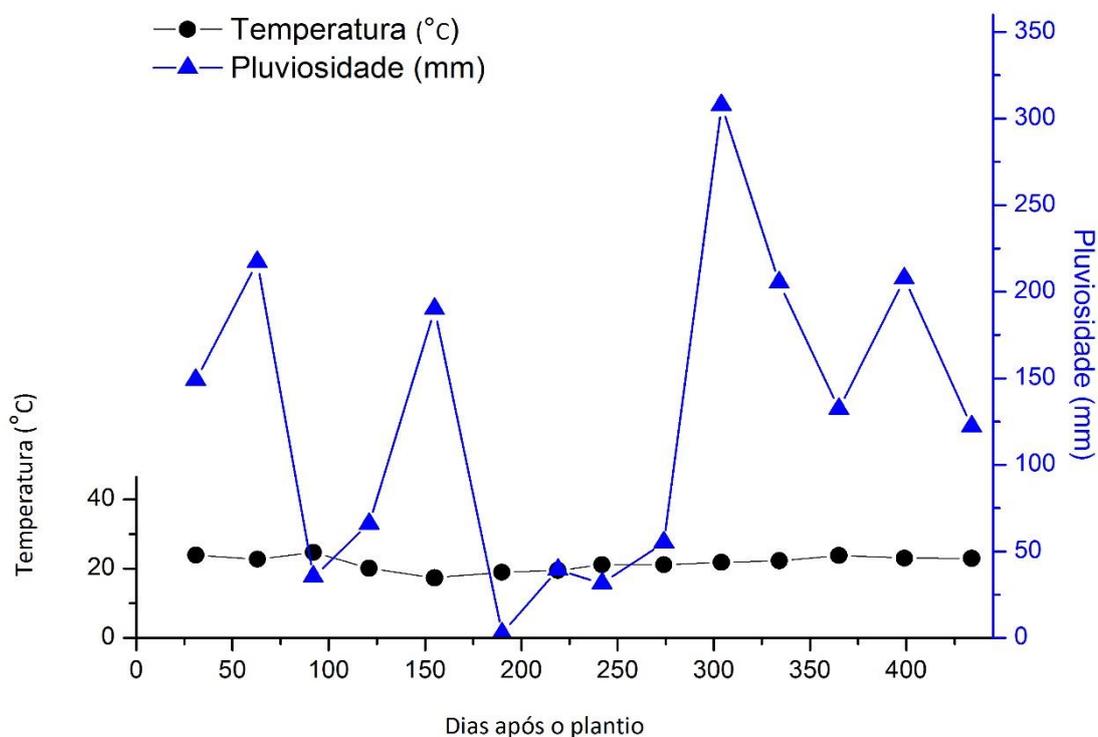


Figura 2. Variação da temperatura e pluviosidade ao longo dos dias de experimento. Dados obtidos da Estação Meteorológica da Embrapa Pecuária Sudeste, São Carlos-SP.

Esta área não é suscetível à perda de solo pela erosão, possui relevo suave ondulado, com declividade de 0 a 8% (Paese 1997). O tipo de solo predominante é o Latossolo Vermelho-Amarelo (Lorandi 1988). As concentrações de matéria orgânica e a Capacidade de Troca Catiônica (CTC) do solo das unidades amostrais deste estudo são menores do que as do solo da floresta de referência próxima (Tabela 2). Estes parâmetros estão ligados à capacidade de retenção e liberação de íons nutrientes para serem absorvidos pelas plantas e, portanto, se relacionam à fertilidade do solo (Aprile e Lorandi 2012, Kononova 2013). Já o pH do solo não

diferiu entre a área de estudo e a floresta de referência, de forma que ambos são considerados solos de acidez muito elevada ($\text{pH} < 4,5$) (Ribeiro et al. 1999). A soma de bases (SB), a qual representa a soma dos cátions nutrientes do solo (K, Ca, Mg), também não diferiu entre a área de estudo e a floresta de referência, sendo considerada baixa para as duas áreas (Ribeiro et al. 1999) (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados da ANOVA comparando os parâmetros do solo [média (erro padrão)] da floresta de referência e da área degradada em restauração. P= Fósforo disponível; M.O.= Matéria Orgânica; K= Potássio trocável; H+Al= Hidrogênio e Alumínio; SB= soma de bases; CTC= Capacidade de troca de cátions; N= concentração total de Nitrogênio, seguidas de suas respectivas unidades. ns = não significativo; *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$; † $P < 0,10$

Parâmetro	Floresta de referência	Área em restauração	Floresta x Restauração	
			F	P
pH	4,07 (0,03)	4,17 (0,12)	0,75	ns
M.O. (g/dm^3)	26,0 (1,15)	15,67 (0,67)	49,707	***
N (ppm)	2400,0 (230,94)	2600,0 (529,15)	0,171	ns
P (mg/dm^3)	6,33 (1,76)	15,0 (7,0)	1,491	ns
K (mmolc/dm^3)	1,90 (0,4)	1,13 (0,07)	5,054	†
Ca (mmolc/dm^3)	4,78 (1,06)	4,15 (0,34)	1,722	ns
Mg (mmolc/dm^3)	2,51 (0,19)	3,10 (0,17)	5,269	†
H+Al (mmolc/dm^3)	32,0 (2,08)	16,67 (0,67)	38,707	**
SB (mmolc/dm^3)	9,19 (1,61)	8,39 (0,21)	0,312	ns
CTC (mmolc/dm^3)	41,19 (1,1)	25,05 (0,88)	92,612	***

Delineamento experimental e medidas dos traços funcionais

As 20 espécies foram semeadas e mantidas no viveiro do Departamento de Ciências Ambientais (DCAm) da Universidade Federal de São Carlos até quatro meses após a germinação antes da transposição para a área experimental. As sementes foram plantadas em tubetes rígidos de polipropileno com $6,3 \times 19,0$ cm (volume= $290,0 \text{ cm}^3$), preenchidos com substrato composto por turfa sphagno, vermiculita expandida, calcário dolomítico, gesso agrícola e fertilizante NPK (traços), com pH 5,5 ($\pm 0,5$). Para as espécies que apresentavam dormência de sementes, nós realizamos a superação da mesma seguindo procedimentos descritos na literatura. O viveiro possuía 20% de sombreamento e a irrigação era feita automaticamente por micro-aspersão durante dois minutos, três vezes ao dia.

Na área experimental, demarcamos 10 parcelas de 20×12 m na área degradada, próximas e paralelas à floresta de referência. Para evitar a influência da competição das espécies plantadas com as gramíneas exóticas presentes na área, fizemos a remoção química das

gramíneas em todas as parcelas (Davy 2002, Pereira et al. 2013). Quando necessário, fizemos o controle de formigas cortadeiras. No início de janeiro de 2016 (estação chuvosa) fizemos o plantio das 20 espécies de forma que cada parcela possuísse todas as espécies e que os indivíduos de uma mesma espécie não ficassem próximos. As mudas foram posicionadas em fileiras intercaladas com uma distância de 2 m entre as fileiras e 2 m entre as plântulas de cada fileira, totalizando 32 indivíduos de cada espécie e, portanto, 640 indivíduos em campo.

Monitoramos as parcelas mensalmente desde o plantio em janeiro/2016 até os 14 meses após o plantio (março/2017) para registrar a sobrevivência das plantas ao longo do tempo. Calculamos a taxa de sobrevivência dividindo-se o número de plantas vivas no tempo t_2 pelo número de plantas vivas no tempo t_1 para cada espécie por parcela.

Traços funcionais

Nós medimos oito traços funcionais: dois traços de sementes, um traço de tamanho, um traço de crescimento, três traços de folhas e um traço de raiz. Para as plantas em viveiro, obtivemos as medidas dos traços de tamanho, de folhas e de raiz quatro meses após a germinação das sementes. No experimento em campo, as medidas para a obtenção dos traços foram feitas quatro meses após o plantio. No viveiro, devido a problemas com a germinação das sementes e existência de um número pequeno de indivíduos de algumas espécies, foi possível obter os dados de traços funcionais de apenas 10 das 20 espécies plantadas em campo (Tabela 1). Já para os traços funcionais aos quatro meses em campo, foi possível obter os dados para as 20 espécies plantadas.

Neste estudo nomeamos de Viveiro, o tempo em que as plantas estavam ainda em viveiro antes do plantio em campo (da semente até os quatro meses após a germinação); Campo 4, quatro meses após o plantio em campo e Campo 14, 14 meses após o plantio em campo.

Traços de sementes – Obtivemos o tamanho médio da semente por espécie (TS) expresso pela sua massa pesando separadamente 100 sementes de cada espécie em balança com precisão de 0,001 g e fazendo a média dos pesos registrados. A forma da semente (FS) foi obtida pelo cálculo da variância do comprimento, largura e espessura da semente, após transformar todos os valores de modo que o comprimento fosse a unidade. Para isto, medimos o comprimento, largura e espessura de 100 sementes de cada espécie com o auxílio de um paquímetro digital e

fizemos a média das três medidas por espécie. Valores de variância mais próximos de zero indicam sementes mais esféricas, enquanto valores mais próximos de um indicam sementes mais alongadas, cilíndricas ou achatadas (Thompson et al. 1993).

Traço de tamanho – Medimos o diâmetro na base do colo das plantas utilizando o paquímetro digital para estimarmos a área basal e medimos a altura desde a base do colo até a parte mais alta da planta utilizando uma trena rígida. Consideramos a parte aérea de cada uma das plantas como um cilindro e então calculamos o seu volume (VC) multiplicando a área basal pela altura de cada planta (Fernandes e Souza, *dados não publicados*). O tamanho da parte aérea das plantas (TP) corresponde ao volume do seu cilindro.

Traço de crescimento – Calculamos a taxa de crescimento relativo (TCR) de cada indivíduo e depois obtivemos a média por espécie por parcela. Utilizamos a seguinte equação:

$$TCR = \frac{\ln(VC_2) - \ln(VC_1)}{t_2 - t_1}$$

Onde, VC_2 = volume do cilindro no tempo t_2 , VC_1 = volume do cilindro no tempo t_1

Traços de folhas – Seleccionamos folhas de 5 indivíduos de cada espécie no mínimo, totalizando 10 folhas de cada espécie para obter a área foliar (AF), a área foliar específica (AFE) e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF). As folhas selecionadas eram jovens, sem indícios de herbivoria ou patógenos e completamente expandidas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). As folhas frescas foram pesadas para determinar a massa fresca foliar, em seguida foram fotografadas para obter a imagem em computador e a AF foi calculada utilizando-se o software ImageJ (Rasband 2009). As folhas foram então embaladas em sacos de papel e secas em estufa de circulação forçada de ar a $65^{\circ}\text{C} \pm 5^{\circ}\text{C}$ até a estabilização de sua massa. As folhas secas foram pesadas para a obtenção da massa seca foliar. A AFE foi calculada dividindo-se a área foliar da folha fresca pela massa seca foliar e o CMSF foi obtido dividindo-se a massa seca foliar pela massa fresca foliar.

Traço de raiz - No viveiro, retiramos cuidadosamente as plantas dos tubetes e lavamos as raízes para remover o substrato. Para as plantas em campo, desenterramos cuidadosamente as plantas utilizando uma pá e também lavamos as raízes para remover o excesso de solo. As

plantas foram seccionadas em parte aérea e raiz e, em seguida, as raízes e a parte aérea foram embaladas separadamente em sacos de papel e secas em estufa de circulação forçada de ar a $65 \pm 5^\circ\text{C}$, até a estabilização de sua massa. As partes aéreas e as raízes secas foram pesadas separadamente em uma balança com precisão de 0,001 g e a massa de cada parte foi registrada. A fração em massa da raiz (FMR) foi calculada dividindo-se a massa seca da raiz pela massa seca total da planta (Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Condição de cultivo das mudas plantadas em campo

A maior parte das plantas usadas no experimento de campo foram adquiridas em um viveiro da região, as demais foram produzidas no viveiro do DCAM/UFSCar. As plantas adquiridas no viveiro da região foram cultivadas em recipientes com volume de 160 cm^3 , enquanto as plantas que produzimos no viveiro da UFSCar foram cultivadas em recipientes com volume de 290 cm^3 . Para 12 das 20 espécies estudadas, todas as mudas plantadas em campo foram cultivadas em recipientes de 160 cm^3 ; para quatro espécies, todas as mudas foram cultivadas em recipientes de 290 cm^3 e para as outras quatro espécies foram plantadas em campo tanto mudas cultivadas em recipientes de 160 cm^3 quanto em recipientes de 290 cm^3 .

Utilizamos o volume do recipiente de cultivo como a medida da condição de cultivo das mudas plantadas em campo. Para as espécies em que parte das mudas foram cultivadas em recipientes de 160 cm^3 e parte em recipientes de 290 cm^3 , calculamos o volume proporcional à quantidade de mudas cultivadas em um ou outro recipiente.

Análise de dados

Nós conduzimos Análises de Componentes Principais (ACP) com os valores médios dos atributos funcionais AF, AFE, CMSF, FMR e TP, separadamente para o Viveiro e Campo 4. Os valores foram previamente checados quanto à normalidade e AF, AFE e TP foram transformados para logaritmo natural. Todas as variáveis foram padronizadas com média 0 e variância 1. Conduzimos as análises de componentes principais no software PRIMER 6.0 (Clarke e Gorley 2015).

Conduzimos *path analysis* para avaliar o modelo estrutural baseado no TS, na FS e na condição de cultivo das mudas como variáveis independentes, e os escores dos dois primeiros eixos da ACP dos atributos funcionais (ACP 1 e ACP 2) e as taxas de sobrevivência e de

crescimento das espécies como variáveis dependentes (Vile et al. 2006). Buscamos testar e quantificar simultaneamente as relações entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais e a sobrevivência e crescimento das espécies em diferentes fases da reintrodução das espécies na área experimental. O tamanho e a forma da semente não foram correlacionados entre si ($P > 0,05$; $r = -0,299$). Nós especificamos inicialmente o modelo geral: TS, FS e a condição de cultivo das mudas influenciariam os atributos funcionais das plantas (representados pelos eixos da ACP) e estes, por sua vez, influenciariam as taxas de sobrevivência e crescimento das plantas. Avaliamos também se TS, FS e a condição de cultivo das mudas influenciariam diretamente a sobrevivência e crescimento (Figura 3). O TS e o volume do recipiente de cultivo das mudas foram transformados para logaritmo natural. A taxa de sobrevivência foi transformada para logit:

$$s' = \ln \frac{s}{(1 - s)}$$

Onde, s = taxa de sobrevivência de cada espécie em cada parcela

O primeiro modelo corresponde à fase inicial do desenvolvimento das espécies em campo, com os atributos funcionais das espécies em viveiro (ACP 1 e ACP 2 do Viveiro) influenciando a sobrevivência e crescimento ao final dos primeiros quatro meses em campo. Neste primeiro modelo, não incorporamos a relação entre a condição de cultivo das mudas e os atributos funcionais das espécies em viveiro (eixos da ACP), uma vez que os atributos funcionais medidos das espécies em viveiro foram de mudas cultivadas apenas em recipientes de 290 cm³. Entretanto, mantivemos a relação entre a condição de cultivo das mudas e a sobrevivência e taxa de crescimento relativo aos 4 meses em campo.

O segundo modelo corresponde à segunda fase do desenvolvimento das plantas, com os atributos funcionais das espécies aos quatro meses em campo (ACP 1 e ACP 2 do Campo 4) influenciando a sobrevivência e crescimento das espécies aos 14 meses em campo. As modelagens de equações estruturais foram feitas no software LISREL 9.3 Student (Jöreskog e Sörbom 2015). Assumimos que a ausência de alguns dados foi aleatória e, para lidar com estes dados faltantes utilizamos a abordagem *pairwise deletion* (Mitchell 2001) no software LISREL.

A contribuição total do TS e FS, dos traços funcionais das plantas no momento do plantio e da condição de cultivo das mudas na sobrevivência e na taxa de crescimento relativo

das espécies em campo pode ser estimada como a soma dos efeitos destas variáveis (Grace e Bollen 2005).

Nós avaliamos a significância de cada modelo através do teste Chi-quadrado, que testa a diferença entre o modelo conceitual e os dados observados. Assim, consideramos o modelo significativo quando $P > 0,05$.

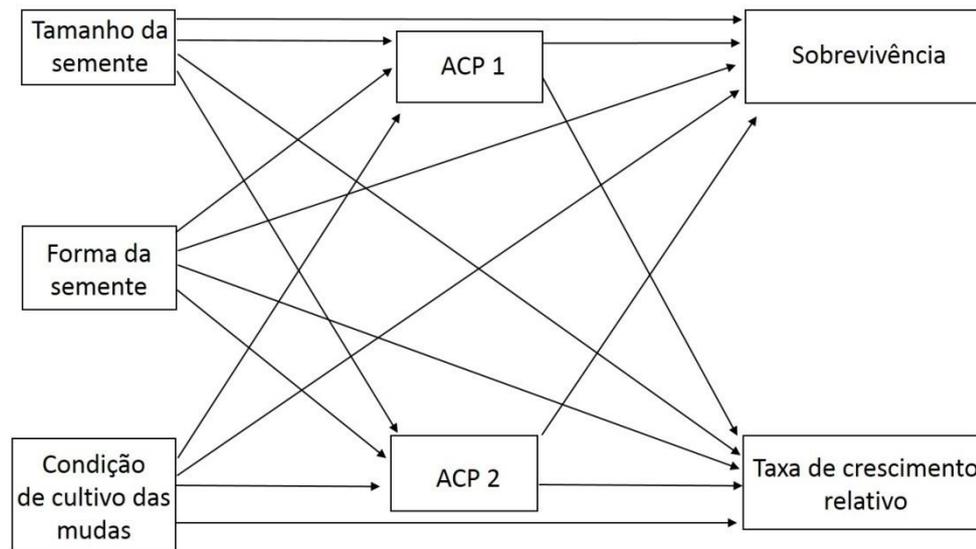


Figura 3. Modelo completo mostrando as relações testadas entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais e as taxas de sobrevivência e crescimento relativo das plantas. As linhas partem da variável explanatória e apontam para a variável resposta.

RESULTADOS

Taxa de mortalidade geral ao longo dos dias após o plantio em campo

A taxa de mortalidade geral dos indivíduos oscilou ao longo do desenvolvimento em campo (Figura 4). No primeiro mês após o plantio (31 dias) houve morte de indivíduos e depois a taxa de mortalidade caiu até o terceiro mês (92 dias). A mortalidade inicial era esperada, visto que as plantas foram retiradas do viveiro e plantadas em um ambiente cujas condições eram adversas. Geralmente as mudas levam um tempo para se adaptarem às novas condições do ambiente em que foram plantadas.

A partir do quarto mês de desenvolvimento dos indivíduos em campo (121 dias), a taxa de mortalidade subiu novamente, sendo que no mês de julho de 2016 (190 dias após o plantio)

houve um pico na taxa de mortalidade, em que registramos a maior mortalidade durante o período de experimento. Os meses de abril, julho, agosto, setembro e outubro de 2016 foram bastante secos e isto pode ter contribuído para o aumento na morte de indivíduos neste período. Nos meses subsequentes, a taxa de mortalidade caiu e oscilou pouco até o final do experimento (399 dias).

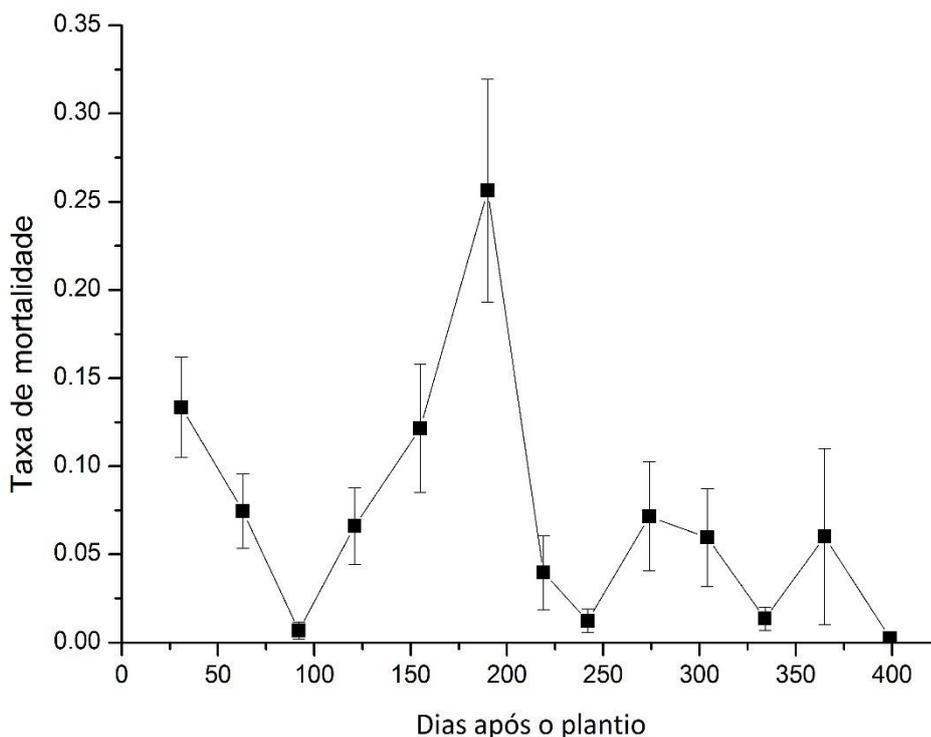


Figura 4. Taxa de mortalidade geral dos indivíduos ao longo dos dias após o plantio em campo.

Traços funcionais

Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (ACP) feita para as plantas em viveiro explicaram 83,0% da variação nos dados de traços funcionais das plantas. O primeiro eixo explicou 46,9% da variação, e a área foliar (AF) e o tamanho da planta (TP) foram positivamente correlacionados com este eixo (Tabela 3). O segundo eixo explicou 36,1% da variação dos atributos funcionais e o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) foi correlacionado positivamente, enquanto a fração em massa radicular (FMR) foi negativamente correlacionada com este eixo (Tabela 3). Ou seja, as plantas que possuíam maior AF, possuíam também maior tamanho. Do mesmo modo, as plantas que apresentavam maior CMSF, tinham também menor FMR.

Para as plantas aos 4 meses em campo, os dois primeiros eixos da ACP explicaram 80,6% da variação nos dados de traços funcionais. O primeiro eixo explicou 52,1% da variação e o CMSF foi positivamente correlacionado, enquanto a área foliar específica (AFE) e a FMR foram correlacionadas negativamente a este eixo (Tabela 3). O segundo eixo explicou 28,5% da variação dos atributos funcionais e o TP foi positivamente correlacionado com este eixo (Tabela 3). Ou seja, as plantas que possuíam maior CMSF apresentavam também menor AFE e FMR.

Tabela 3. Resultados das análises de componentes principais com os traços funcionais das plantas no viveiro e após 4 meses em campo (Campo 4).

Variável	Viveiro		Campo 4	
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2
Área foliar (AF)	0,520	0,193	0,494	0,211
Área foliar específica (AFE)	0,480	-0,436	-0,470	0,324
Conteúdo de matéria seca foliar (CMSF)	-0,415	0,519	0,501	-0,418
Fração em massa radicular (FMR)	-0,243	-0,626	-0,514	-0,289
Tamanho da planta (TP)	0,517	0,333	0,141	0,770

Relações entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais e sobrevivência e crescimento das plantas entre o momento do plantio e os primeiros quatro meses em campo

O modelo estrutural das relações entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais das plantas imediatamente antes do plantio e as taxas de sobrevivência e crescimento relativo das plantas aos quatro meses após o plantio em campo se ajustou aos dados observados ($\chi^2 = 8,714$; gl= 4; $P > 0,05$). Cerca de 43,0% da variação na sobrevivência e 53,0% da variação na taxa de crescimento relativo das plantas aos quatro meses em campo foram explicadas pelos traços funcionais de sementes e das plantas no momento do plantio e pela condição de cultivo das mudas antes do plantio. O tamanho e forma da semente não explicaram a variação nos atributos funcionais associados ao eixo 1 da ACP, mas explicaram 82,0% da variação nos atributos funcionais associados ao eixo 2 da ACP. Este eixo foi influenciado fortemente pelo tamanho das sementes (estimativa padronizada= 0,93) e mais fracamente pela forma das sementes (estimativa padronizada= 0,13): as espécies de sementes maiores e mais alongadas e/ou achatadas possuíam maior CMSF e menor FMR (Figura 5).

A sobrevivência das plantas aos quatro meses em campo foi influenciada pelos atributos funcionais das plantas relacionados ao eixo 2 da ACP, pelo tamanho da semente e pela condição de cultivo das mudas antes do plantio. Houve apenas uma tendência de os atributos funcionais das plantas associados ao eixo 1 da ACP influenciarem a sobrevivência (Figura 5). Espécies que apresentavam maior tamanho (TP) e AF no momento do plantio tenderam a ter maior sobrevivência aos quatro meses em campo.

Considerando o efeito total da variação destas características na sobrevivência aos quatro meses, os traços funcionais relacionados ao eixo 2 da ACP foram as características que influenciaram mais fortemente (estimativa padronizada= -0,95): plantas com maior CMSF e menor FMR tiveram menor sobrevivência. O tamanho da semente influenciou diretamente a sobrevivência das plantas (estimativa padronizada= 0,77), de maneira que espécies de sementes maiores tiveram maior sobrevivência aos quatro meses em campo. A condição de cultivo das mudas antes do plantio também influenciou a sobrevivência aos quatro meses, ainda que mais fracamente (estimativa padronizada= 0,52) quando comparada à influência do tamanho da semente. As mudas cultivadas em recipientes de maior volume (290 cm³) tiveram maior sobrevivência aos quatro meses em campo.

A taxa de crescimento relativo das plantas aos quatro meses em campo também foi influenciada pelo tamanho da semente, pelos traços funcionais das plantas no momento do plantio relacionados ao eixo 2 da ACP e pela condição de cultivo das mudas antes do plantio. Houve apenas uma tendência de a forma da semente influenciar a taxa de crescimento relativo (Figura 5).

Dentre as características que influenciaram o crescimento das plantas aos quatro meses, o tamanho da semente foi a que influenciou mais fortemente (estimativa padronizada= -1,26), de maneira que espécies de sementes maiores apresentaram menores taxas de crescimento relativo. Os traços funcionais das plantas associados ao eixo 2 da ACP também tiveram forte influência no crescimento (estimativa padronizada= 1,11): plantas com maior CMSF e menor FMR tiveram maior taxa de crescimento relativo. A condição em que as mudas foram cultivadas antes do plantio influenciou positivamente a taxa de crescimento relativo (estimativa padronizada= 0,22), de forma que as mudas cultivadas em recipientes de maior volume (290 cm³) tiveram maior taxa de crescimento relativo aos quatro meses em campo. As espécies de sementes mais alongadas e/ou achatadas tenderam a apresentar maior taxa de crescimento relativo aos quatro meses em campo (Figura 5).

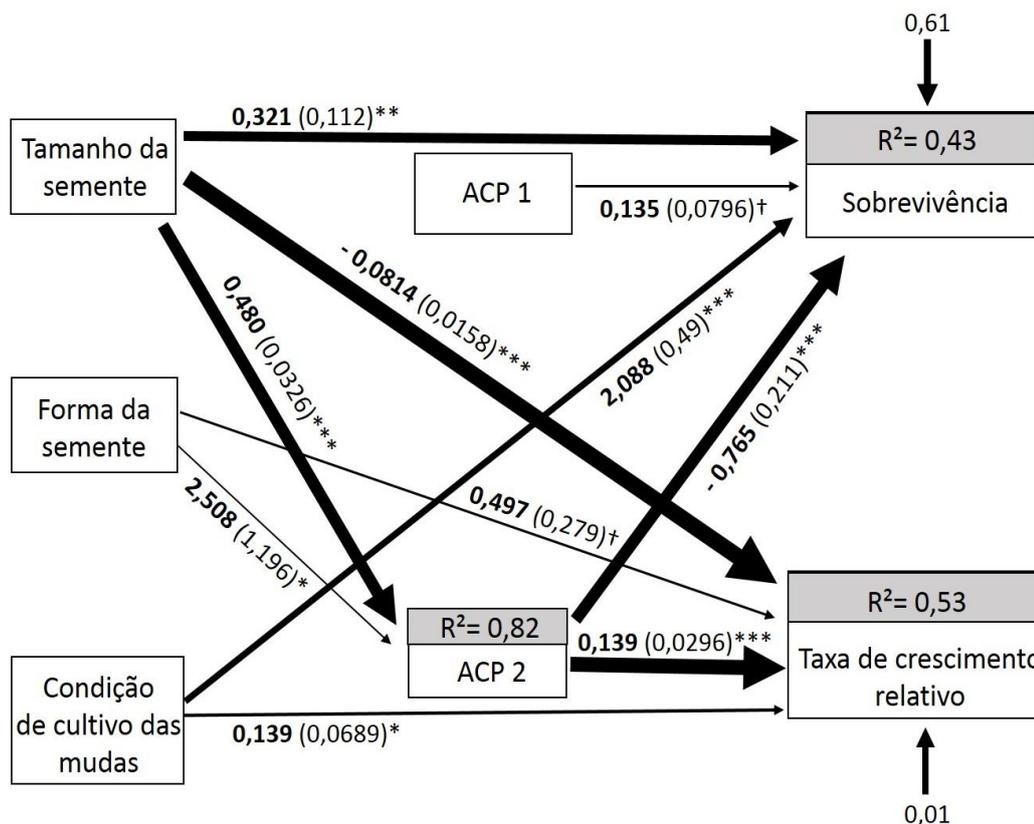


Figura 5. Modelo ajustado mostrando as relações entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais das plantas no momento do plantio e as taxas de sobrevivência e crescimento relativo das plantas aos quatro meses em campo. O coeficiente *Path* não-padronizado (coeficiente de regressão parcial) está em negrito, seguido pelo erro padrão. A espessura das linhas é proporcional às estimativas padronizadas. As linhas partem da variável explanatória e apontam para a variável resposta. ACP 1= maior área foliare tamanho da planta; ACP 2= maior conteúdo de matéria seca foliar e menor fração em massa radicular.

*** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$

Relações entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais e sobrevivência e crescimento das plantas entre os 4 meses e 14 meses em campo

O modelo completo se ajustou aos dados observados ($\chi^2 = 1,113$; gl= 2; $P > 0,05$). O modelo explicou 44,0% da variação na sobrevivência e 43,0% na variação da taxa de crescimento relativo das espécies (Figura 6). O tamanho e forma da semente explicaram apenas 15,0% da variação nos atributos funcionais associados ao eixo 1 da ACP e a condição de cultivo das mudas explicou 13,0% da variação nos atributos funcionais associados ao eixo 2 da ACP. O eixo 1 da ACP dos traços funcionais das plantas foi influenciado positivamente tanto pelo tamanho quanto pela forma das sementes. A forma da semente teve maior influência neste eixo do que o tamanho (estimativas padronizadas= 0,34 e 0,25, respectivamente), de forma que as

espécies de sementes maiores e mais alongadas e/ou achatadas possuíam maior CMSF e menor AFE e FMR aos quatro meses. Por outro lado, sementes menores e mais esféricas possuíam menor CMSF e maior AFE e FMR (Figura 6). O eixo 2 da ACP dos traços funcionais das plantas foi influenciado pela condição de cultivo das mudas (estimativa padronizada= -0,33), de forma que as mudas cultivadas em recipientes de 290 cm³ possuíam menor tamanho aos quatro meses.

A sobrevivência das plantas aos 14 meses em campo foi influenciada pelo tamanho da semente, pelos traços funcionais das plantas aos quatro meses associados ao eixo 1 e ao eixo 2 da ACP e pela condição de cultivo das mudas antes do plantio. Houve apenas uma tendência de a forma da semente influenciar a sobrevivência aos 14 meses (Figura 6).

O tamanho da semente foi a característica que influenciou mais fortemente a sobrevivência (estimativa padronizada= -0,48), as espécies de sementes maiores apresentaram menor sobrevivência aos 14 meses em campo. Os traços funcionais das plantas relacionados ao eixo 1 e 2 da ACP também influenciaram a sobrevivência, embora mais fracamente (estimativas padronizadas= 0,25 e 0,28, respectivamente): plantas com maior CMSF e menor AFE e menor FMR e plantas com menor tamanho aos quatro meses tiveram maior sobrevivência aos 14 meses em campo. A condição de cultivo das mudas antes do plantio influenciou positivamente a sobrevivência (estimativa padronizada= 0,22), de forma que mudas cultivadas em recipientes de 290 cm³ apresentaram maior sobrevivência aos 14 meses. As espécies de sementes mais alongadas e/ou achatadas tenderam a apresentar maior sobrevivência aos 14 meses em campo (Figura 6).

A taxa de crescimento relativo das plantas aos 14 meses em campo foi influenciada pelos traços funcionais das plantas aos quatro meses associados ao eixo 1 da ACP, pelo tamanho da semente e pela forma da semente.

Considerando o efeito total da variação destas características na taxa de crescimento relativo aos 14 meses, os traços funcionais relacionados ao eixo 1 da ACP foram as características que influenciaram mais fortemente o crescimento (estimativa padronizada= 0,42): plantas com maior CMSF e menor AFE e FMR tiveram maior taxa de crescimento relativo. O tamanho da semente também influenciou o crescimento das plantas (estimativa padronizada= -0,36), de forma que espécies de sementes maiores apresentaram menor taxa de crescimento relativo aos 14 meses. O efeito da forma da semente no crescimento foi mais fraco (estimativa padronizada= 0,24), espécies de sementes mais alongadas e/ou achatadas tiveram maior taxa de crescimento relativo aos 14 meses em campo. Por outro lado, espécies de

sementes mais esféricas tiveram menor taxa de crescimento relativo aos 14 meses em campo. A condição de cultivo das mudas não influenciou significativamente a taxa de crescimento relativo das plantas aos 14 meses.

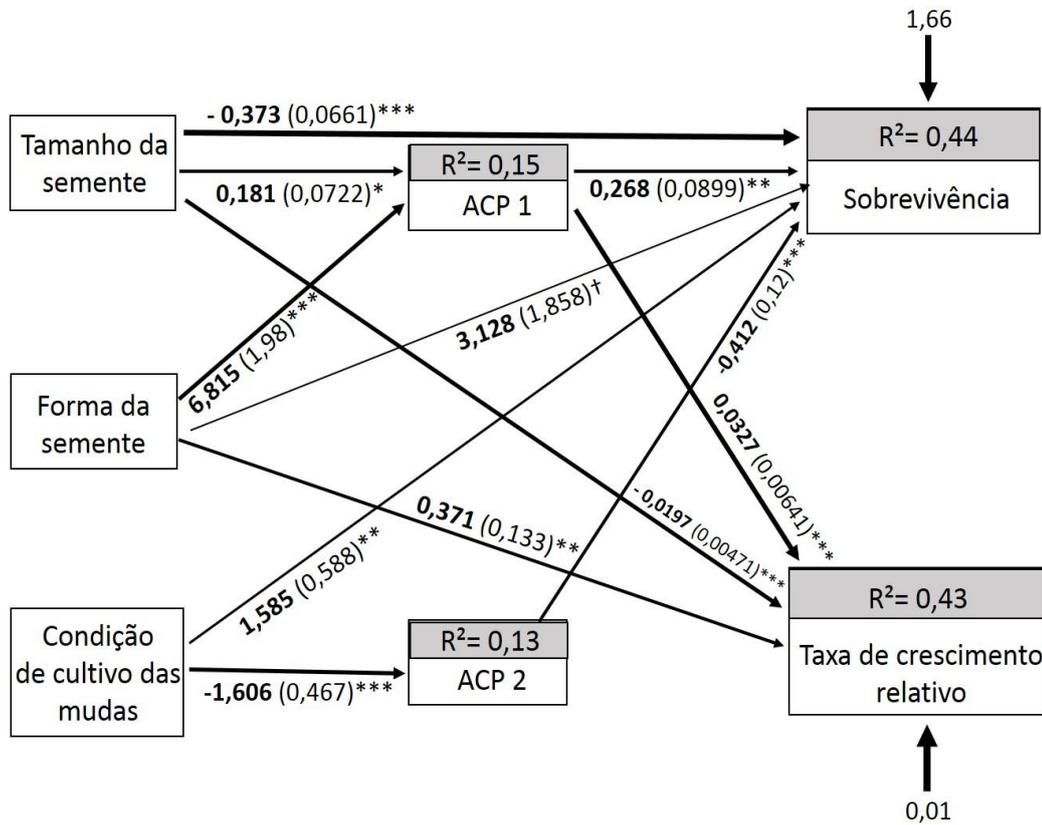


Figura 6. Modelo ajustado mostrando as relações entre os traços funcionais das plantas aos quatro meses após o plantio em campo e as taxas de sobrevivência e crescimento relativo das plantas aos 14 meses em campo. O coeficiente *Path* não-padronizado (coeficiente de regressão parcial) está em negrito, seguido pelo erro padrão. A espessura das linhas é proporcional às estimativas padronizadas. As linhas partem da variável explanatória e apontam para a variável resposta. ACP 1= maior conteúdo de matéria seca foliar e menor área foliar específica e fração em massa radicular; ACP 2= maior tamanho da planta.
 *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$

DISCUSSÃO

Relações entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais e a sobrevivência e crescimento das plantas entre o momento do plantio e os primeiros quatro meses em campo

A sobrevivência e a taxa de crescimento relativo das espécies aos quatro meses após o plantio em campo foram influenciadas pelo tamanho da semente, pelos atributos funcionais das plantas no momento em que foram plantadas associados ao eixo 2 da ACP e à condição de cultivo das mudas antes do plantio. A influência dos atributos funcionais foi mais forte nesta primeira fase de desenvolvimento das espécies em campo (primeiros quatro meses) quando comparada à influência na fase posterior, entre os 4 e 14 meses em campo, principalmente com relação à influência do tamanho da semente. Isto era esperado pois nos primeiros estágios de vida as plantas ainda mantêm seus cotilédones ligados por um tempo e as reservas de nutrientes contidas nos mesmos podem influenciar fortemente o recrutamento e desenvolvimento das plantas em campo (Baraloto et al. 2005). Em nosso estudo, o tamanho da semente influenciou positivamente pela via direta a sobrevivência das plantas aos quatro meses, isto é, espécies de sementes maiores tiveram maior sobrevivência quando comparadas às espécies de sementes menores. Espécies de sementes maiores parecem possuir uma vantagem significativa na sobrevivência tanto sob condições desfavoráveis impostas experimentalmente quanto em ambientes naturais com diferentes tipos de limitações ao desenvolvimento das plantas (Green e Juniper 2004, Moles e Westoby 2004). A hipótese de efeito reserva das sementes pode explicar esta vantagem das sementes maiores, já que as mesmas em geral possuem cotilédones hipógeos com função de estoque de nutrientes, fornecendo-os para o desenvolvimento inicial das plantas e podendo contribuir para a sobrevivência aos quatro meses em campo (Kitajima 1994, Westoby et al. 1996, Green e Juniper 2004). A hipótese do efeito do tamanho da plântula, a qual propõe que as sementes maiores produzem plantas inicialmente maiores também pode explicar esta vantagem inicial (Leishman e Westoby 1994). Plantas de maior tamanho em geral são menos afetadas pela competição com plantas próximas e podem ter vantagens na captação de luz, dentre outras vantagens, contribuindo assim para a sobrevivência das plantas (Reader 1993, Metcalfe e Grubb 1997, Green e Juniper 2004).

Apesar do efeito direto positivo do tamanho da semente, encontramos um efeito indireto negativo um pouco mais forte do tamanho e forma da semente na sobrevivência através de sua influência nos traços funcionais das plantas. O efeito do tamanho da semente no desempenho

das plantas pode não ser direto, mas ocorrer devido às correlações entre a massa da semente e outros traços funcionais, como àqueles relacionados à obtenção de recursos pelas plantas (Westoby et al. 1996). Espécies de sementes maiores podem apresentar maior razão raiz/parte aérea, e isto pode levar à maior sobrevivência quando comparada com as espécies de sementes menores que possuíam menor razão raiz/parte aérea em clareiras de florestas (Lloret et al. 1999). Entretanto, nossos resultados foram diferentes: espécies de sementes maiores e mais alongadas e/ou achatadas tinham maior conteúdo de matéria seca nas folhas e menor fração em massa da raiz no momento do plantio e isto levou à menor sobrevivência aos quatro meses em campo. Estas espécies que investem mais nas partes aéreas do que nas raízes provavelmente evoluíram no sentido de maximizar a captação de luz em ambientes florestais sombreados, em que a luz é um fator limitante (Poorter e Garnier 2007). Contudo, em um ambiente degradado e aberto como o da nossa área de estudo, que apresentava baixas concentrações de matéria orgânica e baixa concentração de íons nutrientes disponíveis para absorção pelas plantas, a condição nutricional do solo deve ter sido inicialmente o principal fator limitante à sobrevivência e desenvolvimento das plantas e não a disponibilidade de luz. Assim, estas espécies que investiram mais nas partes aéreas e menos nas raízes podem ter tido desvantagens quanto à sobrevivência, já que a menor fração em massa da raiz limita a aquisição de nutrientes das camadas inferiores do solo principalmente na fase inicial de desenvolvimento das plantas em campo (Khan et al. 2012, Pérez-Harguindeguy et al. 2013).

Encontramos um efeito indireto positivo do tamanho e forma da semente na taxa de crescimento relativo através de sua influência nos demais traços funcionais das plantas. As espécies de sementes maiores e mais alongadas e/ou achatadas tinham maior conteúdo de matéria seca foliar e menor fração em massa da raiz, o que influenciou positivamente a taxa de crescimento relativo. Ou seja, estas espécies investiram mais na parte aérea e menos no sistema radicular, e isto se refletiu em maior taxa de crescimento relativo da parte aérea. No entanto, o efeito direto negativo do tamanho da semente foi um pouco mais forte do que o efeito indireto, de forma que o saldo final foi negativo: espécies de sementes maiores apresentaram menor taxa de crescimento aos quatro meses. A correlação negativa entre o tamanho da semente e a taxa de crescimento relativo resulta da evolução de diferentes padrões de alocação de recursos entre as espécies (Pugnaire e Valladares 2007). As espécies de sementes maiores tendem a ter cotilédones grossos e de armazenamento de nutrientes, enquanto as de sementes pequenas tendem a ter cotilédones finos e semelhantes a folhas (Kitajima 1996, Wright et al. 2000, Zanne et al. 2005). Os cotilédones fotossintéticos das espécies de sementes pequenas permitem que

elas comecem a utilizar a luz como principal fonte de energia mais precocemente do que as espécies de sementes grandes com cotilédones de armazenamento, refletindo em maiores taxas de crescimento relativo (Kitajima 2002). Este resultado também corrobora a hipótese de efeito metabólico, que sugere que há uma correlação negativa entre o tamanho da semente e a taxa de crescimento relativo, fazendo com que as espécies de sementes maiores apresentem menores taxas metabólicas e consumam os recursos do ambiente mais lentamente em relação às espécies de sementes pequenas (Westoby et al. 1996).

As espécies de sementes grandes tendem a originar plantas com biomassa inicialmente maior, mas com baixa taxa de crescimento relativo e isto permite que elas se estabeleçam em locais com baixa disponibilidade de recursos. Por outro lado, espécies de sementes pequenas tendem a gerar plantas com biomassa menor e alta taxa de crescimento relativo, favorecendo o estabelecimento em ambientes ricos em recursos (Rincón e Huante 1993). Apesar de as espécies de crescimento rápido tenderem a se estabelecer melhor em ambientes ricos em recursos, elas tendem também a apresentar maior alocação de biomassa para o sistema radicular quando crescem em ambientes com limitação de nutrientes. Estas espécies apresentam maior plasticidade em resposta à esta limitação, conferindo a elas certa vantagem no estabelecimento nestes ambientes em relação às espécies de sementes grandes (Huante et al. 1995).

A condição de cultivo das mudas que foram plantadas em campo também influenciou significativamente a sobrevivência e a taxa de crescimento relativo das espécies aos quatro meses em campo. As mudas cultivadas em recipientes maiores, com volume de 290 cm³, tiveram maior sobrevivência e taxa de crescimento relativo em relação àquelas cultivadas em recipientes com volume de 160 cm³ ou volumes intermediários, indicando que a menor restrição de espaço foi favorável ao desenvolvimento posterior das espécies em campo. O tamanho do recipiente em que são cultivadas as mudas para o plantio pode influenciar o desenvolvimento do sistema radicular das mesmas pois o recipiente restringe o espaço disponível para as raízes se desenvolverem. Em geral, as raízes de mudas desenvolvidas em recipientes com restrição de espaço crescem enoveladas, não se alongam, apresentam volume pequeno em relação à parte aérea e são mais superficiais. Isto pode torná-las suscetíveis à dessecação e diminuir a capacidade de absorção de água e nutrientes, refletindo no crescimento e sobrevivência das plantas em campo (Schmidt 2008).

Relações entre a condição de cultivo das mudas, os traços funcionais e sobrevivência e crescimento das plantas entre os quatro meses e os 14 meses em campo

A sobrevivência das espécies aos 14 meses após o plantio em campo foi influenciada pelo tamanho da semente, pelos traços funcionais das plantas aos quatro meses em campo associados ao eixo 1 e ao eixo 2 da ACP e à condição de cultivo das mudas antes do plantio. Já a taxa de crescimento relativo aos 14 meses foi influenciada pelo tamanho e forma das sementes e pelos traços funcionais das plantas aos quatro meses em campo associados ao eixo 1 da ACP. No entanto, entre os quatro e 14 meses de desenvolvimento das espécies em campo, a intensidade da influência do tamanho e forma da semente, da condição de cultivo das mudas e dos traços funcionais na sobrevivência e crescimento das plantas foi mais fraca quando comparada à primeira fase do desenvolvimento das plantas em campo. Por outro lado, o efeito direto ou indireto das características das sementes e da condição de cultivo na sobrevivência e crescimento foi mais marcante do que na fase inicial do desenvolvimento: na fase inicial, os efeitos diretos ou indiretos eram responsáveis pelo efeito total de forma mais equilibrada. Já dos 4 aos 14 meses, os efeitos diretos ou indiretos eram responsáveis pela maior parte do efeito total dos traços funcionais na sobrevivência e crescimento (em geral mais do que 70%). Isto significa que, apesar da influência das características das sementes e da condição de cultivo das mudas ter sido mais fraca, a via pela qual estas características influenciaram a sobrevivência e crescimento das plantas foi mais clara.

Assim como na fase inicial de desenvolvimento das plantas em campo (primeiros quatro meses), dos 4 aos 14 meses o tamanho e forma da semente influenciaram indiretamente a sobrevivência através de suas influências nos demais traços funcionais medidos (Figura 6). Diferente do que ocorreu na fase inicial de desenvolvimento das plantas em campo, nesta fase as espécies de sementes maiores e mais alongadas e/ou achatadas, as quais possuíam maior conteúdo de matéria seca foliar e menor fração em massa da raiz e área foliar específica aos quatro meses, tiveram maior sobrevivência aos 14 meses. A diferença no resultado pode ser atribuída ao fato de que nesta fase posterior, as plantas atravessaram sua primeira estação de déficit hídrico, o que levou à morte de muitos indivíduos. Neste período a disponibilidade de água deve ter se tornado o principal fator limitante ao desenvolvimento das plantas em campo. Provavelmente a limitação de nutrientes ainda influenciou o desenvolvimento das espécies, embora de maneira mais fraca quando comparada à sua influência no desenvolvimento das plantas nos primeiros meses em campo. Folhas com maior conteúdo de matéria seca e baixa área foliar específica em geral apresentam maior longevidade e menor perda de água, o que pode estar associado à maior sobrevivência das espécies em condições secas (Alvarez-Clare 2005, Larson et al. 2015).

Apesar do efeito indireto do tamanho da semente na sobrevivência, ele foi mais fraco quando comparado ao efeito direto: espécies de sementes maiores apresentaram menor sobrevivência. Nesta fase posterior de desenvolvimento das plantas em campo, a hipótese de efeito reserva (Kitajima 1994, Westoby et al. 1996), a qual sugere que espécies de sementes maiores em geral apresentam maior sobrevivência parece não ser mais evidente. Em geral, o efeito positivo do tamanho das sementes na sobrevivência tende a ser mais fraco em fases mais tardias da vida da planta, assim como a sua relação com a taxa de crescimento, uma vez que as reservas de nutrientes dos cotilédones já teriam se esgotado (Wright et al. 2010). Assim, outros fatores não relacionados às reservas nutricionais das sementes em si devem ter influenciado a probabilidade de sobrevivência.

A condição de cultivo das mudas antes do plantio também influenciou a sobrevivência das espécies mesmo após os 14 meses em campo. As mudas cultivadas em recipientes de 290 cm³ possuíam menor parte aérea aos quatro meses em campo do que as mudas cultivadas em recipientes menores. Similar aos nossos resultados, um estudo conduzido com mudas de *Cedrela fissilis* Vell. cultivadas em recipientes de diferentes tamanhos indicou que mudas desenvolvidas em tubetes maiores tiveram menor alocação de biomassa para as folhas (Antoniazzi et al. 2013). O menor tamanho da parte aérea aos quatro meses em campo levou à maior sobrevivência aos 14 meses. O maior tamanho das plantas pode não ser uma vantagem em condições de estresse hídrico (Leishman e Westoby 1994). Dessa forma, sugerimos que o menor tamanho da parte aérea pode ter reduzido a perda de água através das folhas, favorecendo a sobrevivência destas plantas durante o período de seca.

A taxa de crescimento relativo aos 14 meses, assim como aos quatro meses, foi influenciada diretamente pelo tamanho da semente, de forma que espécies de sementes maiores apresentaram menor taxa de crescimento relativo. Vários estudos mostraram essa associação negativa entre o tamanho da semente e o crescimento, sugerindo que plantas de sementes grandes teriam folhas com células de paredes celulares mais espessas. Esta característica exige alto gasto energético e, conseqüentemente pode estar associada a sementes com grandes reservas nos cotilédones e taxas de crescimento relativo lentas (Fenner 1983, Jurado e Westoby 1992, Leishman e Westoby 1994).

A forma das sementes influenciou diretamente a taxa de crescimento relativo das plantas aos 14 meses, de maneira que as espécies de sementes mais alongadas e/ou achatadas apresentaram maior taxa de crescimento. Estudo realizado em floresta tropical no Brasil sugeriu que o formato não esférico das sementes é um traço funcional associado às espécies que

possuem estratégias aquisitivas em florestas em estágios iniciais de sucessão, as quais apresentam crescimento acelerado, embora os mecanismos envolvidos nesta relação ainda não sejam claros (Silva et al. 2017). Por outro lado, sementes mais esféricas geraram plantas com menor taxa de crescimento relativo aos 14 meses. A condição de cultivo das mudas antes do plantio não teve influência no crescimento das plantas aos 14 meses em campo.

Apesar destes efeitos diretos do tamanho e forma das sementes na taxa de crescimento relativo das espécies aos 14 meses, o efeito indireto do tamanho da semente foi o mais forte, através de sua influência nos demais traços funcionais estudados. Neste período, as espécies de sementes maiores, que possuíam maior conteúdo de matéria seca foliar e menor fração em massa da raiz e área foliar específica aos quatro meses, apresentaram maior taxa de crescimento relativo. Como estas espécies investiram mais em partes aéreas do que nas raízes, isto se refletiu em maior crescimento da parte aérea aos 14 meses. Estudos mostraram que plântulas provenientes de sementes maiores não alocaram relativamente mais recursos para as raízes, mesmo em condições de baixa umidade do solo (Wulff 1986, Jurado e Westoby 1992). Outro estudo que avaliou espécies de Asteraceae encontrou que as sementes maiores produziram plântulas com parte aérea maior e raízes relativamente menores (Fenner 1983). Já as espécies de sementes menores investiram menos nas partes aéreas e mais no sistema radicular, refletindo em menor taxa de crescimento relativo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os traços funcionais das plantas e a condição de cultivo das mudas antes do plantio influenciaram a sobrevivência e crescimento dos indivíduos das diferentes espécies arbóreas reintroduzidas na área degradada em fase de restauração. Esta influência ocorreu tanto nos primeiros quatro meses após o plantio quanto na fase posterior de desenvolvimento das plantas em campo, embora a força e as vias pelas quais esta influência ocorreu tenham sido diferentes nas duas fases. Nos primeiros quatro meses, a influência dos traços funcionais foi mais forte quando comparada ao período posterior de desenvolvimento das espécies em campo.

Nossos resultados sugerem que nos primeiros quatro meses em campo o principal fator limitante ao desenvolvimento das espécies foi a baixa disponibilidade de nutrientes, enquanto na fase seguinte foi a disponibilidade de água, tendo em vista os diferentes atributos funcionais que favoreceram a sobrevivência e crescimento nas duas fases. Assim, em cada uma das fases de desenvolvimento, diferentes atributos funcionais das espécies contribuíram para a maior ou

menor sobrevivência e crescimento e isto pode ser atribuído aos fatores limitantes do ambiente durante cada período. As diferenças nos atributos funcionais entre as espécies refletem suas capacidades fisiológicas intrínsecas distintas, assim como a capacidade de se adaptarem às mudanças nos microambientes locais e isto se reflete em diferenças no desempenho das espécies no ambiente em que estão inseridas (Chazdon 2014). Desta forma, a compreensão prévia dos principais fatores limitantes do ambiente, principalmente na fase inicial da implantação do projeto de restauração, bem como a avaliação cuidadosa dos atributos funcionais das diferentes espécies pode ser útil para nortear a escolha de espécies mais adequadas para a reintrodução na área degradada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarez-Clare, S. 2005. **Biomechanical properties of tropical tree seedlings as a functional correlate of shade tolerance**. MS thesis, University of Florida, Gainesville, USA.
- Antoniazzi, A. P.; Binotto, B.; Neumann, G. M.; Sausen, T. L.; Budke, J. C. 2013. Eficiência de recipientes no desenvolvimento de mudas de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae). **Revista Brasileira de Biociências**, 11 (3): 313-317.
- Aprile, F.; Lorandi, R. 2012. Evaluation of cation exchange capacity (CEC) in tropical soils using four different analytical methods. **Journal of Agricultural Science**, 4 (6): 278-289.
- Baraloto, C.; Forget, P. M.; Goldberg, D. E. 2005. Seed mass, seedling size and Neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, 93 (6): 1156-1166.
- Barbosa, L. M. et al. Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo. In: VI Simpósio de Restauração Ecológica, 6, 2015, São Paulo. **Anais do VI Simpósio de Restauração Ecológica**. São Paulo: Instituto de Botânica, 2015. p. 303-430. ISBN 978-85-7523-050-3

- Benard, R. B.; Toft, C. A. 2007. Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). **International Journal of Plant Sciences**, 168 (7): 1027–1033.
- Chaturvedi, R. K.; Raghubanshi, A. S.; Singh, J. S. 2014. Relative effects of different leaf attributes on sapling growth in tropical dry forest. **Journal of Plant Ecology**, 7 (6): 544–558.
- Chazdon, R. L. **Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation**. Chicago: University of Chicago Press, 2014.
- Clarke, K. R.; Gorley, R. N. **PRIMER v7: User Manual/Tutorial**. PRIMER-E, 2015.
- Fenner, M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. **New Phytologist**, 95: 697–706.
- Grace, J. B.; Bollen, K. A. 2005. Interpreting the Results from Multiple Regression and Structural Equation Models. **The Bulletin of the Ecological Society of America**, 86 283–295.
- Green, P.T.; Juniper, P.A. 2004. Seed–seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patterns of resource allocation and the ‘reserve effect’. **Journal of Ecology**, 92: 397–408.
- Hendrix, S.D.; Nielsen, E.; Schutt, M. 1991. Are seedlings from small seeds always inferior of seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. **New Phytologist**, 119: 299–305.
- Huante, P.; Rincón, E.; Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology**, 9 (6): 849–858.

- Jöreskog, K.G.; Sörbom, D. **LISREL 9.20 for Windows [Computer software]**. Skokie, IL: Scientific Software International, Inc, 2015.
- Khan, N.; Kazmi, R.H.; Willems, L.A.J.; van Heusden, A.W.; Ligterink, W.; Hilhorst, H.W. M. 2012. Exploring the Natural Variation for Seedling Traits and Their Link with Seed Dimensions in Tomato. **PLoS ONE**, 7: e43991.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, 98: 419–428.
- Kitajima, K. Cotyledon functional morphology, seed reserve utilization, and regeneration niches of tropical tree seedlings. In: Swaine, M.D. (ed). **The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings**. Paris: UNESCO. pp. 193–208, 1996.
- Kitajima, K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. **Functional Ecology**, 16: 433–444.
- Kononova, M. M. **Soil organic matter: its nature, its role in soil formation and in soil fertility**. Elsevier, 2013.
- Jurado, E.; Westoby, M. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. **Journal of Ecology**, 80: 407-416.
- Larson, J.E.; Sheley, R.L.; Hardegree, S.P.; Doescher, P.S.; James, J.J. 2015. Seed and seedling traits affecting critical life stage transitions and recruitment outcomes in dryland grasses. **Journal of Applied Ecology**, 52: 199-209.
- Laughlin, D.C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. **Ecology Letters**, 17: 771-784.

- Leishman, M. R.; Westoby, M. 1994. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species. **Journal of Ecology**, 82 (2): 249-258.
- Leishman, M. R. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. **Oikos**, 93: 294-302.
- Leles, P. S. S.; Lisboa, A. C.; Oliveira Neto, S. N.; rugiki, M. N.; Ferreira, M. A. 2006. Qualidade de mudas de quatro espécies florestais produzidas em diferentes tubetes. **Floresta e Ambiente**, 13: 69-78.
- Lloret, F., Casanovas, C., Peñuelas, J. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root: shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. **Functional Ecology**, 13: 210-216.
- Lorandi, R.; Gonçalves, A. R.; Matellato, J. M. **Levantamento pedológico semidetalhado do campus da Universidade Federal de São Carlos (SP) e suas aplicações**. Relatório Final de projeto de pesquisa financiado pelo Conselho Nacional de Pesquisa (400186/87-0/ pq/ fv), 1988.
- Metcalf, D. J.; Grubb, P. J. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. **Functional Ecology**, 11: 215–221.
- Mitchell, R.J. Path Analysis: Pollination. In: SCHEINER, S.M.; GUREVITCH, J. **Design and analysis of ecological experiments**. New York: Oxford University Press, 2001. p. 217-234.
- Moles, A.T.; Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of literature. **Journal of Ecology**, 92: 372–383.

- Monteiro, H. A.; Lima, A. L. A.; Silva, A. C. B. L.; Silva, M. A. M.; Rodal, M. J. N. 2017. Influence of functional traits on the demographic rates of 47 arboreal species in a tropical forest in northeastern Brazil. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, 2 (1): 23-35.
- Oliveira, M. C.; Ogata, R. S.; Andrade, G. A.; Santos, D. S.; Souza, R. M.; Guimarães, T. G.; Júnior, M. C. S.; Pereira, D. J. S.; Ribeiro, J. F. **Manual de viveiro e produção de mudas: espécies arbóreas nativas do Cerrado**. Brasília: Editora Rede de Sementes do Cerrado, 2016.124 p.
- 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.
- Pereira, S. R.; Laura, V. A.; Souza, A. L. T. 2013. Establishment of Fabaceae Tree Species in a Tropical Pasture: Influence of Seed Size and Weeding Methods. **Restoration Ecology**, 21(1): 67–74.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M. S.; Cornwell, W. K.; Craine, J. M.; Gurvich, E.; Urcelay, C.; Veneklaas, J.; Reich, P. B.; Poorter, L.; Wright, J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J. G.; de Vos, A. C.; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J. G.; Thompson, K.; Morgan, H. D.; terSteege, H.; van der Heijden, M. G. A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M. V.; Conti, G.; Staver, A. C.; Aquino, S.; Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61 (3): 167-234.
- Poorter, H.; Garnier, E. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components. In: Pugnaire, F.; Valladares, F. (eds). **Functional Plant Ecology**. Boca Raton: CRC Press, 2007. p. 67-100.

- Poorter, H.; Niklas, K. J.; Reich, P.B.; Oleksyn, J.; Poot, P.; Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, 193: 30–50.
- Pugnaire, F.; Valladares, F. (eds). **Functional Plant Ecology**. Boca Raton: CRC Press, 2007. 744 p.
- Rasband, W. S. **ImageJ**. Maryland: U. S. National Institutes of Health, Bethesda, 2009.
- Reader, R.J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. **Journal of Ecology**, 81: 169–175.
- Rincón, E.; Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. **Trees**, 7 (4): 202-207.
- Schmidt, L. **A review of direct sowing versus planting in tropical afforestation and land rehabilitation**. Copenhagen: Forest & Landscape Denmark, 2008. 37p.
- Shipley, B.; Lechowicz, M. J.; Wright, I.; Reich, P.B. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. **Ecology**, 87(3): 535–541.
- Silva, M. A. M.; Pinto, A.V. F.; Nascimento, L. M.; Silva, A. C. B. L.; Lima, A. L. A.; Sampaio, E. V. S. B.; Rodal, M. J. N. 2017. Traits and functional strategies as predictors of demographic variations over a chronosequence. **Brazilian Journal of Botany**, 40(3): 761-770.
- Soares, J.J.; Silva, D.W.; Lima, M. I. S. 2003. Current state and projection of the probable original vegetation of the São Carlos region of São Paulo state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 63: 527-536.
- Thompson, K.; Band, S. R.; Hodgson, J. G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. **Functional Ecology**, 7: 236-241.

- Vile, D.; Shipley, B.; Garnier, E. 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. **Ecology**, 87: 504-517.
- Westoby, M.; Leishman, M.R.; Lord, J.M. 1996. Comparative ecology of seed size and seed dispersal. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B**, 351: 1309–1318.
- Wulff, R.D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum* II. Effects on seedling growth and physiological performance. **Journal of Ecology**, 74: 99-114.
- Wright, I.J.; Clifford, H.T.; Kidson, R.; Reed, M.L.; Rice, B.L.; Westoby, M. 2000. A survey of seed and seedling characters in 1744 Australian dicotyledon species: cross-species trait correlations and correlated trait-shifts within evolutionary lineages. **Biological Journal of the Linnean Society**, 69: 521–547.
- Wright, S. J.; Kitajima, K.; Kraft, N. J. B.; Reich, P. P. B.; Wright, I. J.; Bunker, D. E.; Condit, R.; Dalling, J. W.; Davies, S. J.; Diaz, S.; Engelbrecht, B. M. J.; Harms, K. E.; Hubbell, S. P.; Marks, C. O.; Ruiz-Jaen, M. C.; Salvador, C. M.; Zanne, A. E. 2010. Functional traits and the growth-mortality tradeoff in tropical trees. **Ecology**, 91: 3664–3674.
- Zanne, A.E.; Chapman, C.A.; Kitajima, K. 2005. Evolutionary and ecological correlates of early seedling morphology in East African trees and shrubs. **American Journal of Botany**, 92: 972–978.

Capítulo 3

Variações nos atributos funcionais foliares de espécies arbóreas reintroduzidas em área degradada: uma resposta ao tamanho da planta ou ao gradiente de fertilidade do solo?

Janaína de Fátima Fernandes¹, Andréa Lúcia Teixeira de Souza²

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

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

INTRODUÇÃO

As alterações no uso da terra pelas atividades humanas têm mudado drasticamente as paisagens de zonas rurais através do desmatamento de áreas florestais para o plantio e pastagem (Allan 2004). Estas alterações têm induzido mudanças nos recursos do solo, como por exemplo, na disponibilidade e distribuição de nutrientes, promovendo heterogeneidade nos níveis de nutrientes nestas áreas mesmo em pequena escala (Huante et al. 1995, Andrade et al. 2014). Quando estas áreas são abandonadas e intervenções de restauração florestal são necessárias, torna-se importante compreender como as variações nos recursos do solo influenciam os traços funcionais das espécies reintroduzidas nas áreas degradadas e, conseqüentemente o desempenho dos indivíduos (Huante et al. 1995). Neste contexto, uma importante questão surge: as variações nos atributos funcionais estão ligadas à fatores alométricos, como o tamanho da planta o qual, por sua vez, pode ser influenciado pelos recursos do solo ou são uma resposta direta às variações dos recursos do solo?

Alguns estudos investigaram se as mudanças na alocação de recursos para diversas partes das plantas em diferentes espécies foram em função do tamanho da planta ou uma resposta direta à disponibilidade de nutrientes (Müller et al. 2000, Shipley e Meziane 2002, Cahill 2003). A plasticidade na alocação de recursos nas plantas em resposta aos níveis de nutrientes do solo a que diversos estudos se referem pode ser resultado apenas do tamanho das plantas e não diretamente devido à disponibilidade de recursos (Weiner 2004). A maioria dos atributos funcionais variam conforme o crescimento da planta, o qual por sua vez, pode ser muito plástico em resposta às condições do ambiente (Wright e McConnaughay 2002). Geralmente, as taxas de crescimento são positivamente relacionadas à disponibilidade de recursos no solo (van Breugel et al. 2011, Scholten et al. 2017). Esta variação nas características das plantas devido apenas à variação no tamanho gerada pelas condições ambientais foi denominada “plasticidade aparente” (McConnaughay e Coleman 1999) ou “plasticidade passiva” (Pigliucci e Hayden 2001).

Um estudo conduzido com 27 espécies herbáceas mostrou que em plantas de mesmo tamanho, a alocação de biomassa para diferentes partes da planta foi igual sob diferentes concentrações de nutrientes do solo (Müller et al. 2000). Os autores sugeriram que, ao invés de ocorrer a alocação plástica de biomassa nas plantas em resposta diretamente à disponibilidade de recursos, os padrões de alocação foram relacionados diretamente com o tamanho da planta. Em condições de baixa disponibilidade de nutrientes, as plantas são geralmente menores,

enquanto em alta disponibilidade são maiores e por isto existem diferenças nos padrões de alocação entre partes aéreas e raízes sob condições de baixo/alto nutriente (Müller et al. 2000). Em plantas pequenas (no início do desenvolvimento ou sob baixa disponibilidade de nutrientes) a alocação para as raízes é mais alta, já que a radícula é a primeira estrutura a emergir da semente. À medida que as plantas ficam maiores, a biomassa é mais rapidamente direcionada para as folhas e caule do que para as raízes tornando-as mais “aéreas” (Müller et al. 2000, Weiner 2004). Outro estudo conduzido com espécies arbóreas do gênero *Haloxylon* cultivadas em diferentes níveis de nitrogênio no solo encontrou que a razão entre a massa da parte aérea/massa da raiz variou conforme o tamanho dos indivíduos, o qual foi afetado pelos níveis de nitrogênio. Assim, a influência do nível do nutriente foi indireta, mediada apenas pelo tamanho da planta. Os autores ressaltaram que a “plasticidade aparente” pode ser determinante nas respostas das plantas às condições ambientais (Xie et al. 2015).

Por outro lado, há diversos estudos que abordaram a influência direta dos níveis de nutrientes nos traços funcionais das plantas. Na década de 60, Brouwer (1963) propôs a hipótese de “equilíbrio funcional da alocação de biomassa” que diz que a alocação de recursos para o desenvolvimento das diferentes partes das plantas deve ocorrer em resposta ao recurso mais limitante do ambiente em que crescem. Se o fator limitante para o crescimento da planta em um determinado ambiente estiver acima do solo (ex. luz ou dióxido de carbono), as plantas devem investir mais recursos para as partes aéreas, como caules e folhas. Caso o fator limitante esteja abaixo do solo (ex. nutrientes ou água), então as plantas devem investir mais recursos no desenvolvimento dos sistemas radiculares (Brouwer 1963). Assim, em ambientes com diferentes níveis de nutrientes no solo, as plantas deveriam alocar mais recursos para o desenvolvimento das raízes e menos para folhas e caule nos locais com menores concentrações de nutrientes.

A disponibilidade geral dos recursos no solo também é um fator importante nas respostas dos atributos funcionais das plantas aos níveis de nutrientes. As plantas podem apresentar dois tipos de estratégias ligadas à obtenção e uso dos recursos do solo: a estratégia aquisitiva e a conservativa (Donovan et al. 2011). As espécies de estratégia aquisitiva possuem folhas de curta duração, com baixo conteúdo de matéria seca e maior área foliar em relação à sua massa, conseqüentemente possuem alta taxa fotossintética e de respiração, sendo caracterizadas por apresentar altas taxas de crescimento (Donovan et al. 2011). Em locais com alta disponibilidade de recursos no solo, deve prevalecer esta estratégia pois estas espécies exigem maiores níveis de nutrientes para sustentar o crescimento acelerado (Wright et al. 2004).

Já as espécies de estratégia conservativa são aquelas que apresentam baixas taxas de crescimento, com folhas de longa duração, alto conteúdo de matéria seca foliar e menor área foliar em relação à massa, levando a baixa taxa fotossintética e de respiração (Donovan et al. 2011). Nos locais com recursos escassos e mais limitados, deve predominar espécies de estratégia conservativa (Wright et al. 2004).

Alguns estudos reforçaram a hipótese do “equilíbrio funcional da alocação de biomassa”, mostrando que o desenvolvimento das partes das plantas responderam diretamente aos níveis de nutrientes do solo (Ericsson 1995, Shipley e Meziane 2002). Um estudo realizado com a espécie arbórea *Betula pendula* Roth mostrou que os diferentes níveis de nutrientes influenciaram a alocação de recursos para os caules e raízes em plantas de mesmo tamanho (Ericsson 1995). Houve uma diminuição da razão caule/raiz quando os nutrientes associados à fixação de carbono (potássio, magnésio e manganês) estavam em menores concentrações, ou seja, houve uma maior alocação para o sistema radicular. Outro estudo realizado com 22 espécies herbáceas crescendo sob diferentes concentrações de nutrientes e luminosidade também foi coerente com a hipótese de equilíbrio funcional, uma vez que a biomassa foi preferencialmente alocada à parte da planta em que o recurso foi mais limitado (Shipley e Meziane 2002). Entretanto, os autores sugeriram que o padrão de alocação seguiu uma relação alométrica, ou seja, foi influenciado pelo tamanho da planta.

A maioria dos estudos que avaliaram as respostas das plantas aos diferentes níveis de nutrientes mediram a alocação de recursos para as partes da planta em termos da proporção de biomassa em diferentes estruturas (Valverde-Barrantes et al. 2013, Kramer-Walter et al. 2016). Poucos estudos avaliaram os traços funcionais separadamente como por exemplo, a área foliar específica e o conteúdo de matéria seca foliar que são características importantes para o desempenho das espécies em áreas degradadas. Estes traços funcionais foliares podem ser relacionados aos traços funcionais de raízes, de forma que geralmente quando há maior investimento em partes aéreas pelas espécies, há menor investimento em raízes (Guerrero-Campo e Fitter 2001). Assim, os traços funcionais foliares podem ser indicativos dos padrões de alocação de recursos para as diferentes partes das plantas.

Neste estudo nós avaliamos os traços funcionais foliares e o tamanho dos indivíduos de diferentes espécies arbóreas nativas aos 48 meses após serem reintroduzidos em uma área degradada ao longo de um gradiente de fertilidade do solo. Observamos uma variação no tamanho das plantas e nos atributos funcionais foliares dentro de espécies ao longo do gradiente de fertilidade do solo e questionamos: (1) o tamanho dos indivíduos de diferentes espécies aos

48 meses após o plantio, expresso pelo seu diâmetro, foi influenciado pela fertilidade do solo?; (2) os atributos funcionais foliares dentro de espécies foram influenciados pelo tamanho dos indivíduos? e (3) os atributos funcionais foliares dentro de espécies foram influenciados diretamente pelos parâmetros químicos do solo independentemente do tamanho da planta?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Nosso estudo foi conduzido em uma área em que foi feito o plantio de nove espécies arbóreas nativas ocorrentes em florestas ripárias da região de São Carlos (Tabela 1) (Barbosa e Martins 2003), inserida em uma Área de Preservação Permanente localizada na Estância Dois Irmãos, município de São Carlos/SP, Brasil, coordenadas 21° 54' 43,569'' S e 47° 51' 37,942'' O (Figura 1). O clima da região é classificado como Aw (Rolim et al. 2007), com temperatura média anual variando de 20,8°C a 21,7°C e precipitação média anual de 1468,0 mm (Soares et al. 2003). O solo da região é classificado como Latossolo Vermelho-Amarelo e Latossolo Vermelho com textura média entre 70 a 82% de areia e 5 a 7% de argila, distróficos, porém com algumas manchas de solos eutróficos (Calderano-Filho et al. 1998, Manual Técnico de Pedologia/IBGE 2015).

A vegetação no município de São Carlos encontra-se bastante fragmentada e é composta por cerrado, cerradão, floresta semidecídua, floresta ripária e áreas em regeneração (Soares et al. 2003). A vegetação original da área em que conduzimos o experimento era constituída por floresta ripária, a qual margeava o Córrego Engenho Velho. Parte desta floresta foi desmatada e utilizada durante anos como pasto, constituído principalmente por gramíneas exóticas da espécie *Urochloa brizantha* (Hochst. ex A. Rich.) R. D. Webster.

Em fevereiro de 2013, o plantio das nove espécies arbóreas foi conduzido neste pasto, abrangendo uma área total de aproximadamente 577 m² e 200 m de comprimento. A área foi dividida em 10 parcelas paralelas ao córrego, com comprimento de aproximadamente 20 m e largura variando entre 4 e 28 m (Figura 1). Havia um curral, próximo a algumas parcelas, cujos dejetos ricos em nutrientes foram despejados durante pelo menos 15 anos antes do plantio. As mudas das diferentes espécies arbóreas foram plantadas em gride 2×2 metros, dispostas aleatoriamente na área e marcadas com lacres numerados para permitir a identificação individual.

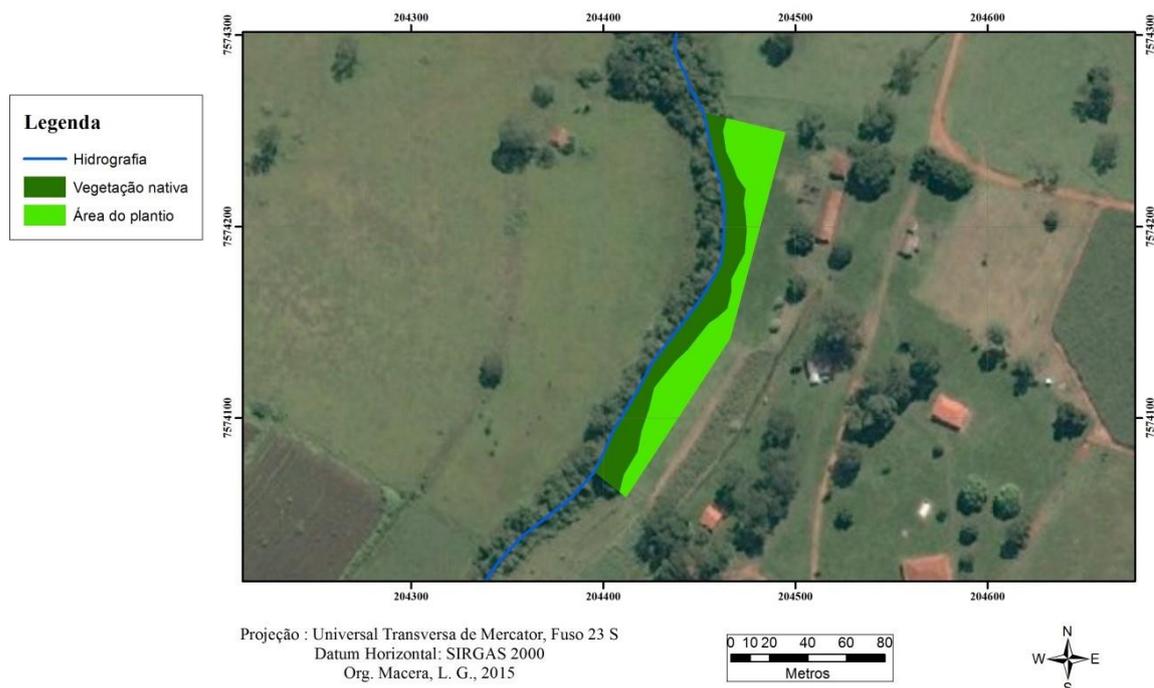


Figura 1. Área experimental na Estância Dois Irmãos, município de São Carlos/SP. O destaque em verde escuro corresponde à área de vegetação nativa remanescente e em verde claro corresponde à área em que foi feito o plantio das espécies. (Fonte: Scaloppi 2017)

Coleta de dados

Solo

Em novembro de 2014, realizamos a coleta de solo da área após um período de aproximadamente sete dias de estiagem, seguindo a recomendação da Embrapa (1997), para evitar solos muito úmidos ou muito secos e garantir uma amostragem homogeneizada.

Amostras compostas do solo foram retiradas na profundidade de 0-20 cm com o uso de um trado em cada parcela. Cada amostra composta foi obtida com a mistura e homogeneização de três sub amostras deformadas simples que se distribuíram dentro de cada uma das parcelas evitando-se os troncos e raízes das árvores e retirando-se a serapilheira acumulada antes do início do procedimento. Todas as sub amostras foram retiradas a uma distância mínima de 5 m dos cantos e das bordas para diminuir a influência das áreas adjacentes e entre as parcelas nos resultados.

As análises químicas foram conduzidas no Laboratório de Fertilidade do Solo da UFSCar/campus Araras, de acordo com os procedimentos descritos por Raij et al. (2001).

Foram determinados os seguintes parâmetros químicos: pH, Matéria Orgânica (M.O.), Fósforo disponível (P), Concentração total de Nitrogênio (N), Potássio trocável (K⁺), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Hidrogênio e Alumínio (H+Al), Soma de Bases (SB) e Capacidade de troca de cátions (CTC) (ver Apêndice A).

Espécies avaliadas, medidas do tamanho da planta e dos traços funcionais foliares

Devido ao pequeno número de indivíduos sobreviventes de *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze e ao grande porte que impossibilitou a coleta de folhas de *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake, avaliamos neste estudo apenas sete das nove espécies plantadas (Tabela 1). Nós medimos o tamanho das plantas expresso pelo diâmetro basal das árvores e coletamos os dados dos traços funcionais foliares em fevereiro de 2017, ou seja, aos 48 meses após o plantio das espécies arbóreas nativas na área de pasto. Medimos o diâmetro basal (diâmetro do caule rente ao solo) utilizando um paquímetro digital e em indivíduos com diâmetro maior que 15 cm utilizamos a fita métrica para a obtenção da circunferência e posterior estimativa do diâmetro.

Tabela 1. Nome científico, nome popular e família das espécies.

Espécie	Nome popular	Família
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Jequitibá-branco	Lecythidaceae
<i>Cedrela fissillis</i> Vell. *	Cedro-rosa	Meliaceae
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf. *	Copaíba	Fabaceae
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong *	Timburi	Fabaceae
<i>Enterolobium timbouva</i> Mart. *	Timbaúva	Fabaceae
<i>Hymenaea courbaril</i> L. *	Jatobá	Fabaceae
<i>Platypodium elegans</i> Vogel*	Jacarandá-do-campo	Fabaceae
<i>Pterogyne nitens</i> Tul. *	Amendoim-bravo	Fabaceae
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Guapuruvu	Fabaceae

* = espécies que foram avaliadas neste estudo

Nós medimos três traços funcionais foliares: área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e conteúdo de matéria seca foliar (CMSF). Coletamos duas folhas de no mínimo 2 e no máximo 5 indivíduos de cada espécie, em cada parcela do plantio. As folhas coletadas eram jovens, sem indícios de herbivoria ou patógenos e completamente expandidas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Ao coletar, acondicionamos estas folhas separadamente em sacos plásticos com papel absorvente umedecido em seu interior e fechamos os sacos, a fim de evitar

a perda de água das folhas durante o transporte até o laboratório. As folhas frescas foram pesadas para determinar a massa fresca foliar, em seguida foram fotografadas para obter a imagem em computador e a AF foi calculada utilizando-se o software ImageJ (Rasband 2009). Em seguida, as folhas foram embaladas em sacos de papel e secas em estufa de circulação forçada de ar a $65^{\circ}\text{C} \pm 5^{\circ}\text{C}$ até a estabilização de sua massa. As folhas secas foram pesadas para a obtenção da massa seca foliar. A AFE foi calculada dividindo-se a área da folha fresca pela massa seca foliar e o CMSF foi obtido dividindo-se a massa seca foliar pela massa fresca foliar.

Análise de dados

Nós conduzimos uma Análise de Componentes Principais (ACP) com os valores dos parâmetros químicos do solo para descrever a variação espacial na fertilidade do solo baseada na análise química. Os valores foram previamente checados quanto à normalidade e transformados para logaritmo natural. Todas as variáveis foram padronizadas com média 0 e variância 1. Anteriormente à ACP, conduzimos a Análise de Correlação de Pearson entre todos os parâmetros do solo e retiramos os parâmetros com uma correlação maior do que 0,80 com outros parâmetros. Assim, para a ACP utilizamos M.O., H+AL, K⁺, P e Ca. Conduzimos as análises de componentes principais no software PRIMER 6.0 (Clarke e Gorley 2015).

Para avaliar o efeito da fertilidade do solo no tamanho das plantas de cada espécie, ajustamos um modelo de regressão linear em que o diâmetro basal dos indivíduos foi considerado como variável dependente e os dois primeiros eixos da ACP dos parâmetros químicos do solo como variável independente. Para avaliar o efeito do tamanho da planta nos traços funcionais foliares para cada espécie, ajustamos um modelo de regressão linear para cada traço funcional considerado como variável dependente e o diâmetro basal dos indivíduos como variável independente. Para avaliar o efeito da fertilidade do solo independente do tamanho da planta nos atributos funcionais foliares, utilizamos os resíduos da análise anterior como variável dependente em um modelo de regressão linear considerando os dois primeiros eixos da ACP dos parâmetros químicos do solo como variáveis independentes, para cada espécie. Conduzimos as regressões lineares no software OriginPro 8.0.

RESULTADOS

Parâmetros químicos do solo da área de estudo

A Análise de Correlação de Pearson mostrou que muitos parâmetros químicos do solo foram altamente correlacionados (Tabela 2). Por exemplo, as quantidades de matéria orgânica do solo foram altamente correlacionadas positivamente às concentrações de nitrogênio, potássio e magnésio e à capacidade de troca de cátions do solo. Ou seja, nos locais em que havia maiores quantidades de matéria orgânica, havia também maior concentração destes nutrientes no solo e maior disponibilidade dos mesmos para serem absorvidos pelas raízes das plantas.

Tabela 2. Coeficientes de correlação de Pearson entre os parâmetros químicos do solo da área de estudo. M.O.= Matéria Orgânica; N= concentração total de Nitrogênio; P= Fósforo disponível; K= Potássio trocável; Ca= Cálcio; Mg= Magnésio; H+Al= Hidrogênio e Alumínio; SB= soma de bases; CTC= Capacidade de troca de cátions.

	pH	M.O.	N	P	K	Ca	Mg	H+Al	SB	CTC
pH	1,000									
M.O.	0,728*	1,000								
N	0,778**	0,828**	1,000							
P	0,819**	0,527 ^{ns}	0,429 ^{ns}	1,000						
K	0,341 ^{ns}	0,801**	0,511 ^{ns}	0,312 ^{ns}	1,000					
Ca	0,849**	0,616 [†]	0,788**	0,696*	0,335 ^{ns}	1,000				
Mg	0,767**	0,823**	0,869**	0,631*	0,563 [†]	0,859**	1,000			
H+Al	-0,323 ^{ns}	0,316 ^{ns}	-0,040 ^{ns}	-0,266 ^{ns}	0,372 ^{ns}	-0,354 ^{ns}	0,071 ^{ns}	1,000		
SB	0,851**	0,702*	0,834**	0,700*	0,432 ^{ns}	0,990***	0,922***	-0,243 ^{ns}	1,000	
CTC	0,750*	0,837**	0,839**	0,617 [†]	0,581 [†]	0,880**	0,969***	0,125 ^{ns}	0,932***	1,000

ns = não significativo; *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$; † $P < 0,10$. Valores em negrito representam as correlações entre os parâmetros maiores que 0,80.

Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais (ACP) dos parâmetros químicos do solo explicaram 83,1% da variação nos dados, sendo que o eixo 1 da ACP explicou 55,9% da variação total e o eixo 2 explicou 27,2% da variação total. O eixo 1 foi positivamente correlacionado com as concentrações de matéria orgânica (M.O.), fósforo (P), potássio (K) e cálcio (Ca) (Tabela 3). Já o eixo 2 foi fortemente correlacionado positivamente com a acidez potencial (H+Al), e fracamente correlacionado com o potássio (K) e fósforo (P) (Tabela 3). Isto significa que os locais que possuíam maiores concentrações de M.O., também possuíam maiores concentrações de P e Ca e havia locais com menores concentrações destes parâmetros.

Havia também locais com maior acidez potencial do que outros. Assim, o primeiro eixo da ACP representa locais com solo de maior fertilidade, com maiores concentrações e disponibilidade de nutrientes para serem absorvidos pelas plantas. Já o segundo eixo da ACP representa locais com solo de maior acidez potencial, a qual pode ser prejudicial para as plantas.

Tabela 3. Resultados da análise de componentes principais das variáveis químicas do solo da área de estudo.

Variáveis químicas do solo	Eixo 1	Eixo 2
Cálcio (Ca)	0,809	-0,395
Fósforo (P)	0,839	-0,297
Potássio (K)	0,740	0,418
H + Al	0,059	0,947
Matéria Orgânica (M.O.)	0,941	0,215

Valores em negrito representam as variáveis mais correlacionadas com cada eixo.

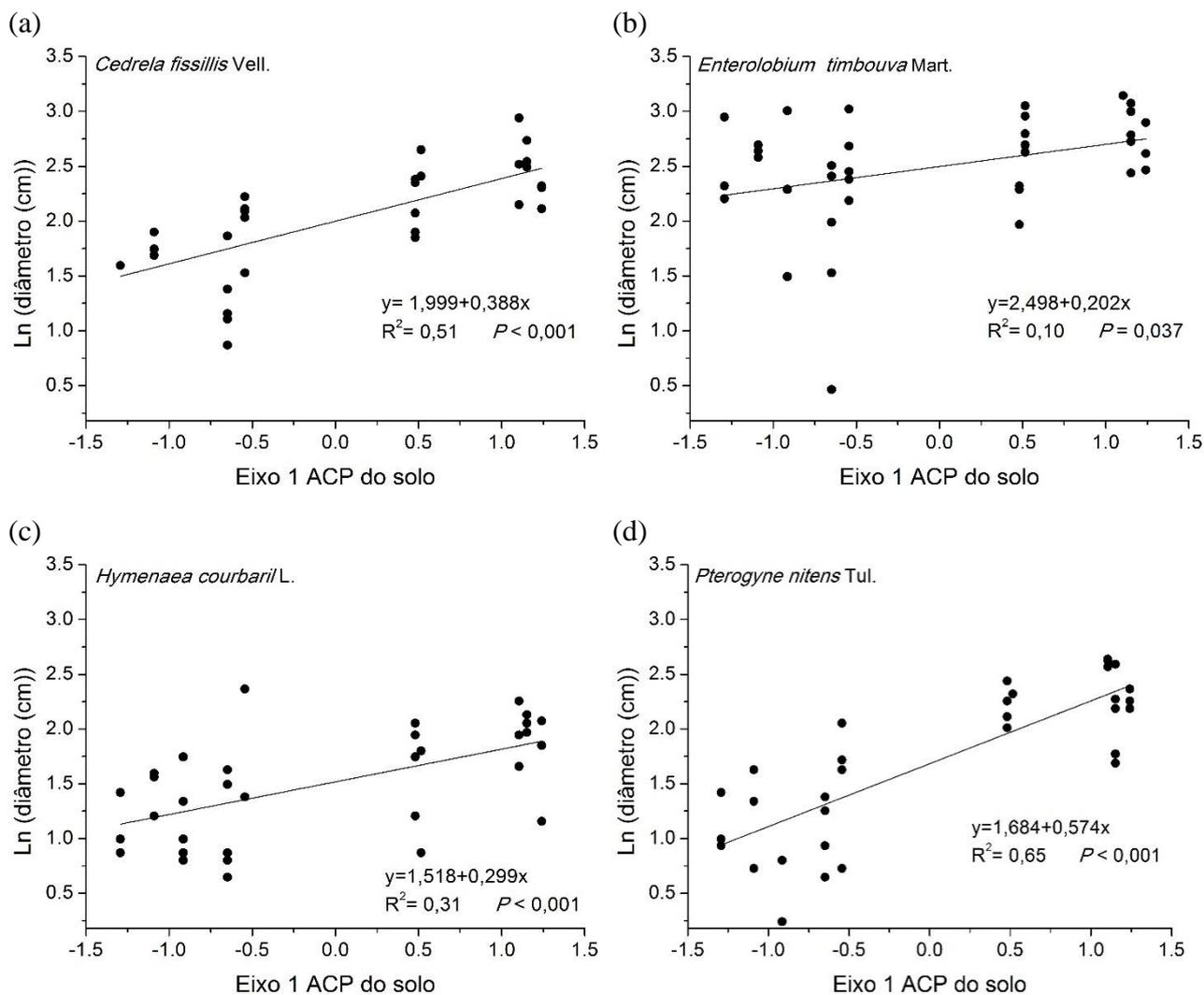
Relações entre os parâmetros químicos do solo da área de estudo e o diâmetro basal dos indivíduos das diferentes espécies arbóreas

Dentre as sete espécies, em cinco espécies o diâmetro basal aos 48 meses após o plantio foi influenciado significativamente pelos parâmetros químicos do solo (Figura 2).

O diâmetro basal dos indivíduos das espécies cedro-rosa (*Cedrela fissillis*), timbaúva (*Enterolobium timbouva*), jatobá (*Hymenaea courbaril*) e amendoim-bravo (*Pterogyne nitens*) foi significativamente relacionado positivamente com o eixo 1 da ACP dos parâmetros químicos do solo (Figura 2). Ou seja, o diâmetro basal dos indivíduos destas espécies foi maior em solos que apresentavam maiores concentrações de matéria orgânica (M.O.), fósforo (P) e cálcio (Ca). O diâmetro basal dos indivíduos destas espécies não foi relacionado significativamente com o eixo 2 da ACP dos parâmetros químicos do solo (cedro-rosa: $F_{1,30} = 0,045$, $R^2 = -0,03$, $P = 0,834$; timbaúva: $F_{1,34} = 0,197$, $R^2 = -0,02$, $P = 0,660$; jatobá: $F_{1,31} = 0,277$, $R^2 = -0,02$, $P = 0,602$; amendoim-bravo: $F_{1,30} = 0,231$, $R^2 = -0,03$, $P = 0,634$).

Para o timburi (*Enterolobium contortisiliquum*), o diâmetro basal dos indivíduos não foi significativamente relacionado com o eixo 1 da ACP dos parâmetros químicos do solo ($F_{1,34} = 1,276$, $R^2 = 0,01$, $P = 0,27$). Para esta espécie, o diâmetro basal foi influenciado significativamente pelo eixo 2 da ACP dos parâmetros químicos do solo, de forma que o diâmetro foi maior em solos com maior acidez potencial (maior concentração de H+Al) (Figura 2). O diâmetro basal dos indivíduos das espécies copaíba (*Copaifera langsdorffii*) e jacarandá-

do-campo (*Platypodium elegans*) não foi relacionado significativamente com o eixo 1 da ACP dos parâmetros químicos do solo (copaíba: $F_{1,27} = 1,193$, $R^2 = 0,01$, $P = 0,284$; jacarandá-do-campo: $F_{1,27} = 0,797$, $R^2 = -0,01$, $P = 0,379$) e também não foi relacionado significativamente com o eixo 2 da ACP dos parâmetros químicos do solo (copaíba: $F_{1,27} = 0,572$, $R^2 = -0,02$, $P = 0,456$; jacarandá-do-campo: $F_{1,27} = 0,292$, $R^2 = -0,03$, $P = 0,593$).



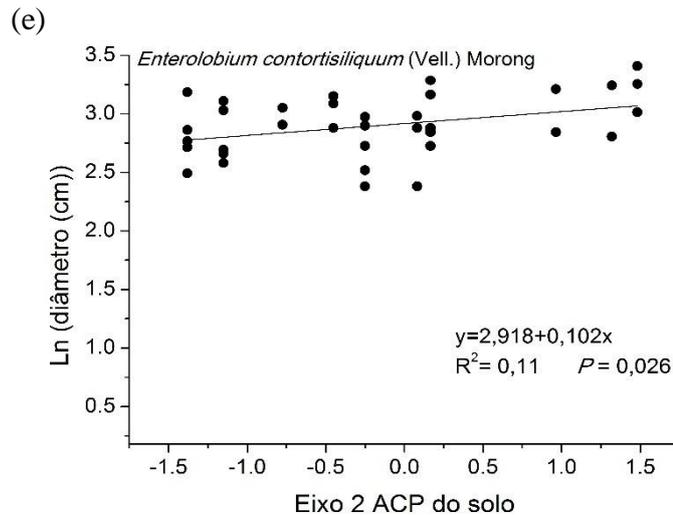


Figura 2. Relação entre o diâmetro basal dos indivíduos e os parâmetros químicos do solo (Eixo 1 ACP do solo ou Eixo 2 ACP do solo): (a) Cedro-rosa, (b) Timbaúva, (c) Jatobá, (d) Amendoim-bravo, (e) Timburi. Eixo 1 ACP do solo = matéria orgânica (M.O.), fósforo (P) e cálcio (Ca); Eixo 2 ACP do solo = acidez potencial (H+Al).

Relações entre o diâmetro basal e os traços funcionais foliares dos indivíduos das diferentes espécies arbóreas

Alguns traços funcionais foliares se relacionaram significativamente ao diâmetro basal dos indivíduos em cinco das sete espécies estudadas (Tabela 4). A área foliar (AF) aumentou com o aumento do diâmetro basal dos indivíduos das espécies copaíba (*Copaifera langsdorffii*) e timbaúva (*Enterolobium timbouva*). Em timburi (*Enterolobium contortisiliquum*) detectamos apenas uma tendência em a área foliar diminuir com o aumento do diâmetro dos indivíduos (Tabela 4). Por outro lado, a área foliar específica (AFE) diminuiu conforme aumentou o diâmetro basal dos indivíduos das espécies cedro-rosa (*Cedrela fissillis*), timbaúva (*Enterolobium timbouva*), jatobá (*Hymenaea courbaril*) e amendoim-bravo (*Pterogyne nitens*) (Tabela 4).

O conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) aumentou com o aumento do diâmetro basal dos indivíduos das espécies cedro-rosa (*Cedrela fissillis*) e timbaúva (*Enterolobium timbouva*) (Tabela 4). Para as espécies timburi (*Enterolobium contortisiliquum*) e jacarandá-do-campo (*Platypodium elegans*), os traços funcionais foliares não foram relacionados significativamente ao diâmetro basal dos indivíduos (Tabela 4).

Tabela 4. Valores dos parâmetros da regressão linear ajustada explicando os traços funcionais foliares em função do diâmetro basal dos indivíduos de cada espécie. AF= área foliar; AFE= área foliar específica; CMSF= conteúdo de matéria seca foliar; ns= não significativo; † = $P < 0,10$. Valores destacados em negrito representam as relações significativas.

Traços funcionais	a	b	F	R ²	P
<i>Cedrela fissillis</i> Vell.					
AF	7,350	0,263	$F_{1,28}=1,476$	0,02	ns
AFE	5,428	-0,344	$F_{1,28}=9,111$	0,22	0,005
CMSF	0,222	0,101	$F_{1,28}=9,626$	0,23	0,004
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.					
AF	4,314	0,958	$F_{1,24}=26,099$	0,50	< 0,001
AFE	4,654	-0,009	$F_{1,24}=0,013$	-0,04	ns
CMSF	0,523	0,031	$F_{1,24}=1,221$	0,01	ns
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong					
AF	7,478	-0,428	$F_{1,34}=3,955$	0,08	†
AFE	4,702	0,063	$F_{1,34}=0,162$	-0,03	ns
CMSF	0,405	0,006	$F_{1,34}=0,023$	-0,03	ns
<i>Enterolobium timbouva</i> Mart.					
AF	5,145	0,432	$F_{1,33}=8,587$	0,18	0,006
AFE	5,669	-0,279	$F_{1,33}=7,649$	0,16	0,009
CMSF	0,214	0,089	$F_{1,33}=6,318$	0,14	0,017
<i>Hymenaea courbaril</i> L.					
AF	5,339	-0,053	$F_{1,27}=0,152$	-0,03	ns
AFE	4,995	-0,186	$F_{1,27}=13,518$	0,31	0,001
CMSF	0,422	0,020	$F_{1,27}=1,265$	0,01	ns
<i>Platypodium elegans</i> Vogel					
AF	4,855	0,111	$F_{1,27}=0,795$	-0,01	ns
AFE	4,611	-0,030	$F_{1,27}=0,226$	-0,03	ns
CMSF	0,447	0,018	$F_{1,27}=0,512$	-0,02	ns
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.					
AF	5,920	-0,110	$F_{1,29}=1,801$	0,03	ns
AFE	4,766	-0,176	$F_{1,29}=5,548$	0,13	0,025
CMSF	0,379	0,041	$F_{1,29}=2,114$	0,04	ns

Relações entre os parâmetros químicos do solo da área de estudo e os traços funcionais foliares dos indivíduos das diferentes espécies arbóreas

Conforme detalhado no item anterior, o diâmetro basal dos indivíduos explicou a variação dos atributos funcionais foliares na maioria das espécies. Entretanto, a análise dos resíduos mostrou que alguns destes atributos funcionais ainda se relacionaram

significativamente com os parâmetros químicos do solo em algumas espécies independentemente do tamanho das plantas.

A área foliar (AF) foi significativamente relacionada ao eixo 1 da Análise de Componentes Principais (ACP) do solo nas espécies timburi (*Enterolobium contortisiliquum*) e jatobá (*Hymenaea courbaril*). Nos indivíduos destas espécies, a área foliar foi menor em solos que apresentavam maiores concentrações de matéria orgânica, fósforo e cálcio (Tabela 5). Já para as espécies jacarandá-do-campo (*Platypodium elegans*) e amendoim-bravo (*Pterogyne nitens*), a área foliar se relacionou significativamente apenas com o eixo 2 da ACP do solo, de forma que a área foliar foi menor em solos com maior acidez potencial (concentração de H+Al) (Tabela 5).

A área foliar específica (AFE) se relacionou significativamente ao eixo 1 da ACP do solo na espécie timbaúva (*Enterolobium timbouva*), de forma que a AFE dos indivíduos foi maior em solos com maiores concentrações de matéria orgânica, fósforo e cálcio (Tabela 5). Houve uma tendência em o conteúdo de matéria seca foliar (CMSF) dos indivíduos de jacarandá-do-campo (*Platypodium elegans*) diminuir em solos com maiores concentrações de matéria orgânica, fósforo e cálcio. Para o cedro-rosa (*Cedrela fissillis*) e copaíba (*Copaifera langsdorffii*), nenhum traço funcional foliar se relacionou significativamente aos parâmetros químicos do solo da área de estudo (Tabela 5).

Tabela 5. Valores dos parâmetros da regressão linear ajustada explicando os traços funcionais foliares em função dos eixos 1 e 2 da Análise de Componentes Principais (ACP) das variáveis químicas do solo. AF= área foliar; AFE= área foliar específica; CMSF= conteúdo de matéria seca foliar; Eixo 1 ACP do solo = matéria orgânica (M.O.), fósforo (P) e cálcio (Ca); Eixo 2 ACP do solo = acidez potencial (H+Al); ns= não significativo; † = $P < 0,10$

Traços funcionais	a	b	F	R ²	P
<i>Cedrela fissillis</i> Vell.					
<i>Eixo 1 ACP do solo</i>					
AF	0,008	-0,101	$F_{1,28}=0,984$	-0,0005	ns
AFE	-0,00032	0,00424	$F_{1,28}=0,006$	-0,04	ns
CMSF	0,0006	-0,00825	$F_{1,28}=0,287$	-0,03	ns
<i>Eixo 2 ACP do solo</i>					
AF	-0,012	-0,072	$F_{1,28}= 0,444$	-0,02	ns
AFE	0,005	0,031	$F_{1,28}= 0,291$	-0,03	ns
CMSF	-0,003	-0,016	$F_{1,28}= 1,006$	0,0002	ns
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.					
<i>Eixo 1 ACP do solo</i>					
AF	-0,00001	0,007	$F_{1,24}=0,004$	-0,04	ns
AFE	-0,00007	0,027	$F_{1,24}=0,323$	-0,03	ns

CMSF	-0,00003	0,012	$F_{1,24}=0,658$	-0,01	ns
<i>Eixo 2 ACP do solo</i>					
AF	0,006	-0,083	$F_{1,24}=0,512$	-0,02	ns
AFE	-0,0001	0,002	$F_{1,24}=0,001$	-0,04	ns
CMSF	-0,0006	0,008	$F_{1,24}=0,234$	-0,03	ns
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong					
<i>Eixo 1 ACP do solo</i>					
AF	-0,003	-0,147	$F_{1,34}=6,583$	0,14	0,015
AFE	-0,0004	-0,028	$F_{1,34}=0,374$	-0,02	ns
CMSF	0,00003	0,002	$F_{1,34}=0,030$	-0,03	ns
<i>Eixo 2 ACP do solo</i>					
AF	0,009	0,062	$F_{1,34}=1,127$	0,003	ns
AFE	-0,005	-0,031	$F_{1,34}=0,557$	-0,01	ns
CMSF	0,001	0,006	$F_{1,34}=0,254$	-0,02	ns
<i>Enterolobium timbouva</i> Mart.					
<i>Eixo 1 ACP do solo</i>					
AF	-0,0002	-0,048	$F_{1,33}=0,308$	-0,02	ns
AFE	0,0006	0,134	$F_{1,33}=6,061$	0,13	0,020
CMSF	-0,0001	-0,028	$F_{1,33}=1,817$	0,02	ns
<i>Eixo 2 ACP do solo</i>					
AF	0,022	0,129	$F_{1,33}=2,469$	0,04	ns
AFE	-0,005	-0,030	$F_{1,33}=0,273$	-0,02	ns
CMSF	-0,0003	-0,002	$F_{1,33}=0,009$	-0,03	ns
<i>Hymenaea courbaril</i> L.					
<i>Eixo 1 ACP do solo</i>					
AF	0,005	-0,132	$F_{1,27}=4,574$	0,11	0,040
AFE	0,0002	-0,006	$F_{1,27}=0,068$	-0,03	ns
CMSF	-0,0002	0,008	$F_{1,27}=0,805$	-0,01	ns
<i>Eixo 2 ACP do solo</i>					
AF	-0,004	0,038	$F_{1,27}=0,372$	-0,02	ns
AFE	0,002	-0,016	$F_{1,27}=0,493$	-0,02	ns
CMSF	-0,0002	0,002	$F_{1,27}=0,079$	-0,03	ns
<i>Platypodium elegans</i> Vogel					
<i>Eixo 1 ACP do solo</i>					
AF	-0,007	-0,103	$F_{1,27}=2,152$	0,04	ns
AFE	0,002	0,035	$F_{1,27}=0,395$	-0,02	ns
CMSF	-0,002	-0,028	$F_{1,27}=4,025$	0,10	†
<i>Eixo 2 ACP do solo</i>					
AF	0,009	-0,224	$F_{1,27}=9,059$	0,22	0,005
AFE	0,0007	-0,020	$F_{1,27}=0,197$	-0,03	ns
CMSF	0,00004	-0,001	$F_{1,27}=0,005$	-0,04	ns
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.					
<i>Eixo 1 ACP do solo</i>					
AF	0,005	-0,075	$F_{1,29}=1,835$	0,03	ns
AFE	-0,001	0,017	$F_{1,29}=0,105$	-0,03	ns

CMSF	0,001	-0,015	$F_{1,29}=0,632$	-0,01	ns
<i>Eixo 2 ACP do solo</i>					
AF	-0,006	-0,161	$F_{1,29}=8,529$	0,20	0,007
AFE	-0,002	-0,045	$F_{1,29}=0,638$	-0,01	ns
CMSF	-0,0001	-0,004	$F_{1,29}=0,036$	-0,03	ns

Valores destacados em negrito representam as relações significativas.

DISCUSSÃO

O objetivo geral do nosso estudo foi avaliar se os atributos funcionais foliares dentro de diferentes espécies arbóreas nativas variaram devido ao tamanho diferencial dos indivíduos no gradiente de fertilidade do solo da área em que foram reintroduzidas ou devido aos níveis de nutrientes do solo, independentemente do tamanho. Nós avaliamos os traços funcionais foliares e o tamanho dos indivíduos aos 48 meses após o plantio das espécies na área, cujo gradiente de fertilidade resultou da existência de um curral próximo a um dos trechos em que foi feito o plantio. Os dejetos do curral, ricos em nutrientes, escorriam para este trecho tornando-o com maiores concentrações de certos parâmetros químicos do que outros trechos do plantio.

Aos 48 meses após o plantio na área degradada detectamos que, para a maioria das espécies, o tamanho dos indivíduos expresso pelo seu diâmetro se relacionou aos parâmetros químicos do solo da área em que cresceram. Nos locais com maiores concentrações de matéria orgânica, fósforo e cálcio, os indivíduos apresentaram maior diâmetro basal em relação aos indivíduos reintroduzidos nos locais com menores concentrações destes nutrientes. Um estudo que avaliou o crescimento inicial de 49 espécies arbóreas tropicais do Panamá mostrou que o diâmetro basal das árvores foi maior em locais com solos relativamente férteis, com maiores concentrações de fósforo, cálcio, potássio e magnésio (van Breugel et al. 2011). Os nutrientes desempenham funções essenciais no metabolismo das plantas, de forma que solos com maiores teores de nutrientes podem favorecer o crescimento dos indivíduos (Aerts e Chapin 1999, Huante et al. 1995). A matéria orgânica contribui para a melhoria das propriedades físicas e químicas do solo promovendo a estabilidade dos agregados, aumento da capacidade de retenção e infiltração de água, além de promover o aumento da disponibilidade de macro e micronutrientes no solo e a sua absorção pelas raízes das plantas (Palm et al. 1997, Kononova 2013). Nós encontramos que a quantidade de matéria orgânica do solo foi altamente correlacionada às concentrações de nitrogênio, o qual é um importante componente de enzimas ligadas à fotossíntese e de ácidos nucleicos (Takashima et al. 2004). O fósforo desempenha importantes funções nas atividades enzimáticas, além de ser constituinte de ácidos nucleicos e

proteínas (Aerts e Chapin 1999). Já o cálcio é importante constituinte das paredes celulares, contribui para a absorção de íons pelas plantas e sua escassez pode afetar o crescimento das raízes, por exemplo (Vitti et al. 2006).

Os indivíduos da espécie *Enterolobium contortisiliquum* apresentaram maior diâmetro nos locais com maior acidez potencial (H+Al). Apesar de a acidez potencial e o íon alumínio no solo serem prejudiciais ao crescimento da maioria das plantas (Lopes et al. 1991), algumas espécies nativas como *Enterolobium contortisiliquum* podem ser mais tolerantes pois possuem grande plasticidade ecológica, ocorrendo em várias regiões fitoecológicas brasileiras (Haridasan 2000, Carvalho 2003).

Em nosso estudo, as variações observadas nos atributos funcionais foliares dentro das diferentes espécies foram resultado quase que exclusivamente do tamanho diferencial dos indivíduos em função do gradiente de fertilidade do solo. Ou seja, a plasticidade observada nas espécies em resposta aos níveis de nutrientes do solo foi, na maioria das vezes, “plasticidade aparente” pois se relacionou ao tamanho (ou desenvolvimento ontogenético) dos indivíduos. Somente na espécie *Enterolobium timbouva* todos os traços funcionais foliares que medimos se relacionaram ao diâmetro, para as demais apenas um ou dois traços se relacionaram. Em *Cedrela fissillis*, os indivíduos que apresentaram maior diâmetro tinham menor área foliar específica e maior conteúdo de matéria seca foliar. Em *Copaifera langsdorffii*, as árvores com maior diâmetro possuíam maior área foliar; em *Enterolobium timbouva*, os indivíduos maiores em tamanho tinham maior área foliar, menor área foliar específica e maior conteúdo de matéria seca foliar. Já os indivíduos com maior diâmetro das espécies *Hymenaea courbaril* e *Pterogyne nitens* apresentaram menor área foliar específica. Em termos gerais, os indivíduos que tinham maior tamanho aos 48 meses, apresentaram maior área foliar, menor área foliar específica e maior conteúdo de matéria seca foliar.

Alguns estudos mostraram essa relação negativa entre o tamanho do indivíduo e a área foliar específica, e positiva entre o tamanho e o conteúdo de matéria seca foliar, indivíduos maiores apresentaram menor área foliar específica e maior conteúdo de matéria seca, e isto foi atribuído às condições de luminosidade (Thomas e Winner 2002, Rozendaal et al. 2006, Liu et al. 2010). As espécies arbóreas evoluíram em ambientes florestais onde para os indivíduos de maior tamanho, a quantidade de luz não é um fator limitante, uma vez que formam copas maiores e possuem maior acesso à luz do dossel. Desta forma, estes indivíduos não desenvolvem folhas com área grande em relação à massa para captar luz e, ao invés disto podem maximizar sua capacidade fotossintética ao investirem mais em biomassa foliar, apresentando

folhas grossas com maior conteúdo de matéria seca e maior teor de nitrogênio por unidade de área (Gulmon e Chu 1981, Rozendaal et al. 2006). Por outro lado, indivíduos de menor tamanho, de estágios ontogenéticos iniciais, devem crescer em locais sombreados, com menor acesso à luz. Neste caso, desenvolver folhas com menor investimento em biomassa e maior área em relação à massa (maior AFE) pode aumentar a eficiência na captura de luz (Reich et al. 1998, Evans e Poorter 2001, Rozendaal et al. 2006). Além disso, estas folhas tendem a ser mais finas, com menor conteúdo de matéria seca e, portanto, menos resistentes, já que em ambientes sombreados o risco de dessecação das folhas é menor (Rozendaal et al. 2006). Nas espécies *Enterolobium contortisiliquum* e *Platypodium elegans* nenhum traço funcional foliar que avaliamos se relacionou ao tamanho dos indivíduos. Isto pode ser explicado pelo fato de que a variação no tamanho dos indivíduos destas espécies foi inexistente ou muito pequena ao longo do gradiente de fertilidade do solo da área. Assim, não foi possível constatar a variação dos atributos funcionais foliares em função do diâmetro aos 48 meses após o plantio.

Ao isolarmos o efeito do tamanho dos indivíduos, somente para algumas espécies as variações de alguns atributos funcionais foliares se relacionaram aos parâmetros químicos do solo, independentemente do tamanho da planta. Nas espécies *Enterolobium contortisiliquum* e *Hymenaea courbaril*, os maiores teores de matéria orgânica e maiores concentrações de fósforo e cálcio do solo levaram os indivíduos a ter menor área foliar, em *Enterolobium timbouva* levaram os indivíduos a apresentar maior área foliar específica. Nas espécies *Platypodium elegans* e *Pterogyne nitens*, os indivíduos apresentaram menor área foliar nos locais em que o solo tinha maior acidez potencial (H+Al). Estes resultados se relacionam ao fato de que, em solos mais ricos em recursos nutricionais, os atributos funcionais ligados à estratégia aquisitiva de uso dos recursos pelas plantas tendem a prevalecer (Wright et al. 2004). Ou seja, plantas com folhas de curta duração, com maior área foliar específica, altas taxas fotossintéticas e de respiração e baixo investimento em massa seca por unidade de área foliar, além de apresentarem crescimento rápido nos ambientes mais ricos em recursos (Donovan et al. 2011). *Enterolobium contortisiliquum* e *Enterolobium timbouva* são espécies tipicamente aquisitivas pois apresentam, em média, alta área foliar específica associada ao baixo conteúdo de matéria seca foliar (ver Apêndice B) e tendem a crescer rapidamente em solos com maiores níveis de nutrientes.

Por outro lado, em solos com menos nutrientes devem predominar os atributos funcionais ligados à estratégia conservativa de uso dos recursos pelas plantas (Wright et al. 2004). Ou seja, plantas com menor área foliar específica, baixas taxas fotossintéticas e de

respiração e maior investimento em massa seca, fazendo com que sejam mais eficientes na absorção dos nutrientes e mais conservativas quanto ao uso dos recursos escassos do solo. Um estudo conduzido com espécies arbóreas tropicais na Nova Zelândia mostrou que em solos ácidos de baixa fertilidade, os indivíduos apresentaram folhas com baixa área foliar específica e alto conteúdo de matéria seca foliar (Jager et al. 2015). *Platypodium elegans*, *Pterogyne nitens* e *Copaifera langsdorffii* são espécies de estratégia mais conservativa, uma vez que possuem menor área foliar específica associada ao maior conteúdo de matéria seca foliar (ver Apêndice B) e tendem a crescer lentamente. Outro estudo, conduzido com 14 espécies na Alemanha mostrou que a área foliar específica foi o traço funcional que apresentou a maior variação intraespecífica em resposta aos diferentes níveis de nutrientes do solo, apresentando valores mais baixos em solos com baixo teor de matéria orgânica (Andrade et al. 2014).

Estes resultados também reforçam a hipótese de “equilíbrio funcional da alocação de biomassa”, a qual diz que as plantas devem investir mais recursos para as partes onde o recurso do ambiente é mais limitado (Brouwer 1963). Apesar de não termos quantificado a alocação de recursos para as raízes, os indivíduos que cresceram em solos com menores teores de matéria orgânica, fósforo e cálcio, ou seja, em solos com menos nutrientes, devem ter investido mais recursos no desenvolvimento dos sistemas radiculares e menos no desenvolvimento das partes aéreas, crescendo mais lentamente. No entanto, estes resultados devem ser interpretados com restrições uma vez que os atributos funcionais foliares que variaram em função direta da disponibilidade de nutrientes do solo foram basicamente AF e AFE, além os modelos terem explicado pouco da variação dos dados (Tabela 5). É possível que as variações nos atributos funcionais foliares sejam basicamente “plasticidade aparente” e que a plasticidade fenotípica destes atributos em função especificamente da disponibilidade de nutrientes do solo seja pequena ou negligenciável. Por outro lado, a variação da fertilidade do solo na área experimental pode ter sido baixa para detectar a plasticidade fenotípica destes atributos em função direta da qualidade do solo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As variações nos atributos funcionais foliares dentro das espécies arbóreas reintroduzidas na área degradada se relacionaram principalmente ao tamanho dos indivíduos aos 48 meses após o plantio. Nossos resultados reforçaram, para maioria das espécies, a hipótese da “plasticidade aparente”, em que as mudanças nos atributos funcionais na verdade

ocorreram devido ao crescimento dos indivíduos em função das condições do ambiente em que se desenvolveram. As variações nos atributos funcionais também se relacionaram aos diferentes níveis de nutrientes do solo ao longo da área de plantio independentemente do tamanho dos indivíduos, embora isto tenha ocorrido para um pequeno número de espécies e atributos funcionais. Além disto, as relações diretas entre os níveis de nutrientes do solo e os atributos funcionais foram muito fracas.

Desta forma, nossos resultados sugeriram que o tamanho dos indivíduos pode ser a característica mais importante a ser avaliada para prever o desenvolvimento dos traços funcionais foliares dentro de espécies em áreas degradadas em processo de restauração. Isto não quer dizer que os níveis de nutrientes do solo sejam menos importantes na variação dos atributos funcionais foliares, mas apenas que as relações entre os atributos funcionais e o solo são indiretas. Uma vez que os atributos podem ser dependentes do tamanho dos indivíduos, qualquer fator que influencie o crescimento das plantas pode influenciar os atributos funcionais.

Nós constatamos que os níveis de nutrientes afetaram o tamanho dos indivíduos na maioria das espécies. Há algumas espécies que são menos sensíveis às variações nos níveis de nutrientes do solo e crescem similarmente tanto em níveis mais altos quanto mais baixos de nutrientes. Ainda assim, os níveis de nutrientes podem interferir diretamente, mesmo através de relações fracas, os atributos funcionais das folhas e determinar quais estratégias de aquisição de recursos pelas plantas devem prevalecer para garantir o melhor desempenho das espécies na área degradada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R.; Chapin, F.S. 1999. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research**, 30: 1-67.
- Allan, J. D. 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land-use on river ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 35: 257-284.
- Andrade, B. O.; Overbeck, G. E.; Pilger, G. E.; Hermann, J. M.; Conradi, T.; Boldrini, I. I.; Kollmann, J. 2014. Intraspecific trait variation and allocation strategies of calcareous grassland species: results from a restoration experiment. **Basic and Applied Ecology**, 15 (7): 590-598.

- Barbosa, L. M.; Martins, S. E. **Diversificando o reflorestamento no Estado de São Paulo: espécies disponíveis por região e ecossistema**. São Paulo: Instituto de Botânica, 2003.
- Barbosa, L. M.; Shirasuna, R.T.; Lima, F. C.; Ortiz, P. R. T. **Lista de espécies indicadas para restauração ecológica para diversas regiões do estado de São Paulo**. Anais do VI Simpósio de Restauração Ecológica, São Paulo – SP, 2015.
- Brouwer, R. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. In: **Jaarb Inst Biol Scheikd Onderzoek (IBS)**, pp. 31–39, 1963.
- Cahill, J. F. 2003. Lack of relationship between below ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. **Journal of Ecology**, 91: 532–540.
- Calderano-Filho, B.; Santos, H. D. S.; Fonseca, O. O. M.; Primavesi, O.; Primavesi, A. C. **Os solos da Fazenda Canchim, Centro de pesquisa de Pecuária do Sudeste, São Carlos, SP: levantamento semidetalhado, propriedade e potenciais**. Rio de Janeiro: Embrapa-CNPS/São Carlos, Embrapa-CPPSE, 1998.
- Carvalho, P.E.R. **Espécies Arbóreas Brasileiras, Volume 1**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003. p. 883-892.
- Clarke, K. R.; Gorley, R. N. "PRIMER v7: User Manual/Tutorial". PRIMER-E, 2015.
- Donovan, L. A.; Maherali, H.; Caruso, C. M.; Huber, H.; Kroon, H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology and Evolution**, 26: 88-95.
- Embrapa. **Manual de métodos de análise do solo**. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisa de Solo, Embrapa, 1997.
- Ericsson, T. 1995. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. **Plant and Soil**, 168-169: 205-214.

- Evans, J. R.; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell & Environment**, 24: 755–767.
- Guerrero-Campo, J.; Fitter, A. H. 2001. Relationships between root characteristics and seed size in two contrasting floras. **Acta Oecologica**, 22: 77–85.
- Gulmon, S. L.; Chu, C. C. 1981. The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics and dry matter allocation in the Chaparral shrub *Diplacus aurantiacus*. **Oecologia**, 49: 207–212.
- Haridasan, M. 2000. Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, 12: 54-64.
- Huante, P.; Rincón, E.; Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. **Functional Ecology**, 9 (6): 849-858.
- Jager, M. M.; Richardson, S. J.; Bellingham, P. J.; Clearwater, M. J.; Laughlin, D. C. 2015. Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. **Journal of Ecology**, 103 (2): 374-385.
- Kononova, M. M. **Soil organic matter: its nature, its role in soil formation and in soil fertility**. Elsevier, 2013.
- Kramer-Walter, K. R.; Bellingham, P. J.; Millar, T. R.; Smissen, R. D.; Richardson, S. J.; Laughlin, D. C. 2016. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. **Journal of Ecology**, 104: 1299-1310.
- Liu, F.; Yang, W.; Wang, Z.; Xu, Z.; Liu, H.; Zhang, M.; Liu, Y.; An, S.; Sun, S. 2010. Plant size effects on the relationships among specific leaf area, leaf nutrient content, and photosynthetic capacity in tropical woody species. **Acta Oecologica**, 36: 149-159.

- Lopes, S. A.; Silva, M. C.; Guilherme, L. R. G. **Acidez do solo e calagem**. 3. ed. São Paulo: Associação Nacional para Difusão de Adubos - ANDA, 1991. 22 p.
- Manual técnico de pedologia/IBGE. Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 3. ed. - Rio de Janeiro: IBGE, 2015. 430 p.
- McConnaughay, K. D. M.; Coleman, J. S. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. **Ecology**, 80: 2581–2593.
- Müller, I.; Schmid, B.; Weiner, J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 3: 115–127.
- Palm, C. A.; Myers, R. J. K.; Nandwa, S. M. Combined Use of Organic and Inorganic Nutrient Sources for Soil Fertility Maintenance and Replenishment. In: Buresh, R. J.; Sanchez, P. A.; Calhoun, F. (eds). **Replenishing Soil Fertility in Africa**. Madison: American Society of Agronomy-Soil Science Society of America, 1997. p. 193-217.
- Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M. S.; Cornwell, W. K.; Craine, J. M.; Gurvich, E.; Urcelay, C.; Veneklaas, J.; Reich, P. B.; Poorter, L.; Wright, J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J. G.; de Vos, A. C.; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, J. G.; Thompson, K.; Morgan, H. D.; terSteege, H.; van der Heijden, M. G. A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M. V.; Conti, G.; Staver, A. C.; Aquino, S.; Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61 (3): 167-234.
- Pigliucci, M.; Hayden, K. 2001. Phenotypic plasticity is the major determinant of changes in phenotypic integration in *Arabidopsis*. **New Phytologist**, 152: 419–430.
- Raij, B. V.; Andrade, J.C.; Cantarella, H.; Quaggio, J.A. (ed.). **Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais**. Campinas: Instituto Agrônomo, 285p. 2001.

- Rasband, W. S. **ImageJ**. Maryland: U. S. National Institutes of Health, Bethesda, 2009.
- Reich, P. B.; Tjoelker, M. G.; Walters, M. B.; Vanderklein, D. W.; Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. **Functional Ecology**, 12: 337-338.
- Rolim, G. S.; Camargo, M. B. P.; Lania, D. G.; Moraes, J. F. L. 2007. Classificação climática de Köppen e de Thornthwaite e sua aplicabilidade na determinação de zonas agroclimáticas para o estado de São Paulo. **Bragantia**, 66 (4): 711-720.
- Rozendaal, D. M. A.; Hurtado, V.H.; Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, 20: 207-216.
- Scaloppi, J. C. **Influência do solo e do tamanho de semente no crescimento e sobrevivência de nove espécies arbóreas tropicais em área ripária degradada**. Dissertação (Dissertação em Ciências Ambientais) – UFSCar. São Carlos, p. 14. 2017.
- Shipley, B.; Meziane, D. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. **Functional Ecology**, 16: 326–331.
- Scholten, T., Goebes, P., Kühn, P., Seitz, S., Assmann, T., Bauhus, J., Bruelheide, H., Buscot, F., Erfmeier, E., Fischer, F., Härdtle, W., He, J., Ma, K., Niklaus, P.A., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Shi, X., Song, Z., von Oheimb, G., Wirth, C., Wubet, T., Schmidt, K., 2017. On the combined effect of soil fertility and topography on tree growth in subtropical forest ecosystems—a study from SE China, *Journal of Plant Ecology*, 10, 111-127.
- Soares, J. J.; Silva, D. W.; Lima, M. I. S. 2003. Current state and projection of the probable original vegetation of the São Carlos region of São Paulo state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 63: 527-536.

- Takashima, T.; Hikosaka, K.; Hirose, T. 2004. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. **Plant, Cell and Environment**, 27: 1047–1054.
- Thomas, S. C.; Winner, W. E. 2002. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. **Tree Physiology**, 22: 117-127.
- Valverde-Barrantes, O. J., Smemo, K. A., Feinstein, L. M., Kershner, M. K., Blackwood, C. B. 2013. The distribution of below ground traits is explained by intrinsic species differences and intraspecific plasticity in response to root neighbours. *Journal of Ecology*, 101(4): 933-942.
- van Breugel, M.; Hall, J.S.; Craven, D.J.; Gregoire, T.C.; Park, A.; Dent, D.H.; Wishnie, M.H.; Mariscal, E.; Deago, J.; Ibarra, D.; Cedeno, N.; Ashton, M.S. 2011. Early growth and survival of 49 tropical tree species across sites differing in soil fertility and rainfall in Panama. **Forest Ecology and Management**, 261 (10): 1580-1589.
- Vitti, G. C.; Lima, E.; Cicarone, F. Cálcio, magnésio e enxofre. In: Fernandes, M. S. (ed.). **Nutrição Mineral de Plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 299-326.
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 6 (4): 207-215.
- Wright, S. D.; McConnaughay, K. D. M. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. **Plant Species Biology**, 17: 119–131.
- Wright, I. J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D. D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J. H. C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P. K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B. B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J. J.; Navas, M.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorte, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V. I.; Roumet, C.; Thomas, S. C.; Tjoelker, M. G.; Veneklaas, E. J.; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, 498: 821-827.

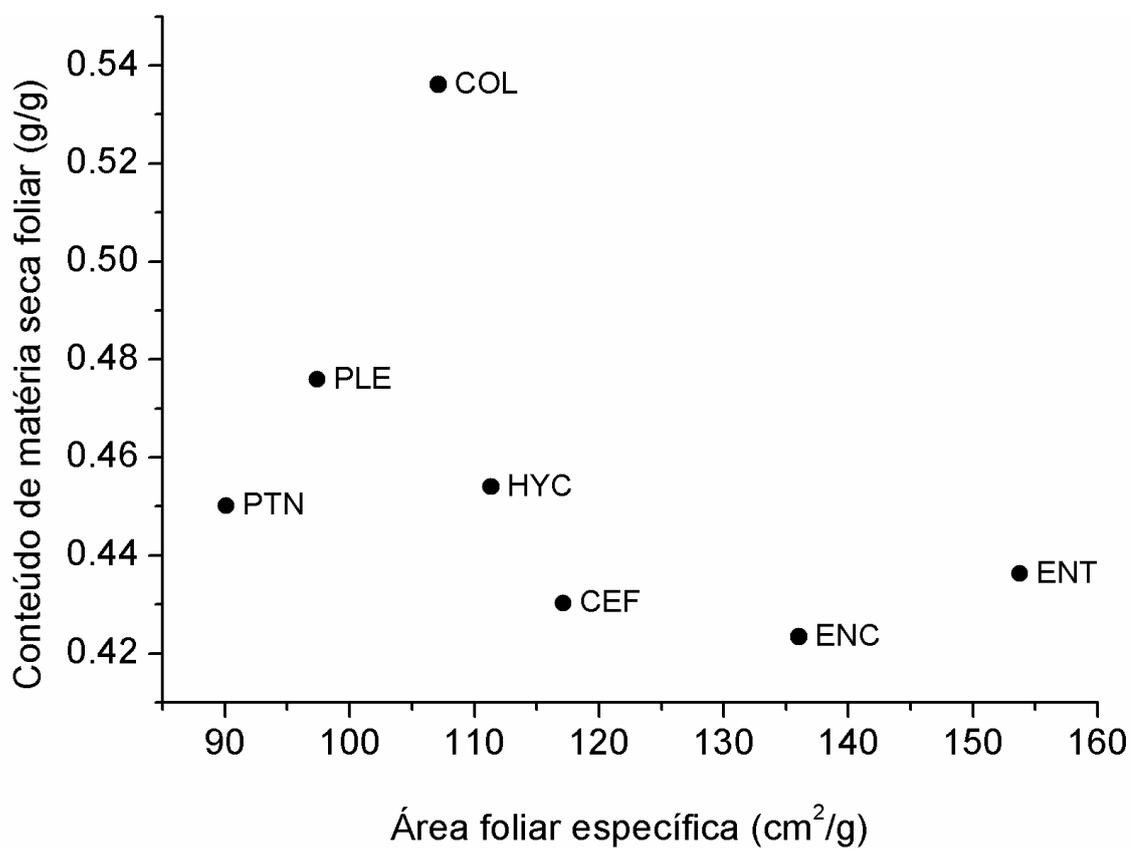
Xie, J. B.; Xu1, G. Q.; Jenerette, G. D.; Bai, Y. F.; Wang, Z. Y.; Li, Y. 2015. Apparent plasticity in functional traits determining competitive ability and spatial distribution: a case from desert. **Scientific Reports**, 5: 12174.

APÊNDICES

Apêndice A. Resultados da análise dos parâmetros químicos das amostras de solo retiradas das dez parcelas da área experimental. M.O.= Matéria Orgânica; N= concentração total de Nitrogênio; P= Fósforo disponível; K= Potássio trocável; Ca= Cálcio; Mg= Magnésio; H+Al= Hidrogênio e Alumínio; SB= soma de bases; CTC= Capacidade de troca de cátions, seguidas de suas respectivas unidades.

Parcela	pH	M.O. (dag/kg)	N (ppm)	P (mg/dm ³)	K (mmol/dm ³)	Ca (mmol/dm ³)	Mg (mmol/dm ³)	H+Al (mmol/dm ³)	SB (mmol/dm ³)	CTC(mmol/dm ³)
1	4,9	31,0	1700	56,0	2,4	17,0	7,0	47,0	26,9	73,9
2	4,8	27,0	1600	52,0	2,3	20,0	9,0	45,0	31,8	76,8
3	5,1	23,0	1700	115,0	1,7	31,0	10,0	40,0	42,7	82,7
4	5,2	23,0	2000	46,0	1,4	27,0	8,0	36,0	36,0	72,0
5	5,1	19,0	1050	105,0	1,4	18,0	5,0	38,0	24,9	62,9
6	4,6	17,0	1300	27,0	1,0	15,0	6,0	45,0	21,6	66,6
7	4,4	11,0	950	20,0	1,2	10,0	4,0	40,0	14,9	54,9
8	4,3	11,0	950	21,0	1,4	5,0	3,0	40,0	8,9	48,9
9	4,4	13,0	1000	12,0	1,5	18,0	4,0	40,0	23,3	63,3
10	4,4	16,0	1000	16,0	1,3	7,0	4,0	47,0	12,4	59,4

Apêndice B. Conteúdo de matéria seca foliar e área foliar específica média de cada espécie. CEF= *Cedrela fissillis* Vell.; COL= *Copaifera langsdorffii* Desf.; ENC= *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong; ENT= *Enterolobium timbouva* Mart.; HYC= *Hymenaea courbaril* L.; PLE= *Platypodium elegans* Vogel; PTN= *Pterogyne nitens* Tul.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta tese foi estruturada em capítulos independentes, porém conectados por um mesmo objetivo: investigar as variações e correlações dos atributos funcionais de espécies arbóreas nativas tropicais e sua influência no desempenho destas espécies em áreas degradadas em processo de restauração.

O interesse por este tema surgiu pelo fato de a restauração florestal de ambientes degradados ser, ainda no século XXI, um desafio, especialmente nos ecossistemas tropicais e também por este século ser considerado pelos movimentos de conservação ambiental como o século da restauração ecológica (Hobbs e Harris 2001, Mansourian et al. 2017). Dentro deste grande tema, a abordagem dos traços funcionais nos despertou interesse dada a sua possibilidade de fazer previsões e maiores generalizações a respeito das características das espécies arbóreas que podem favorecer o seu desempenho quando reintroduzidas em áreas degradadas (Brasil e Huszar 2011). Alguns estudos sugeriram que considerar os traços funcionais das espécies arbóreas pode ser uma estratégia efetiva no planejamento das práticas de restauração (Asanok et al. 2013). Entretanto, poucos estudos avaliaram simultaneamente traços funcionais de diferentes partes das plantas e suas correlações, bem como a interação entre os traços e as condições ambientais e sua influência no desempenho das espécies nas áreas degradadas (Asanok et al. 2013, Laughlin 2014). Considero um diferencial deste estudo o fato de termos conduzido a investigação dos traços funcionais detalhadamente no início do desenvolvimento das espécies, exatamente na fase em que os indivíduos são mais suscetíveis à mortalidade. Outro diferencial deste estudo foi que investigamos um número grande de espécies arbóreas nativas tropicais (mais de 20 espécies), pois a maioria dos estudos com esta temática utilizaram um número menor de espécies, principalmente herbáceas e gramíneas de ecossistemas temperados (Sandel et al. 2011, Mason et al. 2012, Andrade et al. 2014, Freschet et al. 2015).

Nossos resultados mostraram que as maiores mudanças nos atributos funcionais das espécies em resposta ao ambiente ocorreram nos primeiros meses após a reintrodução das mesmas em campo. Também nesta fase, a influência dos traços funcionais na sobrevivência e crescimento foi mais intensa. Portanto, os primeiros meses de desenvolvimento dos indivíduos na área degradada podem ser cruciais para determinar o sucesso no estabelecimento das espécies. Além disto, os filtros ambientais abióticos e bióticos devem ser atuantes desde o início do desenvolvimento, influenciando as mudanças nos atributos funcionais e nas correlações entre eles, o que se traduz em diferentes estratégias das plantas em resposta às condições

ambientais. Dependendo dos fatores ambientais limitantes, diferentes combinações de atributos funcionais devem favorecer a sobrevivência e crescimento dos indivíduos. Nossos resultados mostraram também que alguns traços funcionais foliares foram relacionados ao tamanho que as plantas apresentaram, o qual por sua vez foi influenciado pelos níveis de nutrientes do solo.

Este estudo deve contribuir para mostrar que o entendimento dos traços funcionais pode ser útil para o melhor planejamento das ações nos projetos de restauração florestal, especialmente no início de sua implementação. Por exemplo, pode auxiliar na escolha de espécies com determinados atributos funcionais mais adequados para a reintrodução em uma determinada área e no reconhecimento da importância da caracterização e manejo do solo antes da implantação dos projetos. Contribui também para mostrar que a compreensão mais aprofundada das condições limitantes do ambiente em cada fase do desenvolvimento pode ser importante, uma vez que elas podem influenciar os atributos funcionais das plantas reintroduzidas e conseqüentemente a sua sobrevivência e crescimento, aumentando assim a eficiência dos projetos de restauração florestal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, B. O.; Overbeck, G. E.; Pilger, G. E.; Hermann, J. M.; Conradi, T.; Boldrini, I. I.; Kollmann, J. 2014. Intraspecific trait variation and allocation strategies of calcareous grassland species: results from a restoration experiment. **Basic and Applied Ecology**, 15 (7): 590-598.
- Asanok, L.; Marod, D.; Duengkae, P.; Pranmongkol, U.; Kurokawa, H.; Aiba, M.; Katabuchi, M.; Nakashizuka, T. 2013. Relationships between functional traits and the ability of forest tree species to reestablish in secondary forest and enrichment plantations in the uplands of northern Thailand. **Forest Ecology and Management**, 296: 9-23.
- Brasil, J.; Huszar, V. L. M. 2011. O papel dos traços funcionais na ecologia do fitoplâncton continental. **Oecologia Australis**, 15 (4): 799-834.
- Freschet, G. T.; Swart, E. M.; Cornelissen, J. H. C. 2015. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. **New Phytologist**, 206(4):1247-1260.

- Hobbs, R.J.; Harris, J.A. 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. **Restoration Ecology**, 9: 239–246.
- Laughlin, D.C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. **Ecology Letters**, 17: 771-784.
- Mansourian, S.; Stanturf, J. A.; Derkyi, M. A. A.; Engel, V. L. 2017. Forest Landscape Restoration: increasing the positive impacts of forest restoration or simply the area under tree cover? *Restoration Ecology* 25 (2): 178–183.
- Mason, N. W. H; Richardson, S. J.; Peltzer, D. A.; Bello, F.; Wardle, D.A.; Allen, R.B. 2012. Changes in coexistence mechanisms along a longterm soil chronosequence revealed by functional trait diversity. **Journal of Ecology**, 100: 678–689.
- Sandel, B.; Corbin, J. D.; Krupa, M. Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland. **Ecosphere**, 2 (2): 1-16.