

**GUILHERME ALCARÁS DE GÓES**

**ATRIBUTOS FUNCIONAIS E O DESEMPENHO DE ESPÉCIES  
ARBÓREAS NATIVAS NA RESTAURAÇÃO DA FLORESTA  
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

**Botucatu**

**2023**



**GUILHERME ALCARÁS DE GÓES**

**ATRIBUTOS FUNCIONAIS E O DESEMPENHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS  
NATIVAS NA RESTAURAÇÃO DA FLORESTA ESTACIONAL  
SEMIDECIDUAL**

Dissertação apresentada à Faculdade  
de Ciências Agronômicas da Unesp  
Câmpus de Botucatu, para defesa ao  
título de Mestre em Ciência Florestal.

Orientadora: Vera Lex Engel

Coorientadora: Natalia Guerin

**Botucatu**

**2023**

G598a	<p>Góes, Guilherme Alcarás de Atributos Funcionais e o Desempenho de Espécies Arbóreas Nativas na Restauração da Floresta Estacional Semidecidual / Guilherme Alcarás de Góes. -- Botucatu, 2023 57 p.</p> <p>Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu Orientadora: Vera Lex Engel Coorientadora: Natalia Guerin</p> <p>1. Mata Atlântica. 2. Restauração ecológica. 3. Desempenho das espécies. 4. Ecologia funcional. 5. Espécies arbóreas nativas. I. Título.</p>
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

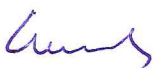
TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: ATRIBUTOS FUNCIONAIS E O DESEMPENHO DE ESPÉCIES ARBÓREAS NATIVAS NA RESTAURAÇÃO DA FLORESTA ESTACIONAL SEMIDECIDUAL

**AUTOR: GUILHERME ALCARÁS DE GOÉS**


**ORIENTADORA: VERA LEX ENGEL**

**COORDINADORA: NATALIA GUERIN**

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciência Florestal, pela Comissão Examinadora:

  
Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> VERA LEX ENGEL (Participação Virtual)  
Ciência Florestal Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agrômicas de Botucatu UNESP

  
Prof. Dr. JERÔNIMO BOELSUMS BARRETO SANSEVERO (Participação Virtual)  
Ciências Ambientais / Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

  
Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> NATASHI APARECIDA LIMA PILON (Participação Virtual)  
Instituto de Biologia / Universidade Estadual de Campinas

Botucatu, 27 de outubro de 2022



## **AGRADECIMENTOS**

Aos meus queridos pais, Jorge e Mônica, pelo apoio incondicional.

À Rayanne (2seg), minha amada companheira, sem a qual eu não teria forças para seguir com este projeto.

À Profa. Dra. Vera Lex Engel, pelo acolhimento, amizade, orientação, ensinamentos, paciência e exemplo de professora.

À Dra. Natalia Guerin, por todas as conversas, ensinamentos, auxílios nas análises estatísticas e disponibilidade em ajudar no desenvolvimento do projeto.

Ao Dr. Diego Podadera, pelas valiosas contribuições nas análises estatísticas e interpretação dos resultados.

Ao Prof. Dr. Luis Fernando Duarte, pelas contribuições para o aprimoramento do projeto.

Ao meu amigo e parceiro de campo Guilherme Mores, que me auxiliou em todas as etapas de campo deste projeto.

À Profa. Dra. Carmen Boaro e ao Dr. Felipe Giroto, pelo auxílio nas análises foliares.

Ao Prof. Dr. Mario Tommasiello e toda a equipe do Laboratório de Anatomia e identificação da Madeira (LAIM – ESALQ USP) pelo auxílio e ensinamentos nas coletas de dados de densidade da madeira, bem como pela cessão de equipamentos para a amostragem de madeira e análises de densidade.

À toda a equipe do Laboratório de Ecologia e Restauração Florestal (LERF – UNESP) pelas discussões científicas, trocas de experiências, risadas e ajuda nas coletas em campo.

A todos os professores, funcionários e alunos da FCA que contribuíram para a realização deste projeto.

À UNESP, por toda a estrutura fornecida.

Ao CNPQ – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pela bolsa de estudos concedida.



## RESUMO

A abordagem funcional vem se mostrando relevante para a ecologia da restauração, pois ajuda a prever como os atributos funcionais afetam o desempenho das espécies, a montagem das comunidades e o funcionamento dos ecossistemas. Todavia, raramente a sobrevivência e o crescimento dos indivíduos arbóreos estabelecidos em plantios de restauração florestal têm sido relacionados aos atributos funcionais das espécies que constituem a floresta. Objetivamos, com este trabalho, identificar e discutir as relações entre atributos funcionais e o desempenho de espécies arbóreas em florestas tropicais restauradas. Avaliamos a variação funcional entre os grupos de espécies mais abundantes (dominantes) e raras (não dominantes) que foram plantadas e se estabeleceram em duas áreas experimentais estabelecidas com as mesmas espécies. Buscamos identificar atributos funcionais relacionados ao sucesso de estabelecimento e produtividade dessas espécies dominantes. Também selecionamos indivíduos de espécies comuns a diferentes sistemas e sítios experimentais, a fim de entender a variação intraespecífica dos atributos, de acordo com os distintos modelos de restauração e classes de solo. Utilizamos análise de variância para comparar os valores de 9 atributos entre os dois grupos de espécies. Foram gerados modelos de regressão múltipla para identificar quais desses atributos melhores explicam o sucesso no desempenho das espécies em plantios de restauração da Mata Atlântica, e modelos mistos generalizados para avaliar se há respostas distintas das mesmas espécies em diferentes modelos de restauração e classes de solo. Os resultados indicaram que espécies abundantes e raras se diferem nos valores dos atributos funcionais. A maior altura das espécies dominantes indica que esse grupo teve vantagem competitiva, crescimento rápido e foi capaz de estruturar o dossel da comunidade florestal restaurada, quando comparadas com as não dominantes. A densidade básica da madeira e a altura explicaram a taxa de estabelecimento/sobrevivência das espécies, ao passo que apenas o incremento médio anual explicou o acúmulo médio de biomassa por árvore, após mais de 20 anos de implantação. O sítio com solo de maior fertilidade e maior capacidade de retenção de água proporcionou maiores valores de área foliar específica, altura, concentração de fósforo foliar, incremento médio anual e área da copa, indicando estratégias aquisitivas por parte das espécies, ao passo que no sítio com solo mais pobre o TMSF e a N:P foram maiores, indicando estratégias mais

conservativas. Apenas a densidade básica da madeira diferiu entre os tratamentos de restauração, sendo o tratamento de alta diversidade o que apresentou maior DB média. Embora alguns padrões gerais possam ser detectados entre grupos de espécies dominantes e não dominantes, nossos resultados sugerem que as espécies tendem a se comportar de forma distinta dentro de um espectro de variação dos atributos funcionais, indicando já haver uma alta diversidade funcional na floresta restaurada, após mais de 20 anos. Concluimos que os atributos funcionais explicam, ao menos em parte, o estabelecimento e o acúmulo de biomassa das espécies na comunidade, e que tanto as características de sítio quanto os tratamentos de restauração influem na expressão dos atributos funcionais da comunidade, indicando respostas aos diferentes filtros abióticos e bióticos.

**Palavras-chave:** Mata Atlântica; restauração ecológica; produtividade; ecologia funcional; espécies arbóreas nativas.

## ABSTRACT

The functional approach has shown to be relevant for restoration ecology, as it helps to predict how functional attributes affect species performance, the assembly of communities and the functioning of ecosystems. However, the survival and growth of tree individuals established in forest restoration plantations have rarely been related to the functional attributes of the species that constitute the forest. The objective of this work is to identify and discuss the relationships between functional attributes and the performance of tree species in restored tropical forests. We evaluated the functional variation between groups of more abundant (dominant) and rare (non-dominant) species that were planted and established in two experimental areas established with the same species. We sought to identify functional attributes related to successful establishment and productivity of these dominant species. We also selected individuals of species common to different systems and experimental sites, in order to understand the intraspecific variation of attributes, according to different restoration models and soil classes. We used analysis of variance to compare the values of 9 attributes between the two groups of species. Multiple regression models were generated to identify which of these attributes best explain the successful performance of species in restoration plantations in the Atlantic Forest, and generalized mixed models to assess whether there are different responses of the same species in different restoration models and soil classes. The results indicated that abundant and rare species differ in the values of functional attributes. The greater height of the dominant species indicates that this group had a competitive advantage, fast growth and was able to structure the canopy of the restored forest community, when compared with the non-dominant ones. Wood basic density and height explained the establishment/survival rate of the species, while only the average annual increment explained the average accumulation of biomass per tree, after more than 20 years of implantation. The site with higher soil fertility and greater water retention capacity provided higher values of specific leaf area, height, leaf phosphorus concentration, average annual increment and canopy area, indicating acquisition strategies on the part of the species, whereas in the site with poorer soil, TMSF and N:P were higher, indicating more conservative strategies. Only the basic wood density differed between the restoration treatments, with the high diversity treatment having the highest mean DB. Although some general patterns can be detected

between groups of dominant and non-dominant species, our results suggest that species tend to behave differently within a spectrum of variation of functional attributes, indicating that there is already a high functional diversity in the restored forest, after more than 20 years. We conclude that functional attributes explain, at least in part, the establishment and accumulation of biomass of species in the community, and that both site characteristics and restoration treatments influence the expression of functional attributes of the community, indicating responses to different filters abiotic and biotic.

**Keywords:** Atlantic forest; ecological restoration; productivity; functional ecology; native tree species.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>13</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>17</b>
<b>2.1</b>	<b>Localização e caracterização da área de estudo .....</b>	<b>17</b>
<b>2.2</b>	<b>Delineamento experimental e amostragem da vegetação .....</b>	<b>17</b>
<b>2.3.</b>	<b>Coleta de dados.....</b>	<b>20</b>
<b>2.3.1</b>	<b>Atributos funcionais .....</b>	<b>20</b>
	<b>Atributos foliares.....</b>	<b>21</b>
	<b>Densidade básica da madeira .....</b>	<b>21</b>
	<b>Tamanho dos indivíduos .....</b>	<b>25</b>
<b>2.3.2</b>	<b>Biomassa acima do solo e índice de sobrevivência das espécies .....</b>	<b>25</b>
<b>2.4</b>	<b>Análise dos dados.....</b>	<b>26</b>
<b>3</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>28</b>
<b>3.1</b>	<b>Atributos funcionais: espécies dominantes e não dominantes .....</b>	<b>28</b>
<b>3.2</b>	<b>Atributos funcionais e a sobrevivência das espécies arbóreas dominantes .....</b>	<b>31</b>
<b>3.3</b>	<b>Atributos funcionais e a biomassa aérea das espécies arbóreas dominantes .....</b>	<b>32</b>
<b>3.4</b>	<b>Efeito de sítios e modelos de restauração distintos nos atributos de resposta das espécies.....</b>	<b>33</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>36</b>
<b>4.1</b>	<b>Variações nos atributos funcionais entre espécies dominantes e não dominantes.....</b>	<b>36</b>
<b>4.2</b>	<b>Atributos funcionais e o desempenho de espécies arbóreas na restauração.....</b>	<b>38</b>
<b>4.3</b>	<b>Resposta dos indivíduos das mesmas espécies a diferentes classes de solo e tratamentos de restauração.....</b>	<b>40</b>
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO .....</b>	<b>43</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>45</b>



## 1 INTRODUÇÃO

Nos trópicos, e em grande parte no Brasil, as formações florestais vêm sofrendo uma intensa exploração e destruição, resultando em perdas ecológicas significativas (ACHARD et al., 2014; CARDINALE et al., 2012). Conseqüentemente, tem havido um aumento da demanda por ações de restauração como maneira de restituir desde a riqueza de espécies até os serviços ecossistêmicos fornecidos pelas florestas (ENGEL; PARROTA, 2003; STRASSBURG et al., 2020). Para tal, compreendermos o desempenho das espécies em projetos de restauração é fundamental para a recomposição de sistemas diversos e funcionais à um baixo custo de implantação (PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019b).

Os processos de regeneração e estruturação de comunidades vegetais, contudo, envolvem uma série de etapas, que vão desde a produção de sementes até o estabelecimento das plântulas (ROTHER et al., 2013). No decorrer dessas etapas, um dos grandes limitantes para o desempenho dos indivíduos são os filtros ecológicos (HOBBS; NORTON, 2004). Fatores bióticos e abióticos, como herbivoria, condições edáficas, luminosidade e umidade atuam selecionando as características funcionais que lhes conferem melhor adaptação a determinado ambiente, ou seja, que refletem as estratégias evolutivas mais eficientes para o sucesso reprodutivo das espécies (HOBBS; NORTON, 2004). Os filtros ecológicos estabelecem, portanto, quais espécies, atributos funcionais e processos ecológicos serão responsáveis pelo funcionamento da comunidade vegetal (MARON et al., 2012; ROTHER et al., 2013; UMAÑA et al., 2021).

Atributos funcionais de plantas devem ser entendidos como quaisquer características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que sejam mensuráveis apenas no nível de indivíduo (VIOLLE et al., 2007). Os atributos que estão relacionados às respostas das espécies sobre as variações ambientais, ou seja, às suas performances ecológicas, são denominados de atributos de resposta (FUNK et al., 2017b; LAVOREL; GARNIER, 2002; WEIHER et al., 1999). Em paralelo, os atributos de efeito são aqueles que agem fortemente nos fluxos de energia e nutrientes, na matéria orgânica, na ciclagem de nutrientes, na produtividade primária e na decomposição, processos atrelados ao funcionamento

dos ecossistemas vegetais (FUNK et al., 2017b; LAVOREL; GARNIER, 2002). Diante dessa perspectiva, muitas evidências têm suportado a hipótese de que os efeitos da vegetação na dinâmica dos ecossistemas estão intimamente ligados às características das espécies dominantes (FINEGAN et al., 2015; GRIME, 1998; POLLEY; WILSEY; DERNER, 2007). Esta ideia, descrita inicialmente por Grime (1998) e formulada como “hipótese da razão de massa” (*mass ratio hypothesis*), estabelece que os valores de alguns atributos das espécies dominantes são os principais agentes nas propriedades dos ecossistemas e sugere que a taxa e magnitude dos efeitos dessas espécies vegetais nos processos funcionais dos ecossistemas podem ser preditos pelas suas contribuições à biomassa vegetal total.

A biomassa acumulada no decorrer do tempo, inclusive, surge como um importante elemento em sistemas florestais, pois representa o acúmulo de carbono e a produtividade do ecossistema (PHILLIPS et al., 2019b; POORTER et al., 2016). Diversas pesquisas relacionando biodiversidade e funcionamento de ecossistemas revelaram que quanto maior a heterogeneidade de uma comunidade vegetal, maior a produção de biomassa e mais eficiente o uso de recursos (BALVANERA et al., 2006; CADOTTE et al., 2009; CARDINALE et al., 2006; PHILLIPS et al., 2019a), sobretudo porque diferentes espécies maximizam propriedades ecossistêmicas distintas (DUFFY, 2009). Além disso, espécies com estratégias aquisitivas de recursos normalmente são mais responsivas em ambientes onde os recursos são abundantes, caracterizando-se pelo ciclo de vida curto, rápido crescimento e alta produtividade de biomassa (BÁEZ; HOMEIER, 2018; SHIMAMOTO; BOTOSSO; MARQUES, 2014). De maneira geral, em sistemas tropicais restaurados, espécies aquisitivas possuem maiores área foliar específica, concentração de nitrogênio e fósforo foliares e altura dos indivíduos (FINEGAN et al., 2015; TOR-NGERN et al., 2021b). Já, as espécies de crescimento lento e de vida longa acumulam menos biomassa na unidade de tempo, e são definidas como conservativas, possuindo melhor desempenho em locais com baixa disponibilidade de recursos (SHIMAMOTO; BOTOSSO; MARQUES, 2014; ZHANG et al., 2020). Geralmente a estratégia conservativa tem relação com elevados valores de densidade da madeira e teor de matéria foliar seca (CHAVE et al., 2009; FINEGAN et al., 2015).

Os valores médios dos atributos funcionais das espécies têm sido amplamente utilizados para vincular a variação interespecífica à coexistência e desempenho de espécies sob mudanças ambientais (ZHANG et al., 2020). Entretanto, a expressão dos atributos funcionais também pode variar entre as plantas de uma mesma espécie, como resultado de suas particularidades genéticas e da plasticidade fenotípica em resposta às condições abióticas e bióticas (ZHANG et al., 2020). Deste modo, considera-se que a alta variação intraespecífica favorece a aclimatação, a competição e a persistência de indivíduos em ambientes diferentes ou variáveis e pode ser um índice chave para prever as respostas das espécies de plantas às flutuações abióticas (ZHANG et al., 2020).

A ecologia funcional fornece bases para a predição de quais atributos são importantes em determinado local, como esses se distribuem intra e inter especificamente e, finalmente, como afetam o desempenho das espécies, a montagem das comunidades e o funcionamento dos ecossistemas (FUNK et al., 2017a, 2017b). Deste modo, a análise de comunidades por meio dos atributos funcionais tem sido considerada uma ferramenta com maior valor preditivo do que a abordagem clássica de divisão em grupos sucessionais, para a seleção de espécies para os diferentes modelos de restauração (BRANCALION; HOLL, 2016; BRUDVIG et al., 2017; CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009; DÍAZ; CABIDO, 2001; MANHÃES et al., 2022; ZIRBEL et al., 2017a).

Existe um consenso de que alguns atributos do espectro foliar, como a área foliar específica (AFE), o teor de matéria foliar seca (TMFS) e a concentração de nitrogênio são atributos-chave para o funcionamento do ecossistema, pois afetam os componentes dos ciclos do carbono e/ou do nitrogênio, as taxas de fotossíntese e respiração e, finalmente, as estratégias tanto de absorção quanto de uso de recursos (GARNIER et al., 2004; LI et al., 2017; WRIGHT et al., 2010). Em termos arquiteturais, a altura e a área da copa dos indivíduos desempenham um papel fundamental no acesso à luz e determinam como as espécies vivem, crescem e se reproduzem (LAVOREL; GARNIER, 2002; LI et al., 2017; MOLES et al., 2009). Fortes relações também foram observadas entre atributos do caule e o desempenho das espécies florestais (CASTELLANOS-CASTRO; NEWTON, 2015). Entre eles, a densidade da madeira é um atributo integrador chave que

reflete os *trade-offs* no suporte mecânico, crescimento e condutividade hidráulica entre as espécies (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2016).

Visando contribuir para o aprimoramento das estratégias e previsibilidade de projetos de restauração de florestas tropicais, buscamos testar a relação entre atributos funcionais e o sucesso no desempenho de espécies florestais em áreas em processo de restauração da Floresta Atlântica Semidecidual. Nossa hipótese é que as espécies dominantes possuem valores distintos em seus atributos funcionais quando comparadas com as não dominantes. Também acreditamos que fatores abióticos e/ou diferentes modelos de restauração levam a uma variação intraespecífica nos atributos funcionais das espécies mais abundantes, indicando respostas distintas em relação aos ambientes. Mais especificamente, pretendemos (i) identificar quais atributos funcionais se correlacionam positivamente com o desempenho das espécies dominantes em plantios de restauração de floresta tropical. Entre os atributos avaliados, acreditamos que a área foliar específica, a concentração de nitrogênio foliar e a altura e área da copa terão maior correlação, por estarem diretamente ligados à aquisição e alocação de recursos (LAVOREL; GARNIER, 2002), e melhor explicam o sucesso na sobrevivência e produtividade desses indivíduos dominantes; (ii) testar se fatores abióticos e/ou diferentes modelos de restauração exercem uma influência nos atributos de resposta das espécies mais abundantes implantadas em comunidades em restauração. Acreditamos que solos mais férteis e sistemas mais diversos funcionalmente favorecem o crescimento de espécies tipicamente conservativas.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Localização e caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na região centro-sul do estado de São Paulo, no município de Botucatu (22°52'32"S e 48°26'46"W), o qual localiza-se junto à cuesta arenito-basáltica, com altitudes variando de 464 a 775 metros. O clima local é subtropical úmido e quente e, de acordo com a classificação de Köppen, enquadra-se no tipo Cfa (ALVARES et al., 2013). A precipitação média anual é de aproximadamente 1.500 mm, distribuída principalmente entre os meses de outubro a março, e a temperatura anual apresenta média de 20,5°C, sendo julho e fevereiro os meses de mínima e máxima temperaturas, respectivamente (CUNHA; MARTINS, 2009). A vegetação natural é classificada como Floresta Tropical Estacional Semidecidual de domínio da Floresta Atlântica (IBGE, 2012).

Foram utilizadas duas áreas experimentais, as quais estão distantes em aproximadamente dois quilômetros e possuem contextos de paisagem e propriedades do solo contrastantes (Quadro 1). O *Sítio 1* localiza-se à aproximadamente 700 m de altitude, sobre relevo ondulado e em uma mancha de solo da classe Nitossolo Vermelho, caracterizado por apresentar textura argilosa e alta fertilidade natural, conforme caracterização realizada por (MACHADO et al., 2021). Ele é cercado por pastagens, fragmentos florestais dispersos e fica a cerca de 10 m de uma mata ciliar degradada. O histórico agrícola da área é a produção de café, feijão e, posteriormente, pastagens de *Pennisetum purpureum* Schum. O *Sítio 2* localiza-se a aproximadamente 547 m de altitude, em uma mancha de solo Argissolo Vermelho Amarelo, em relevo suave ondulado, caracterizado com textura arenosa e de menor fertilidade quando comparado com o Sítio 1 (PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019). Está distante 50 m de um fragmento florestal em estágio avançado de sucessão e relativamente preservado. O histórico do uso inclui o plantio de *Citrus* sp. e pastagens de *Urochloa decumbens* Stapf.

### 2.2 Delineamento experimental e amostragem da vegetação

Em cada sítio foi instalado, nos anos 1997 e 1998, um experimento de restauração em delineamento de blocos casualizados, com cinco tratamentos (sistemas de restauração) e três repetições (blocos). Considerando ambas as

áreas, cada tratamento foi composto por seis parcelas com dimensões originais de 50 x 50 m (0,25 ha), totalizando 7,5 ha de área. Os sistemas de restauração foram implantados com diferentes composições de espécies e densidades de indivíduos por espécie. Todos os sistemas de restauração implantados, bem como a lista das famílias, espécies, nomes populares e grupos ecológicos-silviculturais utilizados na composição deles estão sintetizados nos Anexos A e B.

Nas parcelas originais de cada um dos cinco tratamentos iniciais, desprezamos 10 metros de bordadura, a fim de evitar a influência de um sistema sobre o outro, restando uma área útil de 900 m<sup>2</sup>. Dentro dessas novas parcelas, demarcamos duas subparcelas de 15 x 15 m, onde foram inventariadas todas as árvores com DAP  $\geq$  5 cm. Foram amostradas duas subparcelas por tratamento, por bloco e por área, totalizando 1,35 hectares. Os indivíduos foram identificados, marcados com placa de identificação e tiveram seus diâmetros a 1,30 m de altura do solo e altura total medidos com fita diamétrica e hipsômetro Haglöf Vertex IV, respectivamente. A identificação das espécies foi realizada em campo ou em laboratório, com a ajuda de material botânico coletado, literatura especializada ou consulta a especialistas.

Foram mensurados 1.007 indivíduos, distribuídos em 28 famílias e 92 espécies. Desse total, dois indivíduos não foram identificados nem a nível de família, e outros dois foram determinados apenas até o nível de gênero. As três espécies mais abundantes foram: *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (112 indivíduos, 7,6%), *Hymenaea courbaril* L. (111 indivíduos, 7,5%) e *Tabernaemontana hystrix* Steud. (106 indivíduos, 7,1%).

**Quadro 1 – Propriedades do solo (valores médios) a 20 cm de profundidade no Sítio 1 (Nitossolo Vermelho) e Sítio 2 (Argissolo Vermelho Amarelo) para os tratamentos de restauração (SEM, SAF, CML e DIV) e o controle (CON), 16 anos após a implantação do experimento, Botucatu, São Paulo, Brasil. Legenda: pH – potencial de hidrogênio; Presina – fósforo; NT – nitrogênio total; CT – carbono total; SB – soma de bases; CTC – capacidade de troca catiônica; SatB – saturação por bases; Textura – areia, silte ou argila.**

	pH	Presina	NT	CT	SB	CTC	SatB	Areia	Silte	Argila
	CaCl <sub>2</sub>	g.cm <sup>-3</sup>	g.kg <sup>-1</sup>	g.kg <sup>-1</sup>	---- cmolc.dm <sup>-3</sup> ---		V %	----- % -----		
					-			----		
<b>Sítio 1</b>										
SEM	5,14	8,55	2,06	22,93	91,19	134,71	66,32	19,7	50,5	29,8
SAF	5,44	11,00	1,84	19,42	101,27	138,36	72,10	20,9	49,3	29,8
CML	5,12	15,92	2,35	27,13	99,10	149,46	65,40	18,9	47,2	33,9
DIV	5,20	12,31	2,04	24,07	111,91	156,59	70,23	21,7	47,6	30,7
<b>Sítio 2</b>										
CON	4,57	8,42	0,50	5,06	25,07	48,41	50,38	90,5	7,2	2,3
SEM	4,27	7,20	0,50	4,75	24,52	54,08	44,95	90,8	7,7	1,5
SAF	4,08	9,07	0,49	4,72	19,25	55,07	34,48	89,3	8,6	2,1
CML	4,09	7,15	0,47	4,54	16,24	53,90	30,46	90,6	8,1	1,3
DIV	4,90	7,26	0,57	5,25	30,50	50,40	57,58	92,1	5,9	2,0

Fonte: (MACHADO et al., 2021)

### 2.3. Coleta de dados

A fim de se entender a relação entre os atributos funcionais e o desempenho das espécies, definimos, com base nos dados do inventário realizado as cinco espécies plantadas que se mantêm como as mais abundantes ( $> 32 \text{ ind.ha}^{-1}$ ) e as cinco menos abundantes ( $2-3 \text{ ind.ha}^{-1}$ ), independentemente dos sítios e dos sistemas de restauração,. As espécies escolhidas como mais abundantes em ambas as áreas foram: *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake, *Pterogyne nitens* Tul., *Hymenaea courbaril* L. e *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Griseb.) Altschul e *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr e, como menos abundantes: *Ceiba speciosa* (A.St.-Hil) Ravenna, *Ormosia arborea* (Vell.) Harms, *Poecilanthe parviflora* Benth., *Luehea divaricata* Mart. e *Ficus guaranitica* Chodat. Para confirmar se as espécies mais abundantes também representam uma maior proporção da biomassa vegetal, calculamos a dominância relativa (Drel) de cada uma das cinco espécies no sistema através da equação:

$$Drel = \frac{ABsp}{ABt}$$

onde *ABsp* é a área basal de determinada espécie na área inventariada e *ABt* é a área basal total amostrada, por meio do qual verificamos que as cinco espécies mais abundantes representam mais de 50% da área total amostrada (Apêndice 1).

Finalmente, para estudar a variação intraespecífica dos atributos funcionais entre as diferentes classes de solo e modelos de plantio para a restauração, selecionamos, por meio dos dados do inventário, as quatro espécies mais abundantes que foram plantadas e que se estabeleceram nos sistemas DIV, SAF e CML em ambos os sítios experimentais. As espécies escolhidas foram *Pterogyne nitens* Tul., *Hymenaea courbaril* L., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong e *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan. Foram avaliados 5-6 indivíduos com DAP  $\geq 5$  cm de cada espécie por tratamento e por sítio, totalizando 138 indivíduos.

#### 2.3.1 Atributos funcionais

Em todos os indivíduos selecionados foram coletados dados de nove atributos funcionais, os quais apresentam-se descritos no Quadro 2. As coletas

foram realizadas de acordo com protocolos padronizados para medições de atributos funcionais (CORNELISSEN et al., 2003; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

### **Atributos foliares**

Trabalhamos com folhas da base da copa, visto que a altura dos indivíduos inviabilizava o acesso aos ramos superiores. Ainda assim, selecionamos galhos que continham folhas maduras, totalmente expandidas e rígidas, bem como que não apresentavam sinais de patógenos ou herbivoria e que estivessem em uma região de maior incidência solar, de modo a se aproximar ao máximo das proposições dos protocolos. A coleta foi realizada pelo menos 2-3 horas após o nascer do sol e, em seguida, o material coletado foi processado e mensurado em laboratório. Foram selecionadas 3 folhas de cada indivíduo, e a área foliar (incluindo o pecíolo) foi mensurada com a utilização de um *Area Meter* LI-COR, modelo LI-3100. Após a secagem em estufa sob temperatura de 60°C durante um mínimo de 72 horas, foi calculada a massa foliar seca, e estimada a relação entre área foliar e massa seca.

Para a área foliar específica foram selecionadas 3 folhas de cada indivíduo, e a área foliar (incluindo o pecíolo) foi mensurada com a utilização de um *Area Meter* LI-COR, modelo LI-3100. Após a secagem em estufa sob temperatura de 60°C durante um mínimo de 72 horas, foi calculada a massa foliar seca e estimada a relação entre área foliar e massa seca. Para o teor de matéria foliar seca foram utilizadas as mesmas folhas coletadas para os cálculos da AFE. Contudo, elas foram secadas suavemente com papel de seda (para a remoção da água da superfície) e mensuradas em relação à massa fresca saturada de água. Após secagem até peso constante, a relação entre massa seca e fresca foi calculada. Nos casos dos atributos concentração de N e P e relação N:P foliar, as amostras foram enviadas ao Departamento de Solos da Faculdade de Ciências Agrônômicas (FCA) da Unesp de Botucatu para análise.

### **Densidade básica da madeira (Db)**

Em cada indivíduo selecionado foram retiradas quatro amostras do caule na direção radial à aproximadamente 1,30 metros de altura em relação ao solo.

Os segmentos, que se iniciam na casca e adentram até a medula, foram coletados com o auxílio de um trado de incremento específico para amostragem não destrutiva de troncos (Sonda de Pressler) e armazenados em suportes de madeira.

Posteriormente, todos eles foram processados no Laboratório de Anatomia e Identificação da Madeira da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ) – Piracicaba/SP e climatizados por 24 horas sob 20°C de temperatura e 60% de umidade relativa do ar. No Laboratório de Análise de Imagens, também da ESALQ, foram capturadas para cada um dos raios do caule imagens de raio-x (28 Kv; 8 segundos de exposição) com um aparelho da marca Faxitron®. As imagens foram analisadas através do software WinDENDRO®, o qual nos permite extrair dados de densidade específica da madeira ( $D_{12}$ ), definida como a razão entre a massa e o volume de uma amostra de madeira a 12% de umidade (VIEILLEDENT et al., 2018). Os dados de densidade específica foram então convertidos para densidade básica da madeira ( $D_b$ ), utilizando-se a Equação (a) descrita abaixo, pois essa nova métrica é mais robusta ecologicamente e pode ser usada diretamente para calcular a biomassa seca das árvores a partir de uma equação alométrica desenvolvida (CHAVE et al., 2014; VIEILLEDENT et al., 2018).

$$D_b = 0.828 * D_{12} \quad (a)$$

Para cada indivíduo, a densidade básica foi calculada a partir de uma média dos dados das suas amostras da seção do caule e respectivas imagens de raio-x.

**Quadro 2 – Resumo dos atributos funcionais avaliados no estudo.**

Atributo funcional	Definição	Mecanismo	Link entre atributo e estratégia ecológica	Referências
Área Foliar Específica (AFE)	É a área foliar fresca unilateral dividida pela massa seca foliar	Absorção de nutrientes e carbono Crescimento	Comunidades dominadas por alta AFE são de início de sucessão, com espécies aquisitivas de crescimento rápido	Tor-ngern <i>et al.</i> 2021; Finegan <i>et al.</i> 2015; Garnier <i>et al.</i> 2004
Teor de Matéria Foliar Seca (TMFS)	É o valor da massa seca de uma folha dividido pela sua massa fresca saturada de água	Conservação de recursos Crescimento	Árvores em florestas tardias tendem a exibir estratégias conservativas, como alto TMFS	Tor-ngern <i>et al.</i> 2021; Garnier <i>et al.</i> 2004
Concentração de N foliar	É o conteúdo total de nitrogênio por unidade de massa foliar seca	Absorção e conservação de recursos Decomposição	Comunidades dominadas por alta [N] são de início de sucessão, com espécies aquisitivas de crescimento rápido	Tor-ngern <i>et al.</i> 2021; Finegan <i>et al.</i> 2015
Concentração de P foliar	É o conteúdo total de fósforo por unidade de massa foliar seca	Absorção e conservação de recursos	Comunidades dominadas por alta [P] são de início de sucessão, com espécies aquisitivas de crescimento rápido	Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> 2016; Finegan <i>et al.</i> 2015
N:P	É a razão entre os conteúdos desses dois componentes foliares	Limitação de nutrientes	N:P indica o grau em que o crescimento da floresta é limitado por N ou P	Finegan <i>et al.</i> 2015; Cernusak <i>et al.</i> 2010

Densidade Básica da Madeira (Db)	É a massa seca de uma seção do caule principal da planta dividida pelo volume da mesma seção quando ainda fresca	Armazenamento de carbono	Quanto maior a Db na comunidade, maior o carbono armazenado pelo ecossistema e mais conservativas as espécies	Carlucci <i>et al.</i> 2020
Altura (H)	É a distância entre o nível do solo e o ápice da copa	Absorção de recursos	H está relacionada com a posição da espécie no gradiente vertical de luz da vegetação e no vigor competitivo	Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> 2016; Finegan <i>et al.</i> 2015
Área da Copa (AC)	É o cálculo da projeção da área da copa	Aquisição de recursos Crescimento	Maiores AC indicam mmelhor captura de luz, vigor competitivo e crescimento rápido	Lavorel & Garnier, 2002; Li <i>et al.</i> 2017
Incremento Médio Anual (IMA)	É o valor da área basal dividido pela idade do indivíduo	Crescimento	Elevados valores de IMA indicam comunidade dominada por espécies aquisitivas de crescimento rápido e alta produtividade	Silva <i>et al.</i> 2002

---

## Tamanho dos indivíduos

A altura ( $H$ ) dos indivíduos, até o ápice da folhagem, foi medida com um hipsômetro Haglöf Vertex IV. A área da copa ( $AC$ ) foi estimada pela sua projeção horizontal, assumida como elíptica, com a medição, sobre solo, de dois raios perpendiculares entre si.

## Incremento médio anual (IMA)

O incremento médio anual foi calculado a partir da área basal do indivíduo dividido pela idade do plantio (RÜGER et al., 2012), expresso em  $\text{cm}^2 \text{ano}^{-1}$ . Como selecionamos as árvores de maneira aleatória, independentemente se elas haviam sido plantadas ou se eram provenientes da regeneração, aferimos a idade dos indivíduos através das imagens de raio-x utilizadas para a avaliação da  $Db$ .

### 2.3.2 Biomassa acima do solo e índice de sobrevivência das espécies

A biomassa arbórea acima do solo ( $BAr$ ) foi determinada pelo método indireto (não destrutivo), por meio de equação ajustada para os mesmos locais de estudos (NOGUEIRA JÚNIOR et al., 2014); (PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019a):

$$\ln(BAr) = -1.305 + 1.055 * \ln(DAP^2) + 0.34 * \ln(H) + 1.077 * \ln(Db) \quad (b)$$

onde  $DAP$  é o diâmetro a 1,30 m de altura do solo,  $H$  é a altura total da árvore e  $Db$  é a densidade básica da madeira.

O índice de sobrevivência das espécies analisadas foi obtido por meio da comparação dos dados de estabelecimento dos indivíduos descritos no inventário que foi realizado com os dados de implantação do projeto, onde constam o número original de indivíduos plantados e distribuição das espécies por tratamentos, blocos e sítios.

$$IA = \frac{\text{densidade final de indivíduos}}{\text{densidade inicial de indivíduos}}$$

## 2.4 Análise dos dados

Para avaliar se o grupo das espécies dominantes apresenta valores distintos em seus atributos funcionais quando comparado com o grupo não dominante, considerando ambos os sítios em conjunto, realizamos análises de variância (ANOVA) para cada um dos nove atributos coletados. Verificamos a normalidade e homocedasticidade dos dados e, quando necessário, os transformamos em *log*, de modo a corrigir suas distribuições. Também avaliamos a associação dos dois grupos (dominantes vs. não dominantes) com os atributos funcionais através de uma análise de componentes principais (PCA). Nela foram utilizados todos os indivíduos selecionados e os nove atributos amostrados (AFE, TMFS, N, P, N:P, Db, H, AC e IMA).

A fim de identificar quais atributos funcionais melhor explicam o sucesso na sobrevivência e produtividade de biomassa de cinco espécies dominantes nas duas áreas de plantio, os dados foram analisados por meio de modelos de regressão múltipla. As variáveis preditoras foram os atributos amostrados e as variáveis resposta foram o índice de sobrevivência e a biomassa acima do solo dos indivíduos de cada espécie. As análises foram realizadas no ambiente computacional RStudio Version 1.4.1103 © 2009-2021 RStudio, PBC e com o Software Statistica<sup>®</sup>.

Os dados, quando necessário, foram transformados em *log* ou raiz quadrada e padronizados através da função *decostand* (pacote *vegan*) para um melhor ajuste do modelo. Para cada uma das variáveis resposta realizamos, a partir do modelo global, uma seleção automática dos melhores modelos. Nesse caso utilizamos a função *ols\_step\_both\_p* (pacote *olsrr*), a qual insere e remove preditoras com base em valores de *p* de maneira gradual, até que não haja mais nenhuma variável para inserir ou remover. As preditoras selecionadas foram submetidas a uma análise de regressão múltipla (função *lm*, pacote *nlme*), família de distribuição *gaussian*. Foi avaliada a presença de *outliers* nos modelos finais, os quais foram validados por análise dos resíduos.

Finalmente, para testar se diferentes sítios e modelos de restauração afetam os atributos de resposta das espécies, foram utilizados modelos mistos generalizados (GLMM), nos quais a espécie foi a variável randômica. Utilizamos a função *lme* do pacote *nlme*, também com distribuição normal, e o método ML de probabilidade máxima. Para cada um dos nove atributos foram selecionados os melhores modelos com base no AIC dos modelos gerados. O teste *post hoc* utilizado foi o de Tukey e

todos os gráficos utilizados para ilustrar os resultados foram elaborados através do pacote *ggplot2*.

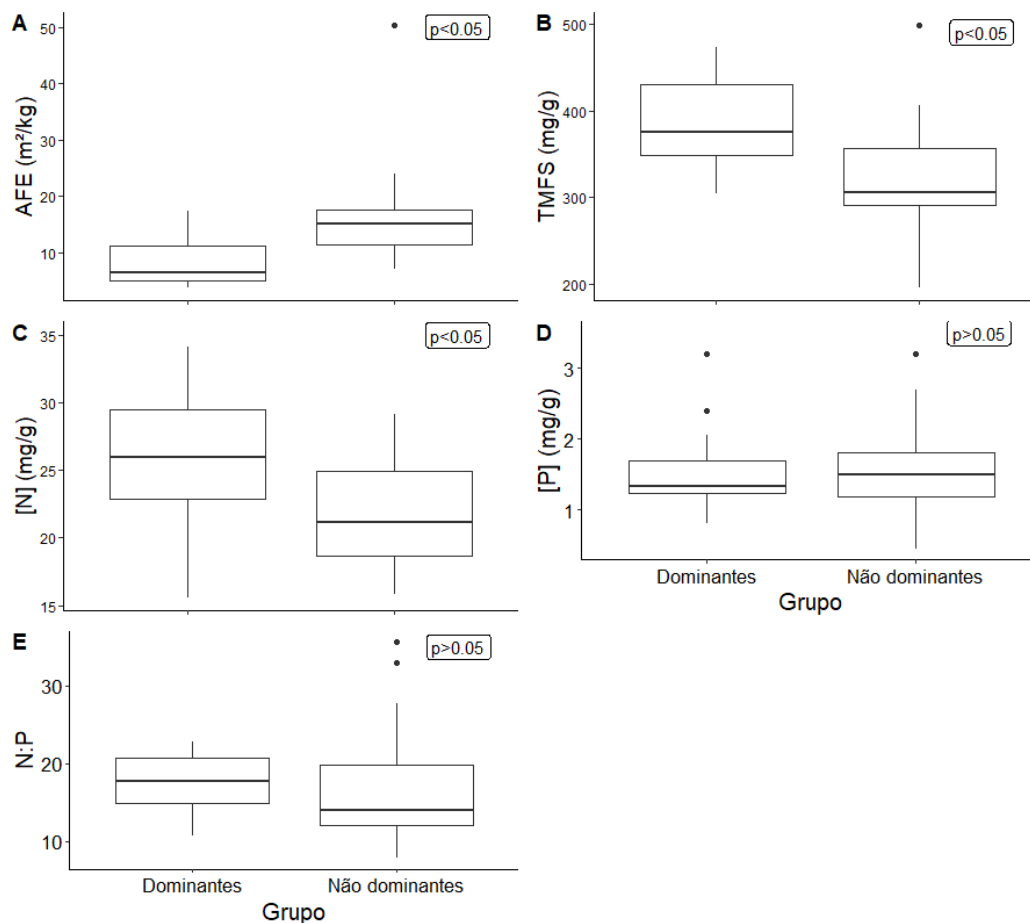
### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Atributos funcionais: espécies dominantes e não dominantes

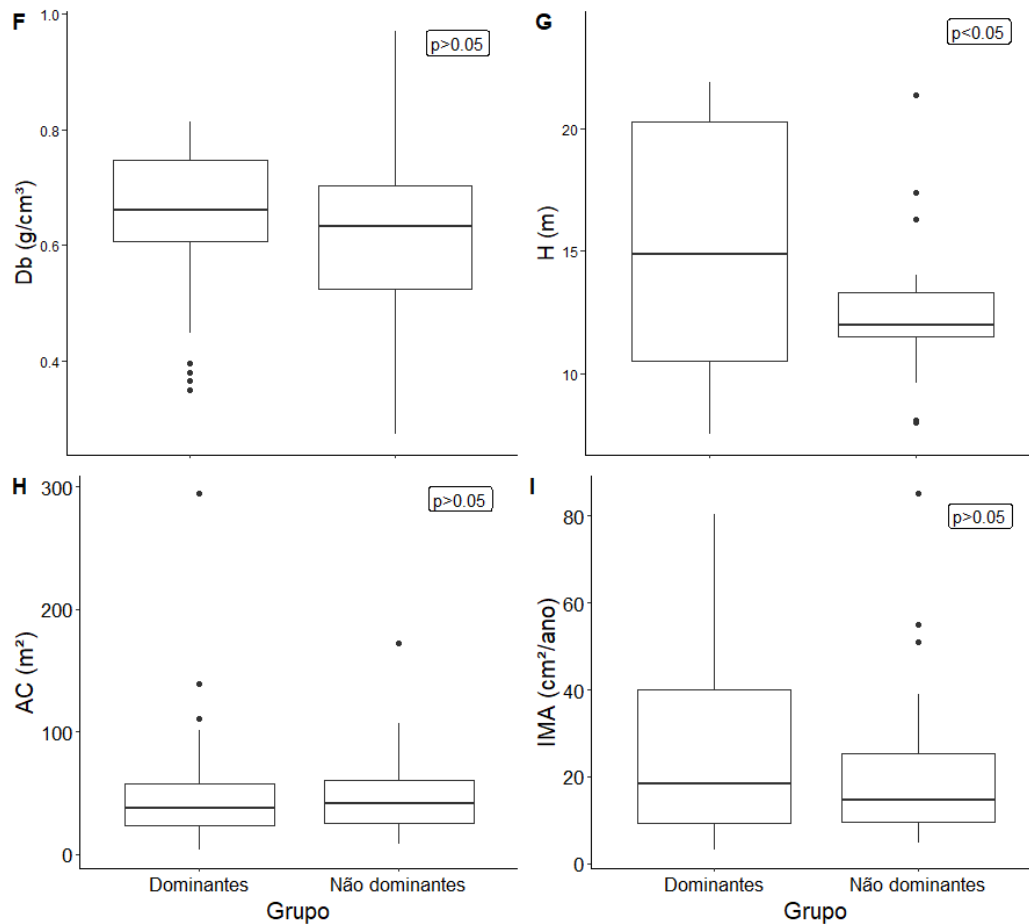
Entre os atributos foliares estudados, verificamos que os valores de área específica (AFE), teor de matéria seca (TMFS) e concentração de nitrogênio diferiram entre as espécies dominantes e as não dominantes (Figura 1). O grupo de espécies dominantes foi composto principalmente por indivíduos com elevados valores de TMFS e [N] (médias de 374,8 mg/g e 25,9 mg/g, respectivamente). A AFE, contrariamente, foi maior no grupo de espécies não dominantes (média de 15,1 m<sup>2</sup>/kg) quando comparado ao das dominantes (média de 6,5 m<sup>2</sup>/kg). A concentração de fósforo e a relação N:P foliar não diferiram entre ambos os grupos de espécies.

Para os demais quatro atributos funcionais avaliados (Figura 2), apenas a altura diferiu entre os indivíduos das espécies dominantes e das não dominantes. Os representantes das espécies *A. colubrina*, *P. nitens*, *P. gonoacantha*, *S. Parahyba* e *H. courbaril* tiveram, em média, aproximadamente 15 metros de altura. As cinco espécies mais raras apresentaram altura média de 12 metros. A densidade da madeira, a área da copa e o incremento médio anual foram outros três atributos com valores semelhantes entre os dois grupos de espécies. As estatísticas descritivas de cada um dos nove atributos funcionais avaliados para as dez espécies são fornecidas no Apêndice 2.

**Figura 1 - Boxplot dos valores de área foliar específica (A), teor de matéria foliar seca (B), concentração de nitrogênio foliar (C), concentração de fósforo foliar (D) e relação N:P foliar (E) entre os grupos de espécies dominantes e não dominantes. As linhas escuras representam a mediana, as caixas os quartis e os círculos são os outliers.**

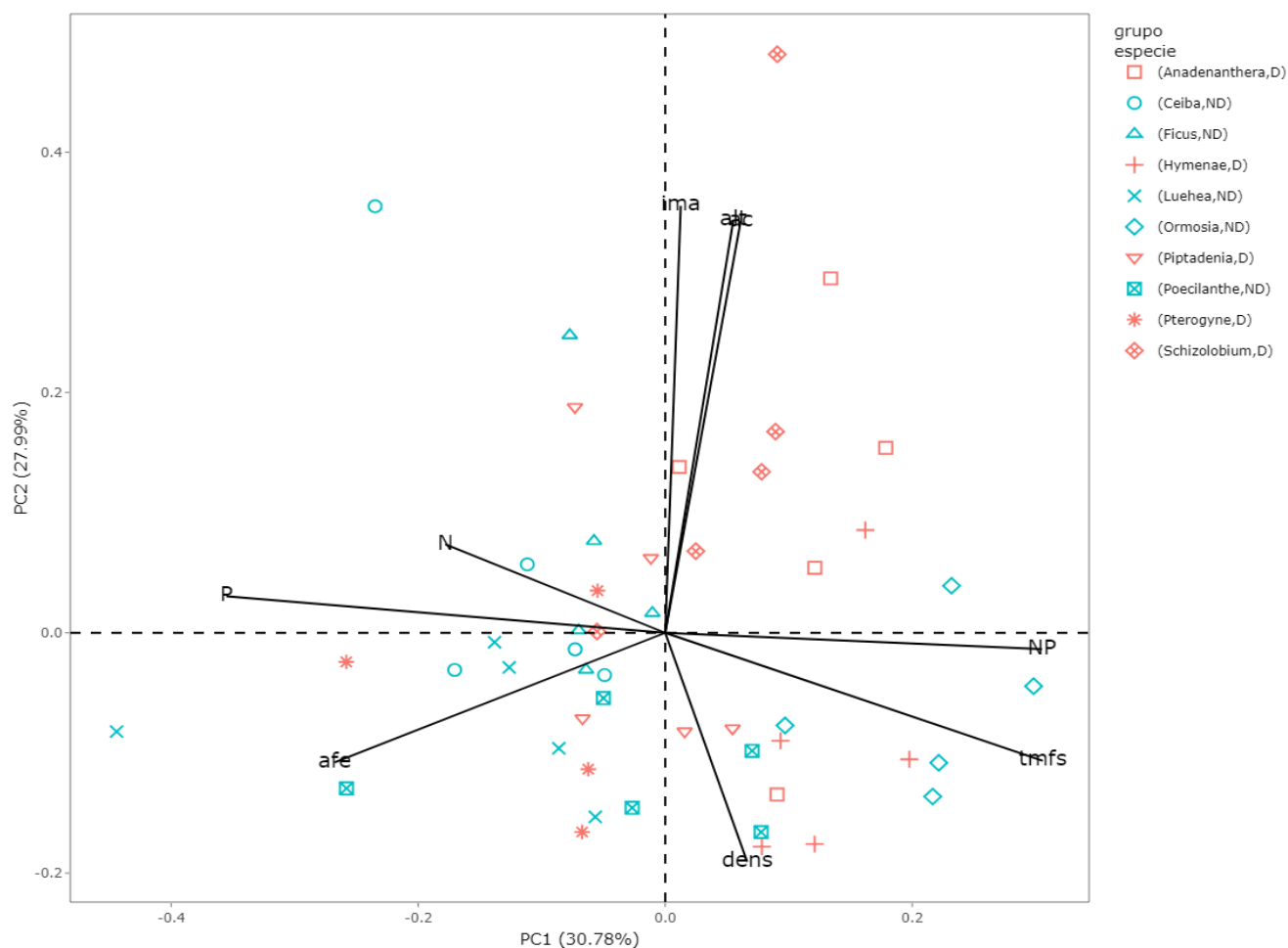


**Figura 2 - Boxplot dos valores de densidade básica da madeira (F), altura (G), área da copa (H) e incremento médio anual (I) entre os grupos de espécies dominantes e não dominantes. As linhas escuras representam a mediana, as caixas os quartis e os círculos são os outliers.**



A análise de PCA não indicou um agrupamento claro das espécies entre as categorias de dominante e não dominante, com base nos atributos funcionais analisados (Figura 3). Observamos, entretanto, grupos de espécies relacionadas a determinados atributos, independentemente das categorias de dominância. *Schozobium parahyba* e *Anadenanthera colubrina* tiveram correlação positiva com IMA, ALT e AC; *Hymenea courbaril* com Db; *Ormosia arborea* com TMFS; *Luhea divaricata*, *Pterogyne nitens* e *Poecilante parviflora* com AFE.

**Figura 3 - Análise de componentes principais (PCA) de uma ordenação baseada em nove atributos funcionais de dez espécies de árvores nativas utilizadas em plantios de restauração. AFE=área foliar específica; TMFS=teor de matéria foliar seca; P e N=concentração de fósforo e nitrogênio foliar, respectivamente; N:P=relação entre nitrogênio e fósforo nas folhas; IMA=incremento médio anual; ALT=altura; AC=área da copa. Em ordem decrescente de espécie: *Anadenanthera*, *Ceiba*, *Ficus*, *Hymenaea*, *Luehea*, *Piptadenia*, *Poecilanthe*, *Pterogyne* e *Schizolobium*. Sinais em vermelho: espécies dominantes (D) e em azul: espécies não dominantes (ND).**



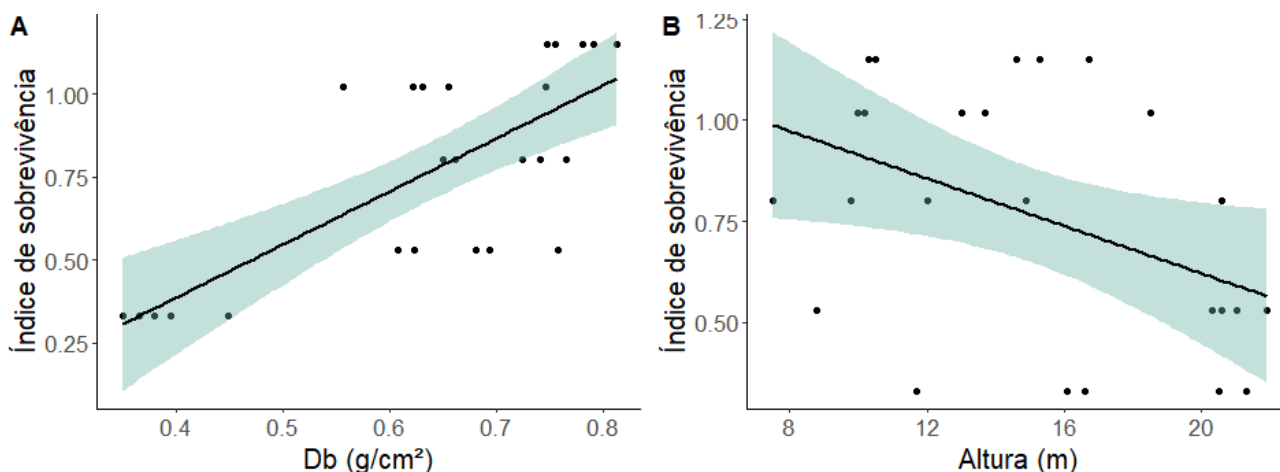
### 3.2 Atributos funcionais e a sobrevivência das espécies arbóreas dominantes

Dos nove atributos funcionais avaliados, a regressão *stepwise* selecionou como melhores variáveis preditoras para a sobrevivência relativa de espécies dominantes em plantios de restauração após 24 anos apenas a densidade da madeira e a altura dos indivíduos (Tabela 1). Esses dois atributos conjuntamente explicaram cerca de 62.34% do índice de sobrevivência, sendo que a relação foi positiva para Db e negativa para altura (Figuras 4A e 4B, respectivamente).

**Tabela 1. Representação do modelo selecionado pela função *stepwise*, sua significância e os parâmetros das variáveis preditoras que melhor explicaram a sobrevivência de dez espécies arbóreas nativas utilizadas em plantios de restauração após 24 anos. Db é a densidade básica da madeira e H é a altura dos indivíduos.**

Índice de sobrevivência ~ Db + H				
R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> - ajustado		p-valor	
0.6137	0.6234		8.10 <sup>-6</sup>	
Estimativas de parâmetros				
	Beta	Erro padrão	t valor	Pr(> t )
Intercepto	0.000	0.122	1.753	0.08605
Db (g.cm <sup>-3</sup> )	0.690	0.126	5.449	0.00001
H (m)	-0.327	0.126	-2.584	0.0169

**Figura 4 - Relação entre os atributos funcionais densidade básica da madeira (A) e altura dos indivíduos (B) e o índice de sobrevivência das cinco espécies dominantes selecionadas.**



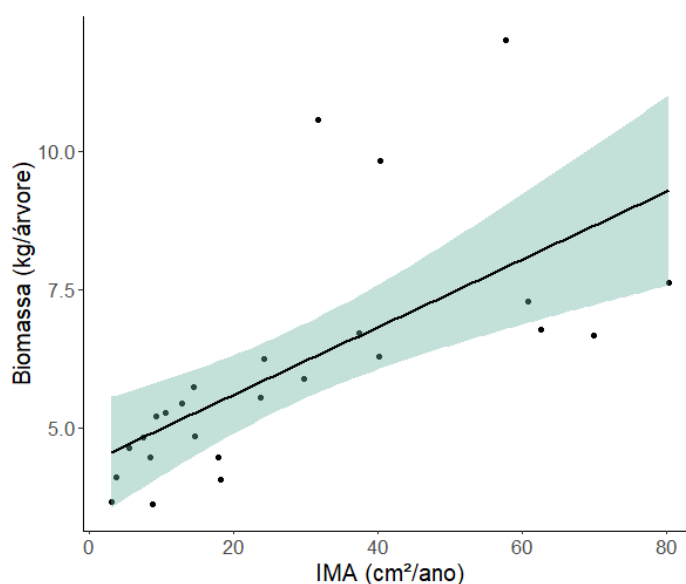
### 3.3 Atributos funcionais e a biomassa aérea das espécies arbóreas dominantes

Em relação à biomassa arbórea aérea das espécies dominantes, apenas o incremento médio anual se mostrou um atributo funcional com boa capacidade preditiva. Ele sozinho foi capaz de explicar cerca de 41% no acúmulo de biomassa das cinco espécies dominantes nos sistemas florestais restaurados com 24 anos de idade (Tabela 2). Quanto maior o IMA, maior o acúmulo de biomassa dos indivíduos (Figura 5).

**Tabela 2. Representação do modelo selecionado pela função *stepwise*, sua significância e os parâmetros das variáveis predictoras que melhor explicaram a biomassa média acima do solo (Kg/árvore) de dez espécies arbóreas nativas utilizadas em plantios de restauração após 24 anos. TMFS é o teor de matéria foliar seca, Db é a densidade básica da madeira e IMA é o incremento médio anual.**

$R^2$	$R^2$ - ajustado	p-valor		
0.7678	0.4105	0.0003		
Estimativas de parâmetros				
	Beta	Erro padrão	t valor	Pr(> t )
Intercepto	$2 \times 10^{-17}$	0.153	0.000	1.0000
IMA ( $\text{cm}^2 \cdot \text{ano}^{-1}$ )	0.659	0.156	4.209	$3 \times 10^{-4}$

**Figura 5 - Relação entre o incremento médio anual e a biomassa arbórea aérea média das cinco espécies dominantes selecionadas.**



### **3.4 Efeito de sítios e modelos de restauração distintos nos atributos de resposta das espécies**

Utilizando os dois sítios de estudo e os três modelos de restauração (tratamentos) como variáveis fixas e as quatro espécies selecionadas como variável aleatória, verificamos que, dos nove atributos funcionais avaliados, sete deles tiveram

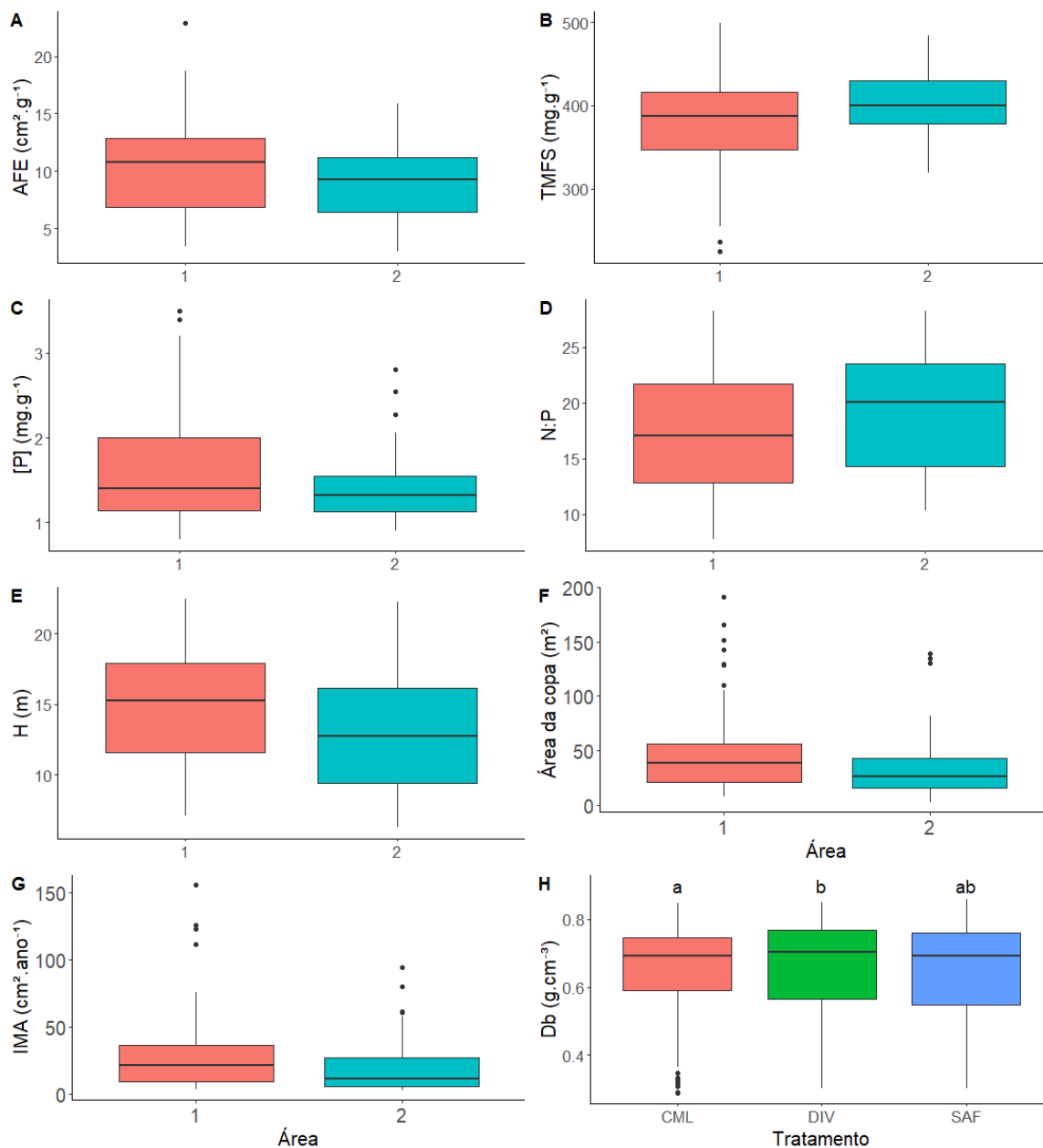
valores significativamente distintos entre os sítios A e B. Foram eles: a área folia específica, o teor de matéria foliar seca, a concentração de fósforo e a relação N:P foliares, a altura, a área da copa e o incremento médio anual dos indivíduos (Tabela 4). Dentre os atributos do espectro foliar, a AFE e a [P] foram maiores no sítio A (Tabela 4; Figuras 4A e 4C, respectivamente), enquanto o TMFS e a relação N:P das folhas foram maiores no sítio B (Tabela 4; Figuras 4B e 4D, respectivamente). Já, os indivíduos do sítio A se mostraram maiores em tamanho do que os indivíduos do sítio B.

Apenas a densidade básica da madeira diferiu entre os modelos de restauração DIV e CML, tendo sido superior nos indivíduos localizados nos plantios com alta diversidade de espécies (média de  $0.6556 \text{ g.cm}^{-3}$ ) (Tabela 3; Figura 4H). O atributo [N] foliar não diferiu significativamente entre as áreas de estudo nem entre os modelos de restauração avaliados.

**Tabela 3 - Efeito fixo e sua influência na resposta dos atributos através do valor estimado, erro padrão, graus de liberdade (GL) e t e p valor dos modelos.**

Resposta	Efeito fixo	Valor Estimado	Erro Padrão	GL	t	p valor
<b>AFE</b> ( $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$ )	Intercepto	10.473	1.555	132	6.732	0.000
	Área	-1.563	0.402	132	-3.887	<b>0.0002</b>
<b>TMFS</b> ( $\text{mg.g}^{-1}$ )	Intercepto	374.516	16.901	132	22.159	0.000
	Área	26.723	6.986	132	3.825	<b>0.0002</b>
<b>[N]</b> ( $\text{mg.g}^{-1}$ )	Intercepto	26.906	2.594	130	10.371	0.000
	Área	-0.574	0.509	130	-1.127	0.2615
	Tratamento	-0.715	0.628	130	-1.138	0.2572
<b>[P]</b> ( $\text{mg.g}^{-1}$ )	Intercepto	1.686	0.239	132	7.065	0.000
	Área	-0.270	0.065	132	-4.175	<b>0.0001</b>
<b>N:P</b>	Intercepto	17.372	2.047	132	8.488	0.000
	Área	1.840	0.549	132	3.352	<b>0.0001</b>
<b>H</b> (m)	Intercepto	14.821	1.113	132	13.319	0.000
	Área	-1.611	0.585	132	-2.757	<b>0.0067</b>
<b>AC</b> ( $\text{m}^2$ )	Intercepto	42.091	7.336	130	5.737	0.000
	Área	-14.433	5.878	130	-2.455	<b>0.0154</b>
<b>IMA</b> ( $\text{cm}^2.\text{ano}^{-1}$ )	Intercepto	22.097	5.713	130	3.868	0.000
	Área	-8.432	4.097	130	-2.058	<b>0.0416</b>
<b>Db</b> ( $\text{g.cm}^{-3}$ )	Intercepto	0.619	0.081	131	7.606	0.000
	Tratamento	0.043	0.025	131	3.630	<b>0.017</b>

**Figura 6 - Boxplots dos valores de área foliar específica (A), teor de matéria foliar seca (B), concentração de P foliar (C), relação N:P (D), altura (E), área da copa (F) e incremento médio anual entre os indivíduos do Sítio 1 e 2, e dos valores de densidade básica da madeira (H) entre as quatro espécies comuns e mais abundantes nos tratamentos consórcio madeira e lenha (CML), alta diversidade (DIV) e sistemas agroflorestais (SAF). As linhas escuras horizontais representam a mediana, as caixas e as linhas verticais, os quartis, e os círculos são os outliers.**



## 4 DISCUSSÃO

Nosso estudo objetivou elucidar algumas relações entre atributos funcionais e a sobrevivência e produtividade de espécies plantadas e que permanecem em ecossistemas restaurados da Floresta Estacional Semidecidual após vinte anos. Também avaliamos a influência de diferentes sítios e modelos de restauração nos atributos de resposta das espécies implantadas nessas comunidades vegetais. Nossos resultados indicam que espécies abundantes e com maior contribuição para a biomassa vegetal diferem funcionalmente quando comparadas às não dominantes. Porém, poucos atributos foram capazes de prever o sucesso na performance dos indivíduos arbóreos adultos nesses sistemas restaurados. Ainda, características abióticas dos sítios de plantio proporcionam respostas distintas dos organismos em termos funcionais.

### **4.1 Variações nos atributos funcionais entre espécies dominantes e não dominantes.**

Confirmando nossa hipótese inicial, houve diferença nos valores dos atributos funcionais entre as espécies dominantes e aquelas mais raras, o que sugere estratégias divergentes entre os dois grupos, similarmente ao que acontece em florestas secundárias (TOR-NGERN et al., 2021). Atributos do espectro foliar foram alguns dos que diferiram entre esses dois grupos de plantas estudados, sendo que a AFE foi menor e o TMFS foi maior nas espécies dominantes. Esse padrão de características biológicas geralmente confere estratégias conservativas às árvores, visto que fornecem resistência à seca e favorecem o estabelecimento em condições de poucos recursos às custas de baixas taxas de crescimento (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2016; TOLEDO-ACEVES et al., 2022), e é contrário ao que esperávamos. A concentração de N foliar também diferiu entre ambos os grupos de espécies. Entretanto, nesse caso, seu valor foi maior nos representantes dominantes, assim como a altura dos indivíduos, os quais sugerem rápida aquisição de recursos e crescimento rápido (FUNK et al., 2017; TOR-NGERN et al., 2021). Acreditamos que esse trade-off funcional dos indivíduos dominantes possivelmente esteja relacionado com a composição de espécies desse grupo. Ao analisarmos a classificação silvicultural das espécies com maior abundância e representatividade para a biomassa

da comunidade florestal restaurada, podemos perceber que a maioria delas (*P. gonoacantha*, *S. parahyba*, *P. nitens*, *A. colubrina*) pertencem ao grupo definido como de espécies de início de sucessão, com crescimento rápido para construção do dossel e sub-dossel e ciclo de vida curto (Anexo 1). Por outro lado, *H. courbaril*, a segunda espécie mais abundante na comunidade, enquadra-se como espécie emergente, de crescimento moderado a lento, com longevidade acima de 100 anos. Portanto, em florestas tropicais semidecíduais restauradas após mais de vinte anos, já podemos observar uma mistura de estratégias entre as espécies dominantes da comunidade. Das espécies que foram implantadas e atualmente encontram-se como as mais abundantes e dominantes em termos de área basal, a maioria são tipicamente altas, estruturantes do dossel e responsáveis por estabelecer o microclima no subdossel da comunidade (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001).

Estratégias aquisitivas comumente estão relacionadas com alta disponibilidade de recursos aos organismos (FINEGAN et al., 2015). No nosso estudo, acreditamos que a elevada incidência de raios solares sobre os indivíduos com genótipo favorável ao crescimento rápido e com características foliares que favorecem a taxa fotossintética (elevada concentração de nitrogênio foliar) foi o recurso chave para o estabelecimento das espécies mais abundantes e suas dominâncias para a área basal e dossel da comunidade vegetal (CAVALERI et al., 2010). Contudo, quando expostas a situações de alta incidência solar, as plantas geralmente possuem, em termos morfológicos, folhas menores e aparatos biológicos capazes de evitar a perda de água por esses órgãos (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2016). Essa estratégia conservativa nas espécies *P. gonoacantha*, *S. parahyba*, *P. nitens*, *A. colubrina* e *H. courbaril* foi representada, portanto, pelos atributos de baixa área foliar específica e alto teor de matéria foliar seca, como uma maneira de conciliar e equilibrar a relação entre elevada altura, intensa exposição solar e conservação de água nas folhas (LI et al., 2017). Resultados semelhantes foram encontrados também em mudas de áreas restauradas da floresta tropical montana, nas quais a presença de atributos funcionais conservativos esteve relacionada com uma maior probabilidade de sobrevivência (TOLEDO-ACEVES et al., 2022).

As espécies não dominantes, em contrapartida, ocuparam principalmente o subdossel da floresta, onde há condições microclimáticas distintas dos estratos superiores, com menor incidência solar e maior umidade (JARRON et al., 2020; LI et al., 2017b). Segundo a classificação de Grimme (1998), espécies raras, pouco

representantes para a biomassa da comunidade e que ocupam microhabitats delimitados por diversos fatores das espécies dominantes podem ser definidas também como subordinadas. Logo, nos sistemas restaurados da Mata Atlântica estacional, as espécies subordinadas possuem atributos funcionais que refletem adaptações principalmente à baixa incidência luminosa proporcionada pelas espécies abundantes formadoras do dossel principal. Além disso, a classificação ecológica/silvicultural desse grupo menos dominantes indica a existência de espécies tidas como de crescimento lento e ciclo de vida longo, o que sugere que elas atuarão como sucessoras das atuais espécies dominantes. Essa estratégia conservativa das espécies subordinadas foi representada pelos baixos valores de nitrogênio foliar e altura de seus indivíduos.

#### **4.2 Atributos funcionais e o desempenho de espécies arbóreas na restauração**

Ao avaliarmos a sobrevivência/estabelecimento e a produtividade (biomassa aérea) de populações arbóreas em ecossistemas restaurados com aproximadamente 24 anos, apenas a densidade básica da madeira e a altura dos indivíduos se mostraram relevantes para explicar a primeira variável, enquanto apenas o incremento médio anual foi capaz de explicar a biomassa vegetal. Nossos resultados sugerem que, à medida que as árvores vão se tornando adultas e o processo de sucessão avança, os atributos perdem a capacidade de explicar a performance das espécies. De maneira geral, nos estágios iniciais da montagem de comunidades vegetais restauradas, diversos fatores abióticos filtram as espécies através da seleção em seus atributos funcionais (GIANASI et al., 2020; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010). Os atributos responsáveis por superar essas barreiras são aqueles que atuam como forças impulsionadoras ao estabelecimento das espécies (BALAZS et al., 2022). Esse é o caso de diversas características do espectro foliar e do caule, do tamanho e massa das sementes e da estrutura radicular dos organismos, todas elas relacionadas com a aquisição de recursos via fotossíntese, resistência à seca e ritmo de crescimento dos organismos (ENGERT et al., 2020; FUNK et al., 2017b; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

Pesquisa anterior avaliando ecologia funcional e desempenho das espécies nas mesmas áreas de estudo que a nossa já indicava que a densidade da madeira é um atributo chave para a sobrevivência das espécies (DIAS, 2014). Nossos resultados

mantiveram esse padrão de maior sobrevivência de indivíduos em espécies com elevada densidade da madeira. Logo, a seleção de espécies para projetos de restauração florestal nos trópicos deve sempre prezar por espécies com elevada densidade da madeira, pois essa característica estrutural atua na resistência à seca e na conversão de biomassa em madeira, fatores essenciais para a sobrevivência e abundância nos ecossistemas (CHAVE et al., 2009; FINEGAN et al., 2015; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2016), e ainda para o sequestro de carbono atmosférico e mitigação de mudanças climáticas (PHILLIPS et al., 2019b). Além da Db, a altura também se mostrou uma boa variável para explicar a sobrevivência de árvores adultas, porém, ao contrário do que esperávamos, a relação foi negativa. Possivelmente, durante o início da montagem da comunidade vegetal (0-10 anos) os filtros ecológicos selecionaram as espécies-alicerce, aquelas com atributos aquisitivos, capazes de crescer rápido e sobreviver nos sistemas (LAVOREL; GARNIER, 2002; REICH, 2014). Contudo, após esse período, características que conferem estratégias conservativas se sobressaíram e tornaram-se melhores preditoras para a sobrevivência das espécies (CARLUCCI et al., 2020). Por outro lado, o incremento médio anual foi o único atributo funcional capaz de explicar e prever o incremento de biomassa aérea das espécies. Mais de 50% da biomassa existente no sistema restaurado depende, portanto, de espécies com alto IMA.

Logo, a tendência é que atributos caulinares e arquiteturais se sobressaíam em relação aos foliares para explicar o desempenho de espécies arbóreas adultas em ecossistemas florestais restaurados. De maneira a vencer a competição, sobretudo com gramíneas exóticas invasoras, a qual é considerada uma das etapas mais sensíveis e custosas na restauração (WEIDLICH et al., 2020), a seleção de espécies deve sempre buscar por características funcionais que confirmem boa sobrevivência e crescimento dos indivíduos, ao ponto de sombrearem o solo e estabelecerem as condições mínimas para a sucessão ecológica (CHARLES, 2018; ZIRBEL et al., 2017b). Nesse sentido, focar em espécies que conciliem crescimento rápido com densidade básica mais elevada é uma estratégia interessante, visto que essa composição funcional permitirá uma maior longevidade e produtividade de biomassa dos indivíduos estabelecidos, sendo a biomassa um fator primordial para o funcionamento do ecossistema (LOHBECK et al., 2015; NAM; ANTEN; VAN KUIJK, 2018).

### **4.3 Resposta dos indivíduos das mesmas espécies a diferentes classes de solo e tratamentos de restauração**

Um dos grandes objetivos da ecologia é estabelecer regras gerais que expliquem as respostas dos organismos às variações abióticas e seu efeito no funcionamento de sistemas altamente diversos e complexos, com base em suas características funcionais (FUNK et al., 2017a; STEARS et al., 2022). De modo a contribuir para esse desafio, corroboramos nossa hipótese ao evidenciar que representantes arbóreos das mesmas espécies possuem respostas diferenciadas de seus múltiplos atributos funcionais em função de gradientes ambientais (Figura 4). Dos cinco atributos foliares avaliados, dois deles (área foliar específica – AFE e concentração de fósforo foliar – [P]) foram superiores nos indivíduos do sítio 1, de solo mais fértil, dois (teor de matéria foliar seca – TMFS e proporção nitrogênio e fósforo foliar – N:P) foram maiores no sítio 2, e um (concentração de nitrogênio foliar) não mostrou diferença entre sítios. Florestas restauradas sobre solos mais argilosos e com maior disponibilidade de nutrientes (Nitossolo) abrigam um conjunto de indivíduos arbóreos com rápida taxa fotossintética e aquisição de recursos (BOTH et al., 2019; JAGER et al., 2015; ORDOÑEZ et al., 2009), enquanto o comportamento fisiológico inverso ocorreu com baixo suprimento de nutrientes, onde a conservação de nutrientes é indiscutivelmente mais importante (ORDOÑEZ et al., 2009; TOR-NGERN et al., 2021a).

A variação observada nos atributos do espectro foliar, com exceção da proporção N:P, coincide com o padrão global encontrado por (ORDOÑEZ et al., 2009) ao analisar as relações entre as características das folhas de mais de quatrocentas espécies com o clima e as medidas nutricionais dos solos de aproximadamente cem áreas. Esse autor, juntamente a outros que direcionaram esforços apenas para florestas tropicais, fortalecem o quadro teórico de que variações nas características fotossintéticas e nutricionais das folhas podem conduzir a diferenciações de nicho ecológico e, conseqüentemente, favorecer o desempenho desigual entre as mesmas espécies de plantas ao longo de gradientes ambientais (BARALOTO et al., 2012; GIRALDO-KALIL et al., 2022; VAN DER SANDE et al., 2016). Entre as propriedades edáficas facilitadoras, merecem destaque o pH e a C:N, pois afetam intensamente a AFE (GONG; GAO, 2019). Porém, há indícios de associação também dos componentes P, Ca, Mg, K e do fluxo de transformação de N dos solos com a área,

espessura, densidade, concentração de C, C:P e N:P das folhas (HERNÁNDEZ-VARGAS et al., 2019; MENDES et al., 2019). No nosso estudo, solo com maior disponibilidade total de nutrientes minerais também estimulou o crescimento em altura, área da copa e incremento médio anual das árvores (Figuras 4E, 4F e 4G, respectivamente).

Além das propriedades químicas, a dinâmica hídrica também pode ser um filtro abiótico crucial para a montagem e funcionamento das comunidades em sucessão (CHATURVEDI et al., 2021; KANNIAH; BERINGER; HUTLEY, 2011). Em pesquisa realizada nas mesmas áreas experimentais que as nossas, as espécies *H. courbaril*, *P. nitens* e *A. colubrina* diferiram também quanto às variáveis ecofisiológicas fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas e carbono total das folhas, resultando em melhores eficiência fotossintética e incorporação de carbono quando inseridas no sítio argiloso, onde a retenção hídrica é mais acentuada (BERTHOLDI, 2019). Nossa pesquisa complementa essa anterior e comprova que há respostas distintas das espécies, desde o nível foliar (AFE, TMFS, P, C, clorofila *a*, etc.) até do indivíduo como um todo (altura, área da copa e incremento médio anual; Figura 4) a partir de gradientes ambientais. Assim, indivíduos das mesmas espécies desempenham estratégias antagônicas dependendo das propriedades físicas e químicas dos solos em que estão inseridas. A conexão dos resultados dos atributos foliares com os de tamanho dos indivíduos demonstra que solos com boa retenção de água e nutrientes desenvolvem órgãos fotossintetizantes mais eficientes, os quais atuam favorecendo o crescimento das árvores. Esses mecanismos de *feedback* solo-plantas são, então, os fatores chave para o sucesso no desempenho das espécies (WEEMSTRA et al., 2022; XI et al., 2021).

De maneira singular, a densidade básica da madeira diferiu apenas entre os tratamentos DIV e CML, sendo maior no primeiro tratamento (Figura 4H). O modelo de restauração com plantio de mudas em alta diversidade de espécies manteve a maior complexidade estrutural após 24 anos, com densidade e riqueza de espécies superiores, principalmente em comparação ao consórcio de espécies comerciais (BERTHOLDI, 2019). A composição de espécies arbóreas no tratamento DIV provavelmente intensificou a filtragem de luz pelas copas, de modo que a intensidade luminosa foi menos intensa na região do subdossel, criando um ambiente mais propício para espécies tolerantes à sombra (JUCKER et al., 2018). Acreditamos que esse microclima diferenciado foi o principal responsável pela formação de madeiras

mais densas no nesse sistema, a qual refletiu em bons valores de volume de madeira e biomassa arbórea quando comparado aos demais modelos (PHILLIPS et al., 2019b; PONTES; ENGEL; PARROTTA, 2019a).

A partir de nossa hipótese, corroboramos principalmente a ideia de que as classes de solo influenciam na resposta das espécies de maneira distinta em comunidades florestais secundárias. Todavia, ainda há diversas lacunas no entendimento sobre o papel do solo nos estudos envolvendo a restauração ecológica. Em revisão sistematizada de estudos sobre projetos de restauração da Mata Atlântica, ficou evidenciado que 59% deles não levam em consideração nenhum indicador de solo (MENDES et al., 2019). Logo, com nossos dados esperamos contribuir para o avanço na elaboração de um quadro teórico sobre o *feedback* solo, atributos funcionais e desempenho das plantas em projetos de restauração.

## 5 CONCLUSÃO

Na prática da restauração, nossos resultados contribuem para o rol de evidências sobre o papel dos atributos funcionais no desempenho das espécies. Contudo, diferentemente da maioria dos trabalhos, o nosso abordou essa relação em espécies arbóreas adultas. Percebemos que as espécies mais abundantes e com maior representatividade para a área basal do sistema diferem em suas estratégias funcionais quando comparadas às representadas por indivíduos mais raros. Seus indivíduos cresceram rápido e estruturaram o dossel da floresta, permitindo a sucessão ecológica dos demais grupos. Entre os atributos avaliados, a densidade da madeira se mostrou bom preditor para a sobrevivência dos indivíduos, enquanto o incremento médio anual esteve melhor relacionado com a biomassa aérea. Logo, estudos que busquem entender melhor a relação entre desempenho das espécies e a densidade da madeira são necessários, pois esse atributo tem se mostrado importante nos estágios iniciais e intermediários de florestas tropicais semidecíduais secundárias. Além disso, as diferentes classes de solo desencadearam fenótipos distintos em indivíduos da mesma espécie. Há, portanto, variações intraespecíficas em decorrência dos gradientes e flutuações abióticas. A integração solo-atributos funcionais precisa então ser melhor estudado, a fim de se entender a variação fenotípica intraespecífica, as diferentes estratégias dos indivíduos e, finalmente, o melhor desempenho das espécies.



## REFERÊNCIAS

- ACHARD, F. et al. Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. **Global Change Biology**, v. 20, n. 8, p. 2540–2554, 2014.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- BÁEZ, S.; HOMEIER, J. Functional traits determine tree growth and ecosystem productivity of a tropical montane forest: Insights from a long-term nutrient manipulation experiment. **Global Change Biology**, v. 24, n. 1, p. 399–409, 1 jan. 2018.
- BALAZS, K. R. et al. Directional selection shifts trait distributions of planted species in dryland restoration. **Journal of Ecology**, v. 110, n. 3, p. 540–552, 2022.
- BALVANERA, P. et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. **Ecology Letters**, v. 9, n. 10, p. 1146–1156, 2006.
- BARALOTO, C. et al. Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree community to selective logging. **Journal of Applied Ecology**, v. 49, n. 4, p. 861–870, 2012.
- BERTHOLDI, A. A. S. Aquisição do carbono e atividade fotoquímica em sistemas de restauração ecológica com estrutura e diversidade de espécies contrastantes. p. 1–98, 2019.
- BOTH, S. et al. Logging and soil nutrients independently explain plant trait expression in tropical forests. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 1853–1865, 2019.
- BRANCALION, P. H. S.; HOLL, K. D. Functional composition trajectory: A resolution to the debate between Suganuma, Durigan, and Reid. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 1, p. 1–3, 2016.
- BRUDVIG, L. A. et al. Interpreting variation to advance predictive restoration science. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 4, p. 1018–1027, 1 ago. 2017.
- CADOTTE, M. W. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. **PLoS ONE**, v. 4, n. 5, p. 1–9, 2009.
- CARDINALE, B. J. et al. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. **Nature**, v. 443, n. 7114, p. 989–992, 2006.
- CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 2012.
- CARLUCCI, M. B. et al. **Functional traits and ecosystem services in ecological restoration**. **Restoration Ecology** Blackwell Publishing Inc., , 1 nov. 2020.
- CASTELLANOS-CASTRO, C.; NEWTON, A. C. Environmental Heterogeneity Influences Successional Trajectories in Colombian Seasonally Dry Tropical Forests. **Biotropica**, v. 47, n. 6, p. 660–671, 1 nov. 2015.

CAVALERI, M. A. et al. **Height is more important than light in determining leaf morphology in a tropical forest** *Ecology*. [s.l: s.n.].

CHARLES, L. S. **Plant Functional Traits and Species Selection in Tropical Forest Restoration**. *Tropical Conservation Science* SAGE Publications Inc., 1 jan. 2018.

CHATURVEDI, R. K. et al. Functional traits indicate a continuum of tree drought strategies across a soil water availability gradient in a tropical dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 482, n. November 2020, p. 118740, 2021.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.

CHAVE, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, 2014.

CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: Novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 3, p. 93–103, 2009.

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

DA CUNHA, A. R.; MARTINS, D. Climatic classification for the districts of Botucatu and São Manuel, SP. **Irriga**, v. 14, n. 1, p. 1–11, 2009.

DIAS, E. Atributos funcionais predizem sobrevivência e regeneração arbórea em diferentes modelos de restauração na Floresta Estacional Semidecidual. p. 1–103, 2014.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, 2001.

DUFFY, J. E. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 7, n. 8, p. 437–444, 2009.

ENGEL, V. L.; PARROTA, J. A. Definindo a Restauração Ecológica: Tendências e Perspectivas Mundiais. p. 1–26, 2003.

ENGERT, J. E. et al. Forest Ecology and Management Functional trait representation differs between restoration plantings and mature tropical rainforest. **Forest Ecology and Management**, v. 473, n. June, p. 118304, 2020.

FINEGAN, B. et al. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 191–201, 1 jan. 2015.

FUNK, J. L. et al. Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 1156–1173, 2017.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, 2004.

GIANASI, F. M. et al. Environmental filtering both indirectly and directly drives the Dry Tropical Forest species composition and functional composition. **Ecological Research**, v. 36, n. 1, p. 107–118, 2 jan. 2020.

GIRALDO-KALIL, L. J. et al. Patterns of leaf trait variation underlie ecological differences among sympatric tree species of Damburneya in a tropical rainforest. **American Journal of Botany**, 14 set. 2022.

GONG, H.; GAO, J. Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). **Global Ecology and Conservation**, v. 20, p. e00696, 2019.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902–910, 1998.

GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. **Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics**. [s.l: s.n.].

HERNÁNDEZ-VARGAS, G. et al. Relationship between soil properties and leaf functional traits in early secondary succession of tropical montane cloud forest. **Ecological Research**, v. 34, n. 1, p. 213–224, 30 jan. 2019.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. 2. ed. [s.l: s.n.].

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

JARRON, L. R. et al. Detection of sub-canopy forest structure using airborne LiDAR. **Remote Sensing of Environment**, v. 244, 1 jul. 2020.

JUCKER, T. et al. Canopy structure and topography jointly constrain the microclimate of human-modified tropical landscapes. **Global Change Biology**, v. 24, n. 11, p. 5243–5258, 2018.

KANNIAH, K. D.; BERINGER, J.; HUTLEY, L. B. Environmental controls on the spatial variability of savanna productivity in the Northern Territory, Australia. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 151, n. 11, p. 1429–1439, 2011.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. **Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail**. **Functional Ecology**, out. 2002.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 386–398, 2010.

LI, Y. et al. Crown and leaf traits as predictors of subtropical tree sapling growth rates. **Journal of Plant Ecology**, v. 10, n. 1, p. 136–145, 2017.

LOHBECK, M. et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. **Ecology**, v. 96, n. 5, p. 1242–1252, 1 maio 2015.

MACHADO, D. L. et al. Site and plant community parameters drive the effect of vegetation on litterfall and nutrient inputs in restored tropical forests. **Plant and Soil**, v. 464, n. 1–2, p. 405–421, 2021.

MANHÃES, A. P. et al. Functional trajectory for the assessment of ecological restoration success. **Restoration Ecology**, v. 30, n. 8, 1 nov. 2022.

MARON, J. L. et al. Seed size and provenance mediate the joint effects of disturbance and seed predation on community assembly. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1492–1500, 2012.

MENDES, M. S. et al. Look down—there is a gap—the need to include soil data in Atlantic Forest restoration. **Restoration Ecology**, v. 27, n. 2, p. 361–370, 2019.

MOLES, A. T. et al. Global patterns in plant height. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 5, p. 923–932, 2009.

NAM, V. T.; ANTEN, N. P. R.; VAN KUIJK, M. Biomass dynamics in a logged forest: the role of wood density. **Journal of Plant Research**, v. 131, n. 4, p. 611–621, 1 jul. 2018.

NOGUEIRA JÚNIOR, L. R. et al. Allometric equations for estimating tree biomass in restored mixed-species Atlantic Forest stands. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 2, p. 1–9, 2014.

ORDOÑEZ, J. C. et al. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 2, p. 137–149, 2009.

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

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 64, n. 8, p. 715, 2016.

PHILLIPS, O. L. et al. Species Matter: Wood Density Influences Tropical Forest Biomass at Multiple Scales. **Surveys in Geophysics**, v. 40, n. 4, p. 913–935, 2019a.

PHILLIPS, O. L. et al. **Species Matter: Wood Density Influences Tropical Forest Biomass at Multiple Scales. Surveys in Geophysics** Springer Netherlands, , 15 jul. 2019b.

- POLLEY, H. W.; WILSEY, B. J.; DERNER, J. D. Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie. **Oikos**, v. 116, n. 12, p. 2044–2052, 2007.
- PONTES, D. M. F.; ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A. Forest structure, wood standing stock, and tree biomass in different restoration systems in the Brazilian Atlantic forest. **Forests**, v. 10, n. 7, p. 1–18, 2019.
- POORTER, L. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211–214, 11 fev. 2016.
- REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275–301, mar. 2014.
- ROTHER, D. C. et al. Demographic bottlenecks in tropical plant regeneration: A comparative analysis of causal influences. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, n. 2, p. 86–96, 20 abr. 2013.
- RÜGER, N. et al. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. **Ecology**, v. 93, n. 12, p. 2626–2636, 2012.
- SHIMAMOTO, C. Y.; BOTOSSO, P. C.; MARQUES, M. C. M. How much carbon is sequestered during the restoration of tropical forests? Estimates from tree species in the Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v. 329, p. 1–9, 1 out. 2014.
- STEARNS, A. E. et al. Water availability dictates how plant traits predict demographic rates. **Ecology**, n. November 2021, p. 1–13, 2022.
- STRASSBURG, B. B. N. et al. Global priority areas for ecosystem restoration. **Nature**, v. 586, n. 7831, p. 724–729, 2020.
- TOLEDO-ACEVES, T. et al. Leaf functional traits predict shade tolerant tree performance in cloud forest restoration plantings. **Journal of Applied Ecology**, v. 59, n. 9, p. 2274–2286, 1 set. 2022.
- TOR-NGERN, P. et al. Variation of leaf-level gas exchange rates and leaf functional traits of dominant trees across three successional stages in a Southeast Asian tropical forest. **Forest Ecology and Management**, v. 489, n. March, p. 119101, 2021.
- UMAÑA, M. N. et al. Relating leaf traits to seedling performance in a tropical forest: building a hierarchical functional framework. **Ecology**, v. 102, n. 7, p. 1–11, 2021.
- VAN DER SANDE, M. T. et al. Old-growth Neotropical forests are shifting in species and trait composition. **Ecological Monographs**, v. 86, n. 2, p. 228–243, maio 2016.
- VIEILLEDENT, G. et al. New formula and conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology database. **American Journal of Botany**, v. 105, n. 10, p. 1653–1661, 2018.
- VIOLLE, C. et al. **Let the concept of trait be functional!** Oikos Blackwell Publishing Ltd, 2007.

WEEMSTRA, M. et al. Incorporating belowground traits: avenues towards a whole-tree perspective on performance. **Oikos**, 16 jun. 2022.

WEIDLICH, E. W. A. et al. **Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review**. **Journal of Applied Ecology** Blackwell Publishing Ltd, 1 set. 2020.

WEIHER, E. et al. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 5, p. 609–620, out. 1999.

WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, 2010.

XI, N. et al. Relationships between plant–soil feedbacks and functional traits. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 9, p. 3411–3423, 2021.

ZHANG, B. et al. Species responses to changing precipitation depend on trait plasticity rather than trait means and intraspecific variation. **Functional Ecology**, v. 34, n. 12, p. 2622–2633, 1 dez. 2020.

ZIRBEL, C. R. et al. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 4, p. 1070–1079, 1 ago. 2017.

ANEXO A - Lista das famílias, espécies, nomes populares e grupos ecológicos-silviculturais utilizados na composição dos sistemas de semeadura direta (SEM), agroflorestal (SAF), consórcio madeira serrada e lenha (CML) e alta diversidade (DIV), em Botucatu, São Paulo. Legenda: Grupo A (espécies pioneiras, de crescimento rápido e ciclo de vida curto); Grupo B (espécies de início de sucessão, com crescimento rápido para construção do dossel e sub-dossel); Grupo C (espécies de crescimento moderado a lento, ciclo de vida longo (acima de 100 anos), construtoras do dossel principal da floresta e emergentes); Grupo D (espécies tolerantes à sombra, características do sub-bosque da floresta. Ciclo de vida variável, bem como o ritmo de crescimento).

Família	Espécie	Nome popular	Grupo	SEM	SAF	CML	DIV
Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi.	Aroeira-pimenteira	A				X
	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	Peroba-rosa	C		X	X	X
Apocynaceae	<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Müll.Arg.	Guatambu-de-leite	C		X	X	X
	<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	Peroba-poca	C		X		
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Juçara	D			X	X
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Jerivá	D				X
Bignoniaceae	<i>Handroanthus avellanedae</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Ipê-roxo	C			X	
	<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau ex Verl.	Ipê-felpudo	BC		X	X	X
Bixaceae	<i>Bixa orellana</i> L.	Urucum	D		X		
Boraginaceae	<i>Cordia superba</i> Cham.	Baba-de-boi	D				X
Cecropiaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Embaúba	A				X
Euphorbiaceae	<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Capixingui	A	X			X
	<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul	Angico-branco	B		X	X	X
	<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.		C				X
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Araribá-amarelo	C				
Fabaceae	<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemão ex Benth.	Copaíba	C		X	X	X
	<i>Dipteryx alata</i> Vogel		C			X	
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Jacarandá-da-Bahia	C				
	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Cumbarú	C				X
	<i>Inga vera</i> subsp. <i>affinis</i> (DC.) T.D.Penn.		B	X	X	X	X
	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	Tamboril	C		X	X	X
	<i>Machaerium stipitatum</i> Vogel	Jatobá	C		X	X	X
	<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth.		A		X		
<i>Mimosa scabrella</i> Benth.	Ingá	A		X			
	<i>Myroxylon balsamum</i> (L.) Harms						

Família	Espécie	Nome popular	Grupo	SEM	SAF	CML	DIV
	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	Jacarandá-do-Campo	A			X	
		Jacarandá bico de pato	B			X	X
		Sansão-do-Campo	A		X	X	
		Bracatinga	A	X	X	X	
		Cabreúva	C			X	
		Olho-de-Cabra	C				X
	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Angico-da-Mata	C		X	X	X
	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Canafístula	B		X	X	
	<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.						
	<i>Poecilanthe parviflora</i> Benth.	Pau-Jacaré	A		X	X	X
	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.						
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Coração-de-Negro	C				X
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	Amendoim-Bravo	B		X	X	X
		Guapuruvu	B	X			X
		Monjoleiro	B		X	X	X
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke	Tamanqueira	A		X		X
	<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze	Jequitibá-Branco	C				X
Lecythidaceae	<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	Jequitibá-Vermelho	C			X	
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	Paineira	B	X			X
	<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc	Açoita-Cavalo	B				X
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro	C		X	X	X
	<i>Cedrela odorata</i> L.	Cedro-Rosa	C		X	X	X
Moraceae	<i>Ficus guaranitica</i> Chodat	Figueira-Branca	B				X
Myrtaceae	<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	Uvaia	D				X
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Pitanga	D				X
Phytolacaceae	<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms	Pau-d'alho	A				X
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> L.	Jenipapo	AB				X

Família	Espécie	Nome popular	Grupo	SEM	SAF	CML	DIV
Rutaceae	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Pau-Marfim	C			X	X
	<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A.St.-Hil.) A. Juss. ex Mart.	Chupa-Ferro	D				X
	<i>Esenbeckia leiocarpa</i> Engl.	Guarantã	C		X	X	X
Sapindaceae	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	Maria-Preta	C				X
	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	Grão-de-Galo	D				X
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Mutamba	A		X	X	X
Verbenaceae	<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Pau-Viola	AB				X

## ANEXO B - Descrição dos modelos de restauração implantados e que foram utilizados no projeto.

<b>Tratamento</b>	<b>Nº de espécies plantadas originalmente</b>	<b>Nº de grupos ecológicos-silviculturais utilizados</b>	<b>Espaçamento original</b>	<b>Observações</b>
Semeadura Direta (SEM)	5	2	1 m x 1 m	Espécies heliófilas e de rápido crescimento.
Sistema Agroflorestal (SAF)	20	4	Linhas triplas (espaçamento entre plantas de 1,5 m e de 2,0 m entre linhas), intercaladas com faixas de 5 m.	10 espécies leguminosas de uso múltiplo e/ ou espécies para lenha e 10 espécies para madeira. Entre as linhas de plantio houve o cultivo de espécies agrícolas anuais até fechamento do dossel.
Sistema de consórcio para madeira e lenha (CML)	25	4	Linhas triplas (espaçamento entre plantas de 1,5 m e de 2,0 m entre linhas), intercaladas com faixas de 5 m.	10 espécies de crescimento rápido, para lenha, em linhas alternadas com 15 espécies de crescimento mais lento e ciclo de vida mais longo, para produção de madeira para serraria; não houve cultivo de espécies agrícolas.

Sistema de Alta Diversidade (DIV)	40	4	3 m x 2 m	Espécies características de remanescentes da Floresta Estacional Semidecidual da região, pertencentes a diferentes grupos ecológico-silviculturais, incluindo espécies de sub-bosque.
Controle	-	-	-	As parcelas foram isoladas do gado para permitir a restauração passiva.

APÊNDICE A - Valores de abundância total e área basal amostradas para cada espécie, bem como suas dominâncias relativas considerando ambas as áreas de estudo. Classificação: espécies dominantes (D) e não dominantes (ND). Grupo silvicultural: A (espécies pioneiras, de crescimento rápido e ciclo de vida curto); B (espécies de início de sucessão, com crescimento rápido para construção do dossel e sub-dossel); Grupo C (espécies de crescimento moderado a lento, ciclo de vida longo (acima de 100 anos), construtoras do dossel principal da floresta e emergentes)

<b>Espécie</b>	<b>Classificação</b>	<b>Grupo silvicultural</b>	<b>Abundância (indivíduos)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Dominância Relativa</b>
<i>Schizolobium parahyba</i>	D	B	112	9,4768	0,2352
<i>Hymenaea courbaril</i>	D	C	111	1,6023	0,0397
<i>Pterogyne nitens</i>	D	B	94	4,4463	0,1103
<i>Anadenanthera colubrina</i>	D	B	72	3,8876	0,0965
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	D	A	62	1,4628	0,0363
<i>Ficus guaranitica</i>	ND	B	7	0,1640	0,0040
<i>Poecilanthe parviflora</i>	ND	C	7	0,1216	0,0030
<i>Ceiba speciosa</i>	ND	B	5	0,3531	0,0087
<i>Luehea divaricata</i>	ND	B	5	0,1859	0,0046
<i>Ormosia arborea</i>	ND	C	5	0,2443	0,0060

APÊNDICE B - Valores médios dos atributos funcionais, índice de sobrevivência (*IS*) e biomassa aérea (*Bar*) para cada uma das dez espécies avaliadas. *AFE* ( $\text{mm}^2 \text{g}^{-1}$ ): área foliar específica; *TMFS* ( $\text{mg g}^{-1}$ ): teor de matéria foliar seca; *N* e *P* ( $\text{mg g}^{-1}$ ): concentrações de nitrogênio e fósforo foliares, respectivamente; *N:P*: proporção nitrogênio e fósforo das folhas; *Db* ( $\text{g cm}^{-3}$ ): densidade básica da madeira; *H* (m): altura em campo dos indivíduos; *AC* ( $\text{m}^2$ ): área da copa; *IMA* ( $\text{cm}^2 \text{ano}^{-1}$ ): incremento médio anual.

Espécie	AFE	TMFS	N	P	N:P	Db	H	AC	IMA	IS	Bar
<i>Ceiba speciosa</i>	15,93	293,63	24,51	1,89	13,26	0,371	14,40	41,85	29,85	0,03	5,277
<i>Ormosia arbórea</i>	8,48	399,72	17,52	0,66	27,84	0,647	10,96	51,92	21,25	0,13	7,491
<i>Poecilanthe parviflora</i>	16,83	333,74	24,83	1,64	17,67	0,930	11,80	32,09	11,44	0,56	9,495
<i>Luehea divaricata</i>	25,50	301,25	23,88	1,96	12,39	0,670	10,74	29,89	22,89	0,37	9,001
<i>Ficus guaranítica</i>	12,63	276,11	18,58	1,50	12,42	0,537	14,52	87,08	21,58	0,65	6,498
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	7,98	366,37	28,92	1,75	17,46	0,642	13,08	32,07	29,47	0,68	5,914
<i>Schizolobium parahyba</i>	5,27	354,34	23,81	1,41	17,39	0,387	17,24	100,94	35,59	0,33	5,844
<i>Anadenanthera colubrina</i>	5,22	403,64	28,00	1,30	21,56	0,673	18,52	72,62	32,23	0,27	5,895
<i>Pterogyne nitens</i>	13,11	350,51	30,34	2,03	15,75	0,709	12,96	39,64	22,55	0,48	7,307
<i>Hymenaea courbaril</i>	11,06	456,95	16,83	1,07	16,02	0,777	13,48	31,93	18,72	0,69	5,394