

UFRRJ

INSTITUTO DE FLORESTAS

**PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E
FLORESTAIS**

DISSERTAÇÃO

**Efeito dos atributos funcionais de plantas e biomassa acima do solo sobre
processos ecossistêmicos do solo em comunidades de restauração ecológica
na Mata Atlântica**

Laura Cristina Pantaleão

2020



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E
FLORESTAIS

Efeito dos atributos funcionais de plantas e biomassa acima do solo sobre processos ecossistêmicos do solo em comunidades de restauração ecológica na Mata Atlântica

Laura Cristina Pantaleão

Sob a Orientação do Professor

Dr. Jerônimo Boelsums Barreto Sansevero

e Coorientação do Pesquisador

Dr. Luiz Fernando Duarte de Moraes

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestra em Ciências Ambientais e Florestais**, no Curso de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de Concentração em Conservação da Natureza

Seropédica, RJ

2020

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro Biblioteca
Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada com os dados
fornecidos pelo(a) autor(a)

P197e Pantaleão, Laura Cristina, 1993-
 Efeito dos atributos funcionais de plantas e biomassa
 acima do solo sobre processos ecossistêmicos do solo em
 comunidades de restauração ecológica na Mata Atlântica / Laura
 Cristina Pantaleão. - Seropédica, 2020.

 44 f.: il.

 Orientador: Jerônimo Boelsums Barreto Sansevero.
 Coorientador: Luiz Fernando Duarte de Moraes.

 Dissertação (Mestrado). -- Universidade Federal Rural
 do Rio de Janeiro, Pós Graduação em Ciências Ambientais
 e Florestais, 2020.
 1. Diversidade funcional. 2. community weighted mean. 3.
 modelagem de equações estruturais. I. Boelsums Barreto
 Sansevero, Jerônimo, 1980-, orient.

 II. Duarte de Moraes, Luiz Fernando, 1963-, coorient. III
 Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Pós Graduação
 em Ciências Ambientais e Florestais. IV. Título.

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

This study was financed in part by de Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE FLORESTAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS E
FLORESTAIS

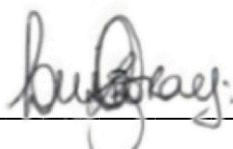
LAURA CRISTINA PANTALEÃO

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestra em Ciências Ambientais e Florestais**, no Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais e Florestais, Área de Concentração em Conservação da Natureza

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 22/07/2020



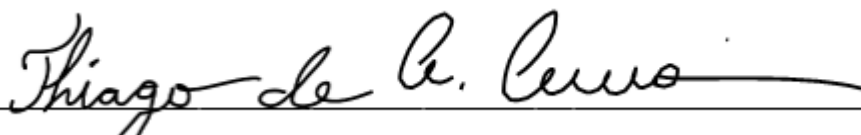
Jerônimo Boelsums Barreto Sansevero. Prof. Dr. UFRRJ
(Orientador)



Luiz Fernando Duarte de Moraes. Dr. Embrapa Agrobiologia
(Coorientador)



Milena Fermina Rosenfield. Dra. INPA



Thiago de Azevedo Amorim. Dr. UFRRJ

DEDICATÓRIA

*Aos meus pais, Maria Aparecida e Valdir.
Ao povo brasileiro, que financiou meus
estudos através de seus impostos.
Dedico*

AGRADECIMENTOS

Um dos maiores aprendizados que pude tirar de toda a trajetória do mestrado é de que nada seria possível de se concretizar sem que houvesse muitas pessoas pelo caminho. Agradeço...

Aos meus pais Maria Aparecida e Valdir que sempre batalharam muito para que eu pudesse prosseguir com os meus estudos e com minha carreira.

Ao meu orientador, Jerônimo Sansevero por todo o conhecimento compartilhado sobre ecologia e restauração, pela ajuda e compreensão em todos os momentos. Por não apavorar os orientados nesse momento catastrófico e por vezes desanimador que a ciência e o meio ambiente estão enfrentando. E claro, pelo café que nunca deixa faltar no laboratório.

Ao meu coorientador, Luiz Fernando Moraes, o precursor dos plantios em Poço das Antas, que nos auxiliou com a história da área, a ajuda com as análises e por todo o conhecimento sobre restauração que compartilha com todos com muita felicidade e prazer.

Ao Adilson Pintor, técnico, mateiro, parobotânico, GPS humano entre outras características pessoais e profissionais que fizeram com que o trabalho de campo fosse mais fácil e divertido.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia Aplicada (LEAp) pela amizade e ajuda fundamental nos campos.

Ao Renato Fernandes, pela ajuda nos campos, no preparo dos materiais e nos trâmites para realizar as análises na Embrapa.

A minha amiga ecóloga, Pamela Moser, pela ajuda com as análises estatísticas, com as dicas acadêmicas e as oportunidades que me deu em conhecer um pouco mais sobre o universo da ecologia funcional. E pela amizade, claro!

Ao Fernando Vieira Cesário, pelas contribuições valiosas e pelo auxílio com os modelos de equações estruturais.

Ao Thiago Amorim, pelas contribuições nas bancas (projeto, defesa final) e por todo conhecimento compartilhado e ajuda desde a época da graduação.

Aos membros da banca de projeto e de defesa final (Fabiano Balieiro, Fernando Cesário, Milena Rosenfield, Thiago Amorim, Pamela Moser) por aceitarem analisar e contribuir com o trabalho.

À Embrapa Agrobiologia, em especial aos profissionais do Laboratório de Leguminosas, Laboratório de Química Agrícola e Laboratório de Ciclagem de Nutrientes pelas análises realizadas.

À Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, pelo ensino público, gratuito e de qualidade.

Ao Programa de Pós Graduação em Ciências Ambientais e Florestais e aos professores pelo aprendizado compartilhado durante o mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

À Reserva Biológica de Poço das Antas e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pelo apoio na pesquisa, pelo alojamento e a Léia, funcionária do alojamento por nos recepcionar sempre com alegria e organização.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram com “isso tudo”, meu muito obrigada! “Sonho que se sonha só é só um sonho que sonha só. Sonho que se sonha junto, é realidade.” Raul Seixas.

RESUMO

PANTALEÃO, Laura C. **Efeito dos atributos funcionais de plantas e biomassa acima do solo sobre processos ecossistêmicos em comunidades de restauração ecológica na Mata Atlântica**. 2020. 45p. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais e Florestais). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2019.

Diante das consequências do desmatamento e da perda de biodiversidade, a demanda por projetos de restauração ecológica se tornou crescente. A técnica de plantio de mudas é uma das mais utilizadas para a restauração ecológica de florestas tropicais, direcionando a sucessão ecológica e contribuindo com a provisão de diversos processos ecossistêmicos. Há uma relação entre os compartimentos acima e abaixo do solo, onde as características da vegetação são importantes para a manutenção da qualidade do solo. Esse estudo avaliou a importância da média ponderada da comunidade, diversidade funcional e biomassa acima do solo nos processos ecossistêmicos do solo em comunidades em restauração ecológica na Mata Atlântica. Essa avaliação permite inferir qual a importância dos diferentes mecanismos que auxiliam na recuperação dos processos ecossistêmicos. O estudo foi conduzido em um experimento *in situ* de plantios de restauração com quatro tratamentos baseados em grupos sucessionais, implantados há 19 anos na Reserva Biológica de Poço das Antas, localizada no município de Silva Jardim, Rio de Janeiro. Foram coletados e mensurados atributos funcionais de 32 espécies, sendo eles: área foliar, área foliar específica, conteúdo de matéria seca da folha, conteúdo de carbono, fósforo e nitrogênio foliar e densidade da madeira. Para a diversidade funcional foram calculadas as seguintes métricas: riqueza funcional, divergência funcional, equabilidade funcional e entropia quadrática de Rao. Os processos ecossistêmicos do solo avaliados foram: carbono, nitrogênio, fósforo, carbono da biomassa microbiana, quociente metabólico e atividade enzimática microbiana. Além disso, foi obtida a biomassa acima do solo dos tratamentos. Os resultados das análises de componentes principais confirmaram que as comunidades de restauração implantadas com diferentes espécies possuem diferenças em relação a média ponderada da comunidade e a diversidade funcional. O tratamento composto por espécies pioneiras apresentou características mais aquisitivas, enquanto o tratamento com espécies clímax, características mais conservativas. Para os processos ecossistêmicos do solo, a média ponderada da comunidade teve efeitos mais importantes do que a diversidade funcional e biomassa acima do solo. Entretanto, a diversidade funcional também apresentou relações importantes com os processos do solo. Para carbono do solo, os três fatores foram fatores importantes, tendo uma relação positiva com área foliar específica e negativa com biomassa acima do solo e equabilidade funcional. Para fósforo no solo, a relação mais importante foi com área foliar específica, seguida pela divergência funcional, as duas positivas. Para a atividade enzimática, área foliar específica e divergência funcional apresentaram uma alta relação negativa com o processo. Para quociente metabólico do solo, a única relação importante foi com fósforo foliar, sendo positiva. Para o carbono da biomassa microbiana houve uma relação forte e negativa com índice da entropia quadrática de Rao, porém mais fraca e positiva com o carbono da biomassa microbiana. Os resultados encontrados demonstram que a média ponderada da comunidade e a diversidade funcional são mais importantes para explicar os processos ecossistêmicos do solo durante o processo de restauração ecológica do que puramente a quantidade de vegetação nas comunidades. Isso demonstra a importância em considerar os atributos funcionais das espécies implantadas em projetos de restauração ecológica em florestas tropicais.

Palavras-chave: diversidade funcional, community weighted mean, modelagem de equações estruturais

ABSTRACT

PANTALEÃO, Laura C. **Effect of plant functional traits and aboveground biomass on ecosystem processes in communities under ecological restoration in the Atlantic Forest.** 2020. 45p. Dissertation (Masters in Environmental and Forest Sciences). Instituto de Florestas, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2019.

Facing the consequences of deforestation and loss of biodiversity, the demand for ecological restoration projects has become increasing. The technique of planting seedlings is one of the most used for the ecological restoration of tropical forests, directing the ecological succession and contributing to the ecosystem processes. There is a relationship between the above and below ground compartments, where the vegetation characteristics are important for the maintenance of soil quality. This study assessed the role of functional composition, functional diversity and aboveground biomass under soil ecosystem processes in communities undergoing ecological restoration in the Atlantic Forest. This assessment allows us to infer the importance of the different mechanisms that assist in the recovery of ecosystem processes. The study was conducted in an ecological restoration experiment composed by four treatments based on succession groups, implemented 19 years ago in the Poço das Antas Biological Reserve, located in the municipality of Silva Jardim, Rio de Janeiro. Functional attributes of the 32 species found were collected and measured: leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, carbon content, phosphorus and leaf nitrogen and wood density. For functional diversity the following metrics were calculated: functional richness, functional divergence, functional equity and quadratic entropy of Rao. The soil ecosystem processes evaluated were: carbon, nitrogen, phosphorus, microbial biomass carbon, metabolic quotient and microbial enzymatic activity. In addition, aboveground biomass was obtained from the treatments. The results of the principal component analyses confirmed that the restoration communities implemented with different species have differences in functional composition and functional diversity. The treatment composed of pioneer species presented more acquisitive characteristics, while the treatment with climax species, more conservative characteristics. For soil ecosystem processes, functional composition had more important effects than functional diversity and above-ground biomass. However, functional diversity also presented important relationships with soil processes. For soil carbon, the three factors were important, having a positive relationship with specific leaf area and negative with aboveground biomass and functional equity. For phosphorus in the soil, the most important relationship was with specific leaf area, followed by functional divergence, both positive. For enzymatic activity, specific foliar area and functional divergence presented a high negative relation with the process. For the metabolic quotient of the soil, the only important relation was positive with foliar phosphorus. For the carbon of microbial biomass there was a strong negative relation with Rao's quadratic entropy index, but weaker and more positive with the carbon of microbial biomass. The findings demonstrate that the functional composition and functional diversity are more important to explain the ecosystem processes of the soil during the ecological restoration process than aboveground biomass. This demonstrates the importance to consider plant the functional traits in ecological restoration projects in the tropical forest.

Keywords: functional diversity, community weighted mean, structural equations modeling

LISTA DE ABREVIACÕES E SÍMBOLOS

AGB- *Aboveground biomass*
All - todos os grupos
APG - *Angiosperm Phylogeny Group*
Aw (Koeppen) - clima tropical com estação seca de Inverno
BMS - biomassa microbiana do solo
C - carbono
C_S - carbono do solo
CBM - carbono da biomassa microbiana
Cl- clímax
CWM - *Community Weighted Mean*
DAP - diâmetro a altura do peito
FD - *Functional Diversity*
FDA - diacetato de fluoresceína
Fdiv - *Functional Divergence*
FEve - *Functional Evenness*
FRich - *Functional richness*
H - altura
IUCN - International Union for Conservation of Nature
LA - *leaf area*
LDMC - *leaf dry matter content*
MEA - *Millennium Ecosystem Assessment*
N - nitrogênio
N_S - nitrogênio do solo
P - fósforo
P_S - fósforo do solo
PCA - *Principal Component Analysis*
pH - potencial hidrogeniônico
Pi - pioneiras
qCO₂ - quociente metabólico
RBPA - Reserva Biológica de Poço das Antas
RBS - respiração basal do solo
Se - secundárias
SEM - *Structural Equation Modelling*
SER - *Society for Ecological Restoration*
SLA - *specific leaf area*
WD - wood density
 x^2 - qui-quadrado
 β - coeficiente de caminho padronizado
 ρ - densidade específica da madeira

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Modelo conceitual utilizado para testar os efeitos positivos ou negativos dos atributos funcionais e da biomassa acima do solo sobre os processos ecossistêmicos do solo. (1) Efeito da biomassa acima do solo sobre os processos ecossistêmicos do solo4
- Figura 2.** Mapa de localização da Reserva Biológica Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. Fonte: Coelho, 2019. 10
- Figura 3.** Distribuição das parcelas (sem escalas) nos modelos de restauração ecológica baseados em estágios sucessionais implantados na Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Esquema dos tratamentos de plantios nas áreas de 30 x 30m, de alocação das parcelas (20 x 20m) e subparcelas (10 m x 10m) para amostragem da vegetação, coleta de atributos funcionais e coleta de solos.. 13
- Figura 4.** Análises de Componentes Principais para as 16 parcelas amostradas nos plantios de restauração ecológica, na Mata Atlântica do sudeste do Brasil..... 18
- Figura 5.** Modelos de equação estrutural selecionados para cada processo ecossistêmico do solo em plantios de espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneiras, secundárias e clímax) na Mata Atlântica, sudeste do Brasil.....20

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1 Restauração ecológica.....	4
2.2 Atributos funcionais de plantas.....	5
2.4 Processos ecossistêmicos dos solos	6
2.4.1 Carbono da biomassa microbiana (CBM)	6
2.4.2 Respiração basal do solo (RBS) e quociente metabólico (qCO_2)	7
2.4.3 Atividade enzimática microbiana	7
2.4.4 Carbono (C) do solo	8
2.4.5 Nitrogênio (N) do solo	9
2.4.6 Fósforo (P)	9
3. MATERIAL E MÉTODOS	9
3.1 Área de estudo	9
3.2 Amostragem da vegetação e seleção das áreas para coleta de atributos funcionais	11
3.3 Seleção das espécies, coleta e medição dos atributos funcionais	13
3.4. Biomassa acima do solo.....	15
3.4 Coleta e análises de solo	15
3.5 Análise dos dados	15
4. Resultados	16
5. Discussão	21
5.1 Composição e diversidade funcional entre os tratamentos	21
5.2 Relações entre atributos funcionais, biomassa acima do solo e processos ecossistêmicos do solo.....	22
6. Conclusões	25
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27
8. ANEXOS	36
Anexo A - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento de espécies pioneiras (Pi)	37
Anexo B - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento de espécies secundárias (Se)	37
Anexo C - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento de espécies clímax (Cl).....	38
Anexo D - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento com espécies de todos os grupos (All).....	38
Anexo E – Biomassa acima do solo por parcela.....	39

Anexo F – Métricas de diversidade funcional por parcela	40
Anexo G – Valores do Community Weighted Mean (CWM) por parcela.	40
Anexo H - Valores do Community Weighted Mean (CWM) por espécie (Continua)	42
Anexo H - Valores do Community Weighted Mean (CWM) por espécie (Continuação)....	43

1. INTRODUÇÃO

A fragmentação florestal resulta em perda de habitats e no isolamento dos remanescentes florestais, tornando-se uma das maiores ameaças para a biodiversidade (MAGNAGO et al., 2014; SCHEFFER et al., 2001). Suas consequências são danosas para as sociedades porque as florestas provêm uma série de serviços ecossistêmicos como a manutenção da fertilidade do solo, a polinização de culturas agrícolas e a melhoria das condições microclimáticas (MEA, 2005). Além disso, a biodiversidade também tem importância nos processos ecossistêmicos, que são definidos como os fluxos de matéria e energia através do tempo e espaço que envolvem interações entre os componentes bióticos e abióticos e que possibilitam a geração dos serviços ecossistêmicos (REISS et al., 2009). Diante do cenário de degradação ambiental, o aumento da cobertura florestal através de projetos de restauração ecológica tornou-se de grande importância para a conservação da biodiversidade, geração de processos e serviços ecossistêmicos (BRANCALION et al., 2012; RODRIGUES et al., 2009). A preocupação crescente com a degradação dos ecossistemas resultou na mobilização de líderes internacionais e na criação de metas ambiciosas de restauração ecológica (SUDING et al., 2015). Dessa forma, surgiram iniciativas como o *Bonn Challenge*, que declarou intenção em restaurar 150 milhões de hectares de áreas degradadas até 2020 e a Declaração de Nova Iorque sobre florestas que tem como objetivo restaurar 350 milhões de hectares de florestas até 2030 (SUDING et al., 2015). Além disso, muitos países organizaram planos nacionais para a restauração ecológica de áreas degradadas e políticas para integrar as estratégias de restauração com as agendas de conservação e desenvolvimento sustentável (MURCIA et al., 2016). No Brasil, com a implementação da Lei nº 12.561/2012, estima-se que cerca de 21 milhões de hectares devem ser restaurados em todo o país (SOARES-FILHO et al., 2014). Na Mata Atlântica, bioma mais ameaçado do Brasil, a restauração ecológica é importante pois resulta em benefícios substanciais para a conservação da biodiversidade, provisão de serviços ecossistêmicos e na mitigação das mudanças climáticas (STRASSBURG et al., 2019).

O plantio de espécies arbóreas nativas é uma das principais técnicas empregadas na restauração ecológica de florestas tropicais (HOLL; AIDE, 2011; LAMB; ERSKINE; PARROTTA, 2005). Essa técnica contribui com o aumento da biodiversidade, provisão de serviços ecossistêmicos, quebra barreiras que impedem a regeneração, catalisando a regeneração natural e facilitando o reestabelecimento dos processos ecossistêmicos, como a ciclagem de nutrientes (MENDES et al., 2018; PARROTTA; TURNBULL; JONES, 1997; SANSEVERO et al., 2011). Para um plantio obter um bom desenvolvimento e alcançar seus objetivos, o planejamento é uma etapa fundamental e importante do projeto, pois a escolha das espécies que serão utilizadas possui grandes implicações no sucesso dos plantios (DE SOUZA; BATISTA, 2004; PARROTTA; KNOWLES, 2001; ZAHAWI et al., 2013). Entretanto, há um debate entre os ecólogos que trabalham com restauração ecológica em relação ao número mínimo de espécies e/ou grupos funcionais que devem ser utilizados nos projetos de restauração de forma que os processos ecossistêmicos possam ser reestabelecidos. Além disso, os debates também acontecem no sentido de entender qual a importância da biodiversidade para os processos ecossistêmicos (ARONSON et al., 2011). Um grupo defende que deve haver um número mínimo de espécies nativas e uma proporção exata de grupos sucessionais a serem plantados (BRANCALION et al., 2010). O outro grupo aborda que não há uma única norma e metodologia para padronizar os projetos de restauração e que a riqueza de espécies pode não ser o principal fator impulsionador da biodiversidade, estrutura e processos (ARONSON et al., 2011). Buscando entender os fatores que mais contribuem com a recuperação e com os processos nos ecossistemas, Naeem e Li (1997) sugerem que a diversidade vegetal é o principal na produção de biomassa e recuperação dos ecossistemas, enquanto Grime (1998) indica que

os atributos funcionais das espécies vegetais dominantes em uma área são os mais importantes na recuperação e produção primária dos ecossistemas (FINEGAN et al., 2014; LI et al., 2017; OLIVEIRA; MARQUES; MARQUES, 2019; ROSENFELD; MÜLLER, 2017, 2019; RUIZ-JAEN; POTVIN, 2011; SMART et al., 2017).

Os atributos funcionais são características morfológicas, fisiológicas, ou fenológicas que podem ser medidas em nível de indivíduo e que estão associados a a aquisição e utilização de recursos para crescimento, sobrevivência e reprodução, e que deste modo impactam diretamente a aptidão do organismo (VIOLLE et al., 2007). Os atributos funcionais podem ser distinguidos de duas maneiras para auxiliar no entendimento sobre os processos ecossistêmicos: através da diversidade funcional e da média ponderada da comunidade. Os índices de diversidade funcional (*Functional Diversity* – FD) descreve a distribuição das espécies no espaço funcional, dando uma ideia da amplitude do uso dos recursos e pode ser representada através de diversas métricas (Rao, equabilidade funcional, dispersão funcional, riqueza funcional, divergência funcional) (MASON et al., 2005; VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). O efeito da FD sobre os processos ecossistêmicos está mais associado ao mecanismo conhecido como complementariedade de nicho, onde o incremento de espécies aumenta a diferença de características na comunidade, diminuindo a competição interespecífica devido a partição de nicho (TILMAN, 1999; TILMAN et al., 1997). Dessa forma, as espécies têm um efeito maior no funcionamento do ecossistema, permitindo que mais processos ecossistêmicos ocorram na comunidade. A média ponderada da comunidade, representada pela média ponderada da comunidade (*Community Weighted Mean* – CWM) descreve o traço dominante da comunidade, ponderado pela abundância das espécies, dando uma ideia da estratégia funcional da comunidade (DÍAZ E CABIDO, 2001, VIOLLE, 2007). O efeito da média ponderada da comunidade sobre os processos ecossistêmicos está mais associado com mecanismo do efeito da razão de massa, onde os processos ecossistêmicos serão direcionados pelos atributos funcionais das espécies mais abundantes na comunidade (GRIME, 1998). Além da complementariedade de nicho e do efeito da razão de massa, os processos ecossistêmicos também podem ser direcionados pela quantidade da vegetação, como observado por Lohbeck et al., (2015), na floresta tropical do México, onde a biomassa acima do solo foi mais importante do que a diversidade e média ponderada da comunidade para explicar processos ecossistêmicos. Esse efeito da quantidade de vegetação sobre os processos ecossistêmicos é também conhecido como hipótese *green soup* (FINEGAN et al., 2014).

Os processos ecossistêmicos são reconhecidos como importantes indicadores no monitoramento da restauração ecológica (e.g. fixação de carbono pelas árvores, acúmulo de serapilheira no solo, atividade das enzimas do solo) (ANDREASEN et al., 2001). A velocidade em que os processos ecossistêmicos ocorrem em uma área em processo de restauração ecológica pode indicar uma recuperação mais rápida ou mais lenta do ecossistema (LU et al., 2003). Dessa forma, os ecossistemas florestais são sustentados por meio de uma relação entre solo e vegetação, onde diversos processos ecossistêmicos ocorrem (GIL-SOTRES et al., 2005). A qualidade de um solo é determinada por processos físicos, químicos e biológicos do solo dentro de restrições do clima e do ecossistema e pode ser afetada pelo manejo e uso da terra (DORAN; ZEISS, 2000). Esses processos também são considerados potenciais indicadores para avaliação da recuperação da qualidade do solo em áreas em processo restauração ecológica (MORAES; CAMPELLO; FRANCO, 2010). Além do pouco conhecimento sobre a relação dos atributos funcionais de plantas com os processos ecossistêmicos, ainda há uma lacuna no conhecimento sobre a relação entre a vegetação e o solo e como monitorar solos em áreas de restauração ecológica de florestas tropicais (MENDES et al., 2019). Recentemente, alguns estudos vêm apontando a importância dos atributos funcionais para a provisão de processos ecossistêmicos em áreas de restauração ecológica (CARDINALE; NELSON; PALMER, 2000; GUIMARÃES et al., 2018; PYWELL et al., 2003; ROSENFELD; MÜLLER, 2018).

Entretanto, ainda há uma ausência de experimentos de longo prazo, dificultando a melhor compreensão dessa relação.

Esse estudo avaliou a relação da média ponderada da comunidade, da diversidade funcional e da biomassa acima do solo sobre os processos ecossistêmicos do solo em comunidades em restauração ecológica na Mata Atlântica, floresta tropical no sudeste do Brasil. Partiu-se da premissa que os processos ecossistêmicos do solo são influenciados pelas relações estabelecidas com a vegetação acima do solo, principalmente a partir do processo de decomposição, quando o material entra em senescência e se deposita no solo florestal. Nesse sentido, os processos ecossistêmicos do solo tendem a ser mais influenciados pelas características funcionais dominantes na comunidade (relacionadas com a qualidade do material) e menos afetados pela diversidade funcional e quantidade de vegetação (HÄTTENSCHWILER; FROMIN; BARANTAL, 2011; RICOTTA; MORETTI, 2011).

A pergunta que se quer investigar é: Qual a importância da média ponderada da comunidade (CWM), da diversidade funcional e da biomassa acima do solo sobre os processos ecossistêmicos do solo? Nesse trabalho, entende-se como processos ecossistêmicos do solo os atributos e processos que possibilitam a manutenção e qualidade do solo em ecossistemas florestais. A alteração de um desses processos ecossistêmicos ou em um conjunto pode implicar em alterações na qualidade do solo e conseqüentemente no desenvolvimento das espécies florestais no ecossistema.

Dessa forma, o objetivo geral do estudo foi avaliar a relação entre os compartimentos acima e abaixo do solo, em um experimento de restauração em que os tratamentos consistiam no plantio de espécies arbóreas nativas em distintas combinações de grupos ecológicos (sensu Budowski). Os objetivos específicos foram: (1) analisar a relação entre tratamentos com espécies de diferentes estágios sucessionais com os atributos funcionais; (2) analisar a relação entre tratamentos com espécies de diferentes estágios sucessionais com os processos ecossistêmicos do solo; (3) testar a relação dos atributos funcionais (média ponderada da comunidade e diversidade funcional) e da biomassa acima do solo com os processos ecossistêmicos do solo. Foram analisados seis processos ecossistêmicos do solo: carbono da biomassa microbiana – CBM; atividade enzimática microbiana através da hidrólise do diacetato de fluoresceína – FDA; coeficiente metabólico do solo – qCO_2 ; carbono do solo – C_S; nitrogênio do solo – N_S; e fósforo do solo – P_S. Para realizar uma análise integrada entre essas variáveis e a biomassa acima do solo foram utilizadas as métricas de Diversidade funcional (Riqueza funcional – FRich; Divergência funcional – FDiv; entropia de Rao; Equabilidade funcional – FEve), a média ponderada pela abundância (*Community weighted mean* – CWM) em modelos de equações estruturais, como mostra o modelo conceitual estabelecido (Fig. 1).

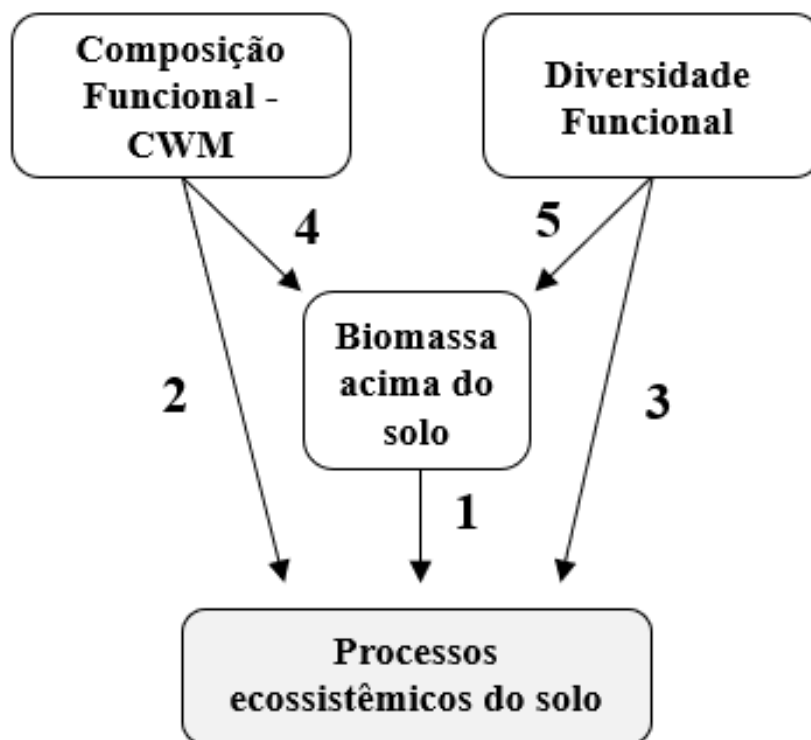


Figura 1. Modelo conceitual utilizado para testar os efeitos positivos ou negativos dos atributos funcionais e da biomassa acima do solo sobre os processos ecossistêmicos do solo. (1) Efeito da biomassa acima do solo sobre os processos ecossistêmicos do solo – Hipótese da quantidade de vegetação ou *green soup* (FINEGAN et al., 2014; LOHBECK et al. 2015). (2) Efeito da média ponderada da comunidade sobre os processos ecossistêmicos do solo – Hipótese da razão de massa (GRIME, 1998). (3) Efeito da diversidade funcional sobre os processos ecossistêmicos do solo – Hipótese da Complementaridade de nicho (TILMAN, 1999). (4) Efeito da média ponderada da comunidade sobre a biomassa acima do solo. (5) Efeito da diversidade funcional sobre a biomassa acima do solo.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Restauração ecológica

A restauração ecológica é o processo que auxilia a recuperação de um ecossistema que foi degradado, impactado ou destruído (SER, 2004). No longo prazo, as diversas técnicas que podem ser empregadas na restauração devem contribuir com o restabelecimento dos processos ecossistêmicos e da estrutura da vegetação, tornando-a semelhante ao o que ocorria anteriormente ou a uma área de referência (SER, 2004). Além disso, a área restaurada deve se manter ecologicamente sustentável. A sustentabilidade ecológica é alcançada quando a biodiversidade e os processos ecossistêmicos podem se manter continuamente, sem a necessidade de manejo ou intervenção (ARONSON et al., 2011). A regeneração natural, a ciclagem de nutrientes (ARONSON; OVALLE; AVENDANO, 1993), a presença de fauna e de agentes polinizadores (LOMOV et al., 2006) e a biodiversidade (SER, 2004) são exemplos dos

inúmeros indicadores que podem ser avaliados nas áreas em processo de restauração. Alguns estudos que não abordam processos ecossistêmicos assumem que o restabelecimento da riqueza de espécies e da estrutura da vegetação são capazes de promover a restauração dos processos (RUIZ-JAEN; AIDE, 2005). Entretanto, os processos podem não ser restabelecidos ao mesmo tempo que a restauração da vegetação (MATZEK; WARREN; FISHER, 2016; ROSENFELD; MÜLLER, 2018).

Para os projetos de restauração baseados no plantio de mudas, a escolha das espécies que serão introduzidas é uma etapa fundamental. Preferencialmente, as espécies devem possuir atributos que sejam capazes de restabelecer também os processos do ecossistema. Nesse sentido, muitos plantios são baseados em modelos sucessionais, de forma que a distribuição de mudas no campo otimize o potencial das espécies na colonização de clareiras, conforme o grupo ecológico a que pertencem, considerando o papel das espécies na sucessão (BUDOWSKI, 1965; KAGEYAMA; CASTRO, 1989). Os modelos sucessionais de plantios podem elevar o armazenamento de carbono e nitrogênio e a taxa de ciclagem de nutrientes, aumentando a eficiência no aproveitamento desses nutrientes pela capacidade diferenciada das espécies em explorar diferentes camadas do solo (HÜTTL; SCHNEIDER, 1998). Os atributos funcionais das espécies podem auxiliar na seleção de plantas para programas de restauração que visem a alguns processos ecossistêmicos específicos (LAUGHLIN, 2014; OSTERTAG et al., 2015; ROSENFELD; MÜLLER, 2018). Sendo assim, para a restauração ecológica alcançar seu sucesso, é necessário compreender as interações que ocorrem nos ecossistemas e avaliar a história de vida das espécies, seus atributos vegetativos e reprodutivos (RIBEIRO; SCHIAVINI 1998), além de um bom planejamento e monitoramento constante (WORTLEY; HERO; HOWES, 2013).

2.2 Atributos funcionais de plantas

Os atributos funcionais são características morfológicas, fisiológicas, fenológicas ou químicas que são medidas nos indivíduos, populações ou comunidades (VIOLLE et al., 2007). Esses atributos podem determinar como as espécies respondem a distúrbios ambientais, afetam outros níveis tróficos e influenciam as propriedades do ecossistema (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Há duas classificações sugeridas para os atributos: atributos de resposta ou atributos de efeito (LAVOREL; GARNIER, 2002). Os atributos de resposta são aqueles que correspondem a uma resposta às condições do ambiente, como por exemplo, a variação de determinados atributos (e.g. densidade da madeira, área foliar) devido a eventos de inundação (MOSER et al., 2019). Já os atributos de efeito são aqueles que influenciam nas condições do ambiente ou nos processos ecossistêmicos, como por exemplo, atributos que podem acelerar a taxa de decomposição da serapilheira (e.g. alta área foliar específica) (OLIVEIRA; MARQUES; MARQUES, 2019; PETCHEY; GASTON, 2006; ROSENFELD; MÜLLER, 2018). Um mesmo atributo pode ser considerado de efeito ou de resposta, dependendo da pergunta a ser investigada. Na restauração ecológica, os atributos de efeito são importantes para a recuperação do ecossistema devido às suas relações com os processos ecossistêmicos (ROSENFELD; MÜLLER, 2018).

Os processos ecossistêmicos podem ser influenciados pela combinação das características de diferentes espécies presentes no ecossistema (CARDINALE; NELSON; PALMER, 2000). De acordo com Díaz e Cabido (2001), os efeitos dos atributos funcionais das plantas (composição e diversidade funcional) são preponderantes nos processos ecossistêmicos em comparação à riqueza de espécies. Os atributos funcionais capturam dimensões chave da biodiversidade de uma maneira simplificada, abrangente e preditiva (PODGAISKI; JR;

PILLAR, 2011) e têm sido incorporados a modelos das funções ecossistêmicas com intuito de refletir alterações pontuais na comunidade (WILLIAMS et al., 2010). Dessa forma, os atributos funcionais podem auxiliar na seleção de plantas para programas de restauração (ROSENFELD; MÜLLER, 2018).

Diversos atributos têm sido propostos como bons preditores do funcionamento dos ecossistemas (e.g. concentração de nitrogênio e fósforo da folha influenciando a taxa de decomposição da serapilheira). A densidade da madeira e os atributos foliares têm sido os mais utilizados em ecologia funcional (BARALOTO et al., 2010; WRIGHT et al., 2004), devido às respostas indiretas às diferentes questões ecológicas que esses atributos permitem analisar (MOSEER et al., 2019). Porém, a seleção de atributos não é uma tarefa tão simples, visto que o papel desempenhado pelo atributo pode variar em relação as condições ambientais, do tempo e do espaço (VIOLLE et al., 2007).

Os atributos funcionais possuem um gradiente de estratégias de aquisição e uso de recursos, podendo ser mais aquisitiva ou mais conservativa. As espécies vegetais com estratégia aquisitiva apresentam folhas com alta capacidade fotossintética, crescimento rápido e vida útil curta (WRIGHT et al., 2004). Já as espécies com estratégia conservativa, investem mais na proteção dos tecidos, têm baixa capacidade fotossintética e vida útil longa (DÍAZ; CABIDO, 2001; WRIGHT et al., 2004). As características da madeira também estão no espectro aquisitivo-conservativo. Espécies com densidade de madeira baixa estão associadas com a característica aquisitiva, enquanto espécies com densidade da madeira baixa são associadas com características conservativas (CHAVE et al., 2009).

2.4 Processos ecossistêmicos dos solos

Processos ecossistêmicos são definidos como fluxos de matéria e energia no tempo e no espaço, possibilitando o funcionamento e a manutenção do ecossistema através das interações entre as espécies e o meio biótico e abiótico (MEA, 2005; REISS et al., 2009). Os benefícios que os seres humanos obtêm dos ecossistemas, por exemplo, o controle de processos erosivos e a fertilidade do solo são os serviços ecossistêmicos, que são gerados a partir dos processos ecossistêmicos (MEA 2005). Além da vegetação, os processos ecossistêmicos também são influenciados por outros fatores, como as características climáticas do ambiente (NORDEN et al., 2015; WEEDON et al., 2009). No solo, são inúmeros os processos ecossistêmicos químicos, físicos e biológicos que ocorrem, por exemplo: infiltração, umidade, conteúdo de matéria orgânica, diversidade microbiana, decomposição e diversidade de fungos (LOHBECK et al., 2015; ROSENFELD; MÜLLER, 2019; WEEDON et al., 2009). Os processos que ocorrem no solo são importantes, pois a qualidade de um solo está relacionada com os diversos processos que ocorrem.

2.4.1 Carbono da biomassa microbiana (CBM)

A biomassa microbiana do solo (BMS) é a parte da matéria orgânica do solo constituída por organismos vivos com volume entre 5 e 10 mm³ (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006), sendo considerada o compartimento central do ciclo do carbono. A BMS funciona como um reservatório de nutrientes nos solos, com papel fundamental na decomposição, ciclagem de nutrientes e fluxo de energia do solo (LI et al., 2002). A atividade microbiana é regulada pela

adição de serapilheira, (RUAN et al., 2004). Dessa forma, a BMS apresenta forte correlação com a matéria orgânica do solo (WARDLE, 1992).

O carbono contido na biomassa microbiana (CBM) é o destino inicial do carbono em transformação no solo. Ele funciona como energia armazenada para processos microbianos e apresenta respostas rápidas a alterações no solo e na matéria orgânica (DICK; BREAKWELL; TURCO, 1996). O conhecimento do CBM se torna importante para a conservação da matéria orgânica do solo e monitoramento de áreas sob influência antrópica, servindo como sensível indicador de alterações provocadas no ambiente. As determinações do CBM são importantes para avaliar o tamanho do reservatório mais ativo e dinâmico da matéria orgânica do solo (OLIVEIRA; MENDES; VIVALDI, 2001). Há uma relação entre CBM e o carbono orgânico do solo, pois os dois refletem processos relacionados a adições e transformações da matéria orgânica, sendo bons indicadores da qualidade do solo em florestas (EATON, 2001).

2.4.2 Respiração basal do solo (RBS) e quociente metabólico (qCO_2)

A respiração basal representa o CO_2 produzido pela biomassa microbiana nos processos de decomposição e mineralização da matéria orgânica presente no solo (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006). É resultante de vários processos que ocorrem na serapilheira, superfície e camadas mais profundas do solo, sendo influenciada pela temperatura, umidade, pH, qualidade e quantidade de matéria orgânica e pela respiração das raízes e dos microrganismos (ORCHAD; COOK, 1983). A avaliação da respiração basal demonstra que a atividade microbiana é diferenciada de acordo com os usos da terra (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006).

Devido a possíveis interpretações equivocadas sobre os resultados da respiração basal, é importante considerá-la em relação a biomassa microbiana, representada pelo quociente metabólico (qCO_2). O qCO_2 é a razão entre a RBS por unidade de massa microbiana e tempo. Esse atributo avalia a energia necessária para a manutenção da atividade metabólica em relação à energia utilizada para síntese de biomassa. Em síntese, pode ser considerado como a eficiência microbiana. Quando a biomassa microbiana se torna mais eficiente na utilização dos recursos, menos CO_2 é perdido pela respiração, e maior proporção de carbono é incorporada aos tecidos microbianos (SILVA; AZEVEDO; DE-POLLI, 2007). O qCO_2 elevado indica que há um maior gasto de energia para a manutenção da comunidade microbiana, possivelmente por causa de condições estressantes, onde os microrganismos necessitam consumir mais substrato para sua sobrevivência (CARBONE CARNEIRO et al., 2008). Áreas em estágios avançados e que têm condições mais equilibradas e menos estressantes geralmente apresentam baixos valores de qCO_2 (TRAUTE-HEIDI; DOMSCH, 1990).

Além da atividade microbiana, o tipo de floresta, a atividade humana, os estágios sucessionais, as mudanças na composição das espécies e a qualidade da serapilheira também afetam RBS e o qCO_2 (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006). Dessa forma, as análises de RBS e qCO_2 são imprescindíveis para o estudo dos solos envolvendo as atividades biológicas, material orgânico em decomposição e quantidade de biomassa microbiana.

2.4.3 Atividade enzimática microbiana

Os microrganismos constituem a maior fonte de enzimas do solo. (QUILCHANO; MARAÑÓN, 2002). A atividade enzimática no solo catalisa inúmeras reações necessárias ao ciclo de vida dos microrganismos, na decomposição de resíduos orgânicos durante o ciclo de

nutrientes, na formação da matéria orgânica e estrutura do solo e nas inúmeras transformações mediadas pela biomassa microbiana. Dessa forma, a quantificação da atividade enzimática do solo indica alterações nos processos metabólicos (DICK; BREAKWELL; TURCO, 1996). A atividade enzimática também fornece informações sobre mecanismos de sensibilidade microbiana ao carbono e nitrogênio. As enzimas responsáveis pela aquisição de carbono, nitrogênio e fósforo são as enzimas hidrolíticas. Enzimas oxidativas são aquelas que degradam compostos recalcitrantes, como a lignina, para a aquisição de nutrientes (TIEMANN; BILLINGS, 2011). A atividade enzimática possui as características de i) ser relacionada com a matéria orgânica, com as propriedades físicas e com a atividade da biomassa microbiana, ii) ser um indicador de mudanças na qualidade do solo; iii) envolver metodologia simplificadas (DICK; BREAKWELL; TURCO, 1996).

A hidrólise do diacetato de fluoresceína (FDA) é um dos métodos que mede as atividades enzimáticas microbianas. Enzimas como esterases, lipases e proteases, responsáveis por decompor muitos tipos de tecidos, são abundantes no solo e têm capacidade de catalisar a hidrólise de FDA. O FDA reflete a atividade oxidativa da microbiota do solo e pode ser um bom indicador da atividade microbiana ativa (GARCIA; HERNANDEZ; COSTA, 1997). A variação na composição da matéria orgânica pode estimular a proliferação de microrganismos (PRIMAVESI, 2002), o que pode resultar em alterações na atividade enzimática. Silva et al. 2004, em um estudo conduzido em áreas de restauração na Mata Atlântica, encontraram maiores valores de FDA para os tratamentos que tiveram plantio de espécies nativas. A maior atividade enzimática encontrada nas áreas que continham espécies nativas justifica-se pelo acúmulo de matéria orgânica no solo e pela maior riqueza de espécies comparada aos outros plantios. Nesse sentido, áreas restauradas com espécies nativas tendem a apresentar atividade enzimática próxima às de solo de matas nativas (GODOI, 2001).

Dessa forma, a avaliação da atividade enzimática do solo é capaz de detectar alterações nos solos pelo uso, manejo ou outras influências antrópicas. O método de FDA é um bom indicador da qualidade de solos em áreas de restauração, em especial em áreas restauradas com espécies nativas (SILVA; SIQUEIRA; COSTA, 2004). Esse método correlaciona-se bem com medições de biomassa e incorporação de carbono e quando analisado juntamente com outros atributos biológicos do solo pode indicar o estágio de recuperação de áreas degradadas (MIDORI et al., 2015).

2.4.4 Carbono (C) do solo

O solo é considerado a maior e mais estável reserva de carbono (C) (LHUO, ZHOU 2006), sendo capaz de fixar esse elemento de forma mais estável do que a biomassa vegetal (LAL et al., 2007; PAIXÃO et al., 2006). A taxa de entrada de C no solo está relacionada com o clima, cobertura vegetal, composição das espécies acima do solo e tipo de uso do solo (Jones et al. 2004). A matéria orgânica, quando depositada no solo é decomposta e parte é incorporada pelo solo ou é devolvida como CO₂ para a atmosfera (PRIMAVESI, 2002) As mudanças no uso do solo têm impactos sobre o equilíbrio entre entrada e saída de C, portanto, o solo pode se comportar como uma fonte ou sumidouro de C. Dependendo do seu uso, as perdas de C do solo podem variar de 25 a 75% (LUTZOW et al., 2006), influenciando na concentração atmosférica de CO₂. O desmatamento é prejudicial ao carbono do solo, visto que diminui a deposição de matéria orgânica (LAGANIÈRE; ANGERS; PARÉ, 2010). Dessa forma, a restauração ecológica traz benefícios para o ecossistema como aporte de matéria orgânica, carbono orgânico e nutrientes ao solo (CAMPANHA et al., 2008).

2.4.5 Nitrogênio (N) do solo

O nitrogênio (N) é um nutriente fundamental no sistema solo-planta e está associado positivamente ao ciclo do carbono no solo (ALBERTI et al., 2015). A deposição de gases atmosféricos, de resíduos de animais, precipitação ou por meio da fixação biológica, realizada por bactérias associadas as raízes das plantas ou aquelas livres no solo são as formas de entrada de N no solo (CHAPÍN; MATSON; MOONEY, 2002). A microbiota presente no solo é importante no processo, pois ela que realiza a mineralização do N e o torna disponível para as plantas (MARY et al., 1996).

O N, assim como o C, também está relacionado diretamente com as condições climáticas e fatores do solo (FERNÁNDEZ et al., 2008). O desmatamento e o manejo inadequado do solo representam uma forma de saída de N do solo (TRIVELIN et al., 2002). Nesse sentido, a vegetação, além de contribuir com a entrada de N, evita que o elemento seja perdido (EBELHAR; FRYE; BLEVINS, 1984). As características físicas, químicas e biológicas do solo, junto com a matéria orgânica regulam os teores e formas de N no solo (KÖGEL-KNABNER et al., 2008). O fósforo tem relação com o nitrogênio, pois quando o conteúdo de fósforo é baixo, a maior parte do nitrogênio não pode ser usado e se perde, ocorrendo uma deficiência de nitrogênio (QUESADA et al., 2010).

2.4.6 Fósforo (P)

O fósforo (P) é um elemento pouco móvel e limitado na maioria dos solos de florestas tropicais. É importante para o crescimento radicular em profundidade e na maioria dos processos metabólicos das plantas (SORREANO; RODRIGUES; BOARETTO, 2012). A maior ciclagem de C e de nutrientes em florestas naturais condicionam maior acúmulo de P orgânico em comparação com outras coberturas (CUNHA et al., 2007). Dessa forma, ecossistemas florestais são capazes de manter a disponibilidade de P para as plantas (LEHMANN et al., 2001; SZOTT; MELENDEZ, 2001).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica Poço das Antas (RBPA), localizada no município de Silva Jardim, estado do Rio de Janeiro (22°32'17''S, 42°16'50''W) (Figura 2). A área da RBPA localiza-se na bacia hidrográfica do Rio São João. O clima da região é classificado como Aw (Koeppen) com temperatura média de 22,8°C e precipitação média de 1.900 mm/ano com uma estação seca no inverno e chuvosa no verão (LIMA et al., 2006). O relevo apresenta planícies costeiras sujeitas a alagamentos permanentes ou periódicos e no geral é composto por morros que não ultrapassam 200 metros de altitude. Os solos da RBPA são predominantemente os argissolos, cambissolos, gleissolos, neossolos flúvicos e organossolos (TAKIZAWA 1995).

Reserva Biológica Poço das Antas - Município de Silva Jardim / RJ

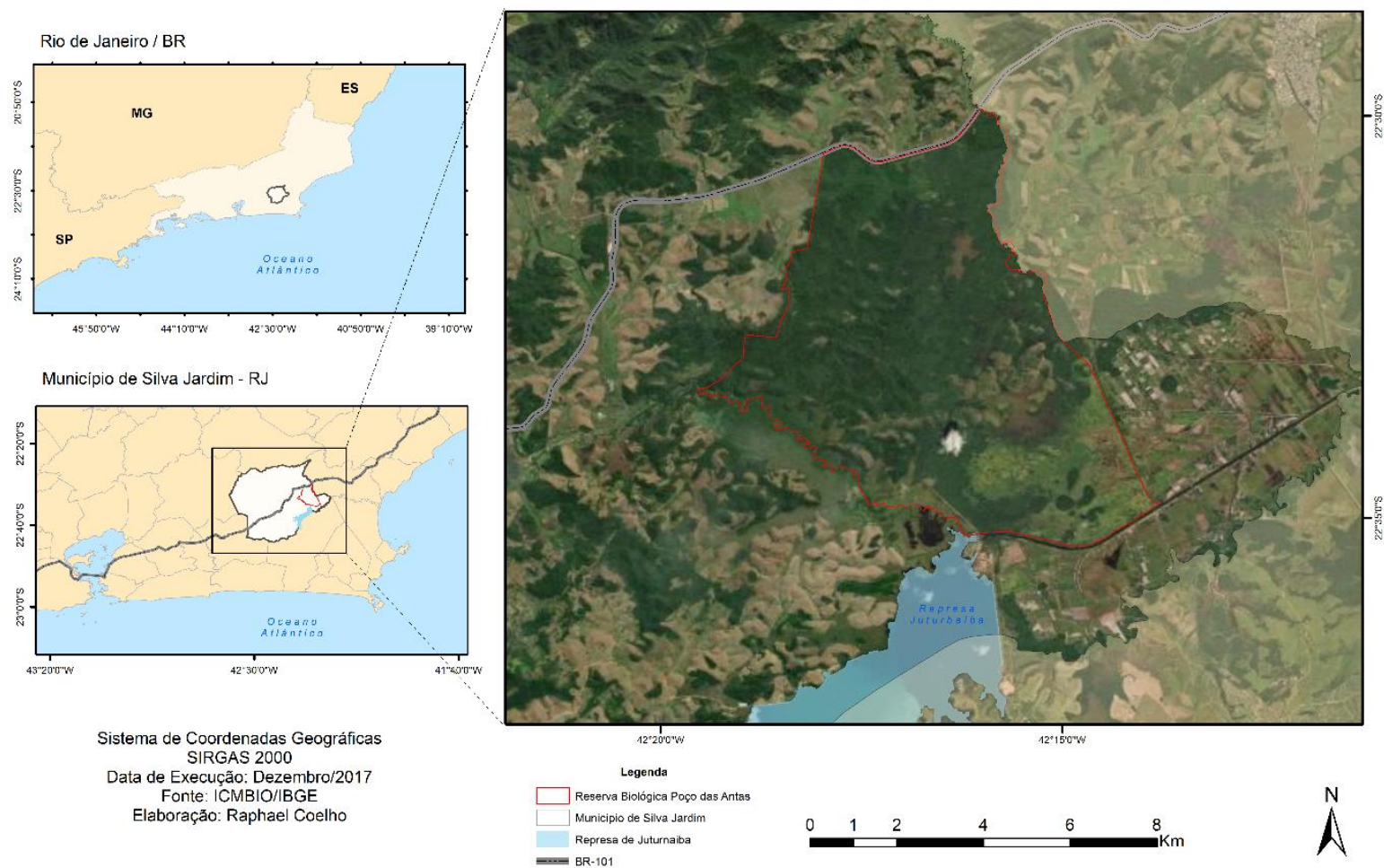


Figura 2. Mapa de localização da Reserva Biológica Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. Fonte: Coelho, 2019.

A RBPA foi criada pelo Decreto Federal nº 76.564 de 11 de março de 1974 e teve seus limites ampliados em 1975, possuindo 5.160 hectares. Originalmente, a RBPA era coberta predominantemente pela floresta ombrófila densa (LIMA et al., 2006; SCARANO; CATTÂNIO; CRAWFORD, 1994). Entretanto, extensas áreas foram desmatadas e substituídas por pastagens e outras culturas agrícolas. Devido ao histórico do uso do solo, atualmente na região há um mosaico de florestas em diferentes estágios sucessionais (LIMA et al. 2006; SANSEVERO 2008; SANCHEZ-TAPIA 2011). Os fragmentos florestais presentes nos limites da reserva são importantes por serem remanescentes de habitat do primata *Leontopithecus rosalia* L., o mico-leão-dourado, espécie endêmica da Mata Atlântica de baixada do Rio de Janeiro e ameaçada de extinção (*sensu* IUCN) (IUCN, 2007, KLEIMAN; RYLANDS, 2002). A RBPA conta com áreas em que foram realizados plantios de restauração ecológica com o objetivo de testar modelos de restauração. Esses plantios tiveram início no ano de 1994 através do Projeto Revegetação (Programa Mata Atlântica / Instituto de Pesquisas Jardim Botânico), contribuindo assim para o aumento da cobertura florestal nos limites da RBPA (MORAES et al., 2006).

3.2 Amostragem da vegetação e seleção das áreas para coleta de atributos funcionais

O estudo foi conduzido em uma área de plantios do Projeto Revegetação, implantado no ano de 2000, a fim de testar modelos sucessionais. Desde a implantação à época da amostragem, os plantios tinham 19 anos. As espécies introduzidas foram em combinações distintas de grupos sucessionais, *sensu* Budowski (1965) (pioneira, secundária inicial, secundária tardia, clímax). O delineamento experimental utilizado foi o quadrado latino (6 x 6), com a distribuição de seis tratamentos dispostos em seis faixas, somando 36 parcelas com dimensões de 30 x 30 m cada. O espaçamento utilizado para o plantio das mudas foi de 2 x 2 m, totalizando 225 mudas por parcela. A riqueza de espécies foi igual a 15. A disposição das espécies nos tratamentos foi a seguinte: Tratamento 1 – pioneiras (Pi); Tratamento 2 – secundárias iniciais e secundárias tardias (Se); Tratamento 3 - secundárias tardias e clímax (Se + Cl) ; Tratamento 4 – clímax (Cl); Tratamento 5 - pioneiras e clímax (Pi + Cl); Tratamento 6 - pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e clímax (All) (Fig.) (Tabela 1). Não houve necessidade de correção e adubação do solo na área e após o plantio, houve a manutenção por 18 meses consecutivos.

Tabela 2. Composição de espécies nos quatro tratamentos de restauração ecológica implantados na Mata Atlântica, sudeste do Brasil (Continua). Pi: pioneiras, Se: secundárias; Cl: clímax; All: pioneiras, secundárias e clímax

Espécies plantadas	Pi	Se	Cl	All
<i>Aegiphila glandulosa</i> Poepp. & Endl Cham.	X			X
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	X			X
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. ex Benth.		X		
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham	X			X

Tabela 1. Continuação

<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemão ex Benth.		X	
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer		X	X
<i>Inga edulis</i> Mart.	X		X
<i>Jacaratia spinosa</i>	X		
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult.	X		
<i>Plathymenia reticulata</i>		X	X
<i>Pleroma granulatum</i> (Desr.) D. Don	X		X
<i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral		X	X
<i>Pseudobombax grandiflorum</i>	X		
<i>Pterocarpus rohrii</i>		X	X
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	X		

Em janeiro de 2019, foi realizado o inventário florístico da área. Para a amostragem da vegetação e posterior coleta para avaliação dos atributos funcionais foram alocadas parcelas de 20 x 20 m, subdivididas em quatro sub parcelas de 10 x 10m, em cada área de 30 x 30 m. Dessa forma, o total de parcelas foi de 24. Ressalta-se que as duas últimas faixas de plantio não foram utilizadas nesse estudo em razão da diferença de espécies plantadas nas outras faixas (Figura 3). Foram mensurados o DAP (diâmetro a altura do peito) dos indivíduos arbóreos com DAP \geq 5 cm e a altura (H). A identificação dos indivíduos amostrados em morfoespécies foi realizada em campo por botânicos e parobotânicos e posteriormente verificadas em herbário. Foram coletados vouchers de pelo menos um indivíduo das espécies que compõem a lista florística para identificação no Herbário RB do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. A nomenclatura utilizada para a denominação das famílias seguiu a classificação proposta em APG IV (2016). Para as espécies, a nomenclatura utilizada de acordo com a Lista da Flora do Brasil 2020 (Flora do Brasil, 2019). O trabalho foi conduzido nos tratamentos 1, 2, 4 e 6, totalizando 16 parcelas de 20 x 20 m e 64 subparcelas de 10 x 10 m e uma área amostrada de 0,64 hectares (Figura 3).

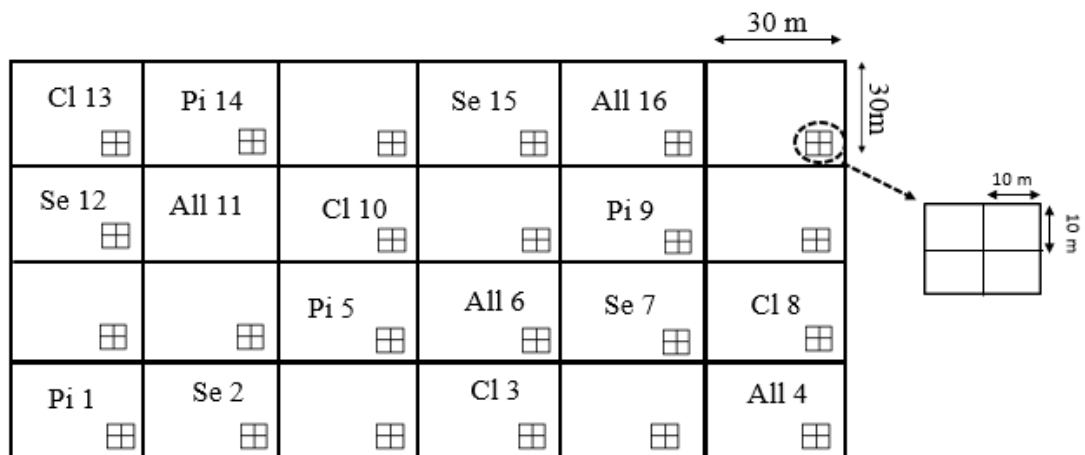


Figura 3. Distribuição das parcelas (sem escalas) nos modelos de restauração ecológica baseados em estágios sucessionais implantados na Mata Atlântica, sudeste do Brasil. Esquema dos tratamentos de plantios nas áreas de 30 x 30m, de alocação das parcelas (20 x 20m) e subparcelas (10 m x 10m) para amostragem da vegetação, coleta de atributos funcionais e coleta de solos. Pi_1: tratamento pioneiras, parcela 1; Pi_5: tratamento pioneiras, parcela 5; Pi_9: tratamento pioneiras, parcela 9; Pi_14: tratamento pioneiras, parcela 14; Se_2: tratamento secundárias, parcela 2; Se_7: tratamento secundárias, parcela 7; Se_12: tratamento secundárias, parcela 12; Se_15: tratamento secundárias, parcela 15; Cl_3: tratamento clímax, parcela 3; Cl_8: tratamento clímax, parcela 8; Cl_10: tratamento clímax, parcela 10; Cl_13: tratamento clímax, parcela 13; All_4: tratamento todos estágios, parcela 4; All_6: tratamento todos estágios, parcela 6; All_11: tratamento todos estágios, parcela 11; All_16: tratamento todos estágios, parcela 16. As parcelas não numeradas não fazem parte desse estudo.

3.3 Seleção das espécies, coleta e medição dos atributos funcionais

As espécies utilizadas para a avaliação dos atributos funcionais foram selecionadas com base no inventário florístico realizado na área, incluindo os indivíduos plantados e os indivíduos provenientes da regeneração natural. A coleta e medição dos atributos funcionais foram realizadas seguindo os critérios propostos pelos protocolos de Cornelissen et al. (2003) e Pérez-Harguindeguy et al. (2013). O número de indivíduos por espécie variou de um a cinco, a depender do número de indivíduos encontrados. Para as folhas, coletou-se o ramo mais alto, com folhas expandidas, evitando ramos com folhas afetadas por herbívoros e/ou patógenos. Após a coleta, a base de cada ramo foi envolvida em papel úmido e cada ramo foi acondicionado em saco plástico transparente com um pouco de água pulverizada a fim de manter a hidratação até o processamento em laboratório. Todos os sacos plásticos transparentes foram colocados em sacos plásticos pretos e acondicionados na geladeira. Com o auxílio de tesoura de poda, foi cortado um ramo de aproximadamente 10 cm de comprimento e 2 cm de diâmetro para medir o volume e a densidade. Os ramos foram numerados e colocados em sacos plásticos para posterior triagem em laboratório. O transporte do material da RBPA até a Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro foi realizado em caixa térmica três dias após a coleta para o processamento em laboratório. Ressalta-se que anteriormente a coleta do material, foi realizado um experimento piloto a fim de verificar se o material continuaria hidratado três dias após a coleta.

No laboratório, foram selecionadas seis folhas por indivíduo para mensurar os atributos foliares. Foram retirados os pecíolos de todas as folhas. A área foliar (LA) foi digitalizada em scanner pelo medidor Area Meter, marca Licor, modelo LI-360, dada em cm². Após essas medições, as folhas foram colocadas em estufa a 60°C por 72 horas. Após atingir massa

constante (variação <1% em período de 24 horas) foram pesadas para a obtenção da massa seca (g) (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). A área foliar específica (SLA) foi obtida calculando-se a área foliar dividida pela massa seca ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$). O cálculo do conteúdo de matéria seca (LDMC) foi obtido pela divisão da massa seca da folha pela massa fresca ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$).

Após essas medições, as folhas foram separadas por espécie, obtendo-se 32 amostras que foram colocadas em estufa novamente. Após o processo de secagem, o material foi encaminhado à Embrapa Agrobiologia para realização das análises químicas. A análise de fósforo foi realizada através do método colorimétrico, baseada no “Manual de Laboratórios: Solo, Água, Nutrição Animal e Alimentos – Embrapa (NOGUEIRA; SOUZA, 2005). O conteúdo de C e N foliar foi analisado pelo Analisador Elementar (CHN).

Para a densidade do galho foi seguido o protocolo de Chave et al. (2005). As cascas dos ramos foram retiradas. O volume verde dos ramos foi calculado a partir do método de deslocamento na água. Após a medição do volume verde, as amostras foram secas em estufa até alcançarem peso constante, sendo pesadas imediatamente após a retirada da estufa. Dessa forma, a densidade foi obtida pela razão entre massa seca e volume fresco ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$). Para a densidade da madeira, os valores de densidade do galho foram multiplicados pelo fator proposto por Chave et al. (2005). A densidade da madeira do tronco foi estimada a partir da equação proposta por Swenson e Enquist (2008). Abaixo, estão descritas as características dos atributos funcionais mensurados e seus efeitos no ecossistema:

- **Área foliar (*Leaf Area* – LA):** representa o tamanho da folha. Está associada com o uso de água e captura de luz pelas plantas. Em situações desfavoráveis, as plantas podem apresentar menor LA (VALLADARES et al., 2000). Também pode estar relacionada com o tamanho, anatomia e arquitetura do galho, número de folhas, número de botões produzidos e estratégia ecológica em relação a estresse e distúrbios nutricionais e ambientais (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

- **Área foliar específica (*Specific leaf area* – SLA):** representa o quanto de recurso é investido para a construção de certa área de folha. É positivamente relacionado com o potencial de crescimento das espécies, com a taxa fotossintética, com a taxa de decomposição e com a concentração de nitrogênio foliar. Relaciona-se negativamente com a longevidade foliar e com os compostos secundários (tanino, lignina) (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

- **Conteúdo de matéria seca da folha (*Leaf dry matter content* – LDMC):** relacionado com a densidade média dos tecidos foliares. Folhas com elevada massa foliar tendem a ser mais resistentes a danos físicos e a se decompor mais lentamente do que as folhas com baixo investimento em massa foliar. Correlaciona-se positivamente com a longevidade das folhas e negativamente com o crescimento da planta. Tende a ser inversamente associado a Área Foliar Específica (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013).

- **Concentração de nitrogênio foliar (N) e fósforo foliar (P):** são as quantidades totais de N e P, respectivamente, por unidade de massa de folha seca. Há uma correlação entre N e P interespecíficos. Entre as espécies, o conteúdo de N tende a estar intimamente correlacionado com a taxa fotossintética máxima e com o SLA. Altos conteúdos de N e P da folha são geralmente associados com alta qualidade nutricional (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). As concentrações foliares de P e N correlacionam-se positivamente com a taxa de decomposição de serapilheira e conseqüentemente com a fertilidade e outros atributos do solo. Geralmente, espécies dos estágios iniciais de sucessão apresentam alto conteúdo de N (WRIGHT et al., 2004).

- **Concentração de carbono (C) foliar:** quantidade total de C por unidade de massa de folha seca. O teor de C está correlacionado negativamente com a taxa de decomposição vegetal. O C assimilado pode ser utilizado pela planta para o crescimento e estabelecimento de reservas. A taxa de assimilação líquida depende da capacidade fotossintética, área foliar, proporção de tecidos fotossintetizantes na folhagem (LARCHER, 2000). O teor de C permite determinar a

relação C:N, que é um dos fatores reguladores do processo de decomposição (Jiménez e Garcia, 1998). Diferentes tipos de floresta armazenam quantidades diferentes de C, assim como diferentes indivíduos e diferentes espécies (SELLE, 2007). A concentração de C foliar está correlacionada negativamente com SLA e positivamente com LDMC (HARIDASAN, 2008).

- **Densidade da madeira (*Wood density* -WD):** representa o balanço entre alto crescimento relativo e baixa longevidade e baixo crescimento relativo e alta longevidade (CHAVE et al., 2005). A alta densidade torna a madeira mais resistente a quebra e ao ataque de patógenos, portanto, altera a dinâmica de decomposição (CHAVE et al., 2005; WEEDON et al., 2009).

3.4. Biomassa acima do solo

A biomassa acima do solo (*Aboveground biomass* – AGB) foi obtida através da equação alométrica proposta por Chave et al. (2014). Com as variáveis densidade específica da madeira (ρ), diâmetro a altura do peito (DAP) e altura (H), foi calculada a biomassa acima do solo (AGB):

$$AGB \text{ (kg)} = 0.0673 \times (\rho \cdot DAP^2 H)^{0.0976}$$

A partir dos valores obtidos para cada árvore foi calculada a biomassa acima do solo para cada parcela (20 x 20m).

3.4 Coleta e análises de solo

No mês de junho de 2019 foram realizadas as coletas de solo. No centro de cada subparcela (10 x 10 m) coletou-se com o auxílio de um trado, amostras nas seguintes profundidades: 0-5 cm, 5-10 cm e 10-20 cm. A partir disso, formaram-se amostras compostas de cada parcela (20 x 20 m). Dessa forma, foram coletadas 16 amostras compostas, que foram armazenadas em saco plástico e encaminhadas à Embrapa Agrobiologia para as análises. A determinação do Carbono da Biomassa Microbiana (CBM) foi obtida através do método da fumigação-extração (DE-POLLI; GUERRA, 1997). Para a Respiração Basal do Solo (RBS), seguiu-se o procedimento proposto por Jenkinson e Powlson (1975). O quociente metabólico (qCO_2) foi obtido pela razão entre RBS e a biomassa microbiana do solo, por unidade de tempo (ANDERSON; DOMSCH, 1993). Para análise de FDA, foi utilizada a metodologia desenvolvida por Schnurer e Rosswall (1982). Para os atributos químicos do solo (nitrogênio, carbono e fósforo), os procedimentos foram baseados no Manual de Laboratórios: Solo, Água, Nutrição Animal e Alimentos - Embrapa (Nogueira & Souza, 2005).

3.5 Análise dos dados

Os índices funcionais de composição e diversidade foram calculados a nível de espécie e por parcela. Para a média ponderada da comunidade foi calculada a média ponderada da comunidade - CWM (*Community Weighted Mean*). Para diversidade funcional foram calculados os seguintes índices: Riqueza funcional (*Functional Richness* – Rrich), Equabilidade funcional (*Functional Evenness* – FEve), Divergência funcional (*Functional Divergence* – Fdiv) e entropia de Rao. Todos os índices foram calculados por meio do pacote “FD” no software R (R Development Core Team, 2019), através da função “dbFD”. Os índices CWM e de

Diversidade funcional consideraram a média de cada atributo (LA, SLA, LDMC, C, N, WD) ponderado pela abundância de cada espécie na parcela (DÍAZ; CABIDO, 2001; VIOLLE et al., 2007) e é adotado na ecologia para resumir diferentes aspectos da composição de atributos da comunidade, dando uma ideia de como é a estratégia funcional média da comunidade (DÍAZ; CABIDO, 2001). O FRich, representa o espaço funcional total ocupado pela comunidade e é independente da abundância (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). FEve quantifica a regularidade com que o espaço funcional é ocupado pelas espécies, ponderado pela abundância, dando uma ideia da uniformidade da distribuição da abundância no espaço (distribuição da abundância de nicho encontrado) (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). A FDiv representa como a abundância está distribuída nos eixos funcionais ou volume funcional (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). O índice de Rao expressa a média da distância entre indivíduos selecionados aleatoriamente, e representa a diversidade funcional pela dissimilaridade das espécies.

Para avaliar o comportamento das variáveis utilizadas nesse estudo entre as parcelas, foram realizadas três Análises de Componentes Principais (PCA – *Principal Component Analysis*), baseadas em matrizes de correlações, considerando a distância Euclidiana. São elas: diversidade funcional (FRich, FEve, FDiv, Rao), média ponderada da comunidade (CWM_{SLA}, CWM_{LA}, CWM_{LDMC}, CWM_{WD}, CWM_C, CWM_N, CWM_P) e processos ecossistêmicos do solo (carbono, nitrogênio, fósforo, carbono da biomassa microbiana, atividade enzimática e quociente metabólico). Como as variáveis estavam em unidades diferentes, foi necessária a padronização, utilizando o argumento *scale*, da função *prcomp*, no programa R.

Para testar os efeitos da média ponderada da comunidade, da diversidade funcional e da biomassa acima do solo nos processos ecossistêmicos do solo, foi utilizada a modelagem de equações estruturais (*Structural Equation Modelling* - SEM). A SEM permite avaliar o efeito das variáveis ou possíveis covariáveis para a observação separada dos efeitos diretos e indiretos ou efeitos únicos e compartilhados entre as variáveis de interesse (GRAHAM 2003). Nesse sentido, a SEM é um método estatístico utilizado para testar relações causais. Devido ao tamanho da nossa amostra, testamos cada processo ecossistêmico em modelos separados, em vez de todos juntos (LEFCHECK, 2016). As SEMs foram calculadas através do pacote *Lavaan* (Rosseel, 2012) na plataforma R (R Development Core Team, 2019). Desta forma, para testar a adequação dos dados aos modelos conceituais construídos, foi utilizado o valor de qui-quadrado (χ^2) para o ajuste dos modelos e para avaliar as diferenças entre as covariâncias esperadas e observadas ($p > 0.05$). As SEMs foram desenvolvidas com base na estimativa máxima de verossimilhança e os coeficientes de caminho padronizados (β) de acordo com Bollen (1989). Foram obtidos 35 modelos para cada variável resposta. A seleção do melhor modelo para cada variável resposta foi realizada com base no maior valor de R² encontrado. Valores de R² abaixo de 0,40 foram considerados baixos e os modelos com esses valores foram excluídos da análise.

4. RESULTADOS

No total, foram amostrados 833 indivíduos, pertencentes a 34 espécies, 33 gêneros e 21 famílias. O número de indivíduos encontrados no tratamento espécies pioneiras (Pi) foi de 231, 16 espécies, 15 gêneros, 12 famílias (Anexo A). No tratamento de espécies secundárias (Se) foram encontrados 149 indivíduos, 22 espécies, 21 gêneros e 18 famílias (Anexo B). No tratamento de clímax (Cl), 192 indivíduos, 13 espécies, 12 gêneros e 7 famílias (Anexo C). No tratamento com todos os grupos (All) foram amostrados 163 indivíduos, 18 espécies, 17 gêneros e 14 famílias (Anexo D).

A análise de componentes principais (*Principal Component Analysis* – PCA) que uniu os atributos funcionais por parcela mostrou uma tendência de agrupamento dos tratamentos em relação à média ponderada da comunidade, com 64,3% de explicação. O eixo 1 da PCA separou os tratamentos de pioneiras (Pi) e de secundárias (Se), que apresentou maior área foliar (LA) e área foliar específica (SLA), das clímax, com maior conteúdo de matéria seca (LDMC) e conteúdo de fósforo (P). O carbono foliar (C) foi mais relacionado ao eixo 2 e associado positivamente com o tratamento clímax, apresentando uma relação inversa com o nitrogênio foliar (N) e densidade da madeira (WD). De acordo com a PCA que reuniu as métricas de diversidade funcional por parcela, não houve sobreposição entre as métricas utilizadas. O eixo 1 demonstrou que houve uma relação negativa entre divergência funcional (FDiv) e riqueza funcional (FRich), com os tratamentos de pioneiras (Pi) e secundárias (Se) associados a uma maior riqueza funcional. No eixo 2 da PCA, o tratamento com todos os grupos (All) apresentou maior equabilidade (FEve). Uma parte das parcelas do tratamento clímax (Cl) foram associadas com os maiores valores de Rao (FEve).

A PCA com as variáveis de solo por parcela demonstrou não demonstrou nos eixos 1 e 2 relações claras entre os tratamentos e o solo. No eixo 2, o mesmo tratamento apresentou comportamento diferente em relação aos processos do solo, como All9 com menor qCO_2 , e All5 com maior qCO_2 (Figura 4).

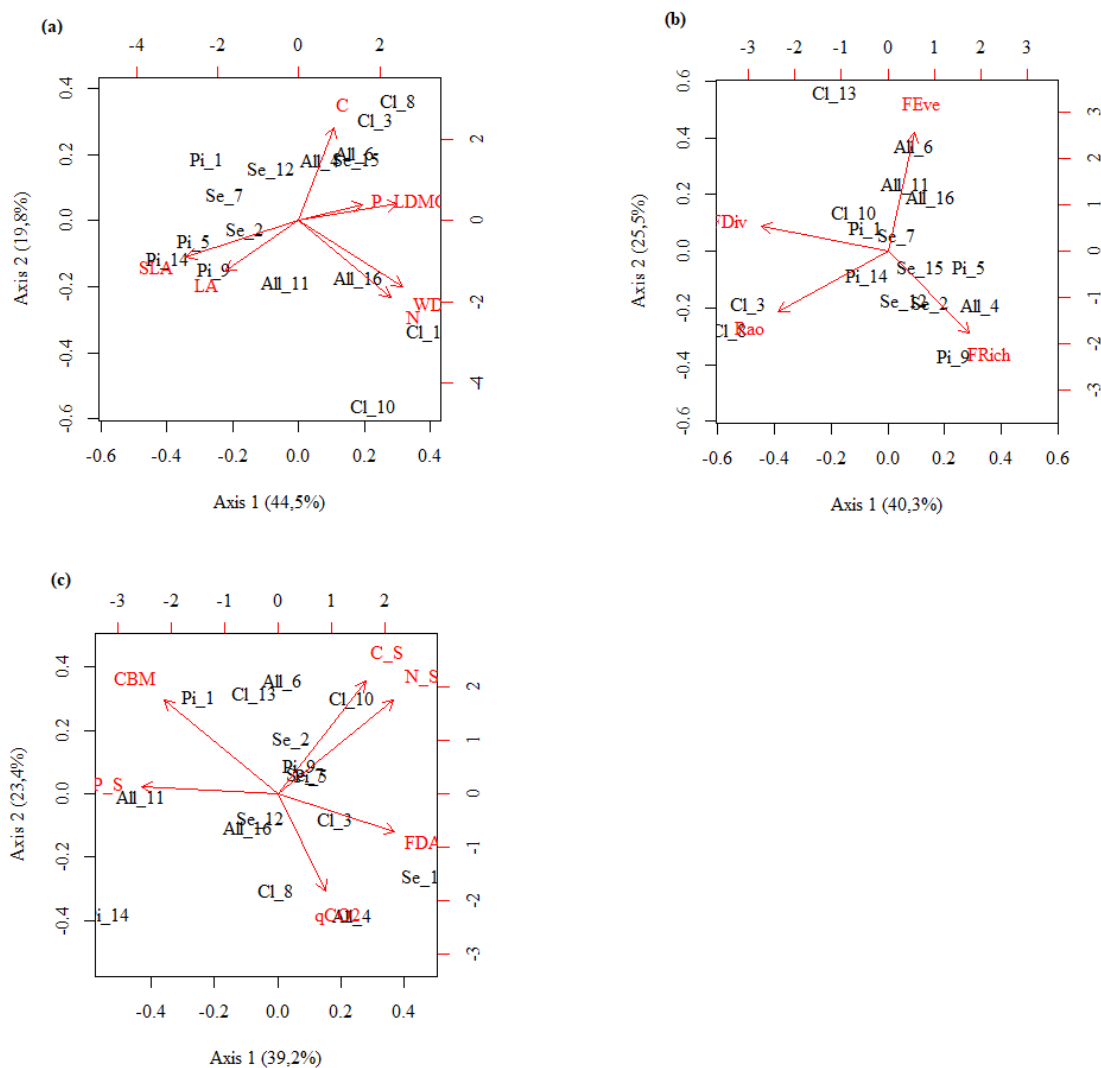


Figura 4. Análises de Componentes Principais para as 16 parcelas amostradas nos plantios de restauração ecológica, na Mata Atlântica do sudeste do Brasil. a) Média ponderada da comunidade (CWM) entre as parcelas. C: carbono foliar; P: fósforo foliar; LDMC: (Leaf dry mass content – conteúdo de massa seca); SLA (specific leaf area – área foliar específica); LA (leaf área – área foliar); WD (wood density – densidade da madeira); N: nitrogênio foliar. b) Diversidade funcional entre as parcelas. FEve: equabilidade funcional; FDiv: divergência funcional; Rao: entropia quadrática de Rao; FRich: riqueza funcional. c) Processos ecossistêmicos do solo entre as parcelas. C_S: carbono do solo; N_S: nitrogênio do solo; P_S: fósforo do solo; CBM: carbono da biomassa microbiana; qCO₂: quociente metabólico; FDA: atividade enzimática. Pi: plantio de espécies pioneiras; Se: plantio de espécies secundárias; Cl: plantio de espécies clímax; All: plantio de todos os estágios sucessionais (pioneiras, secundárias e clímax).

Os modelos selecionados explicaram 69% da atividade enzimática microbiana do solo (FDA), 58% do carbono do solo (C_S), 44% do carbono da biomassa microbiana (CBM), 40% do fósforo do solo (P_S) e 40% do quociente metabólico do solo (qCO₂) (Figura 5). Nenhum modelo atingiu o ajuste adequado para o nitrogênio do solo. O resultado dos modelos corroborou com a hipótese estabelecida, uma vez que a média ponderada da comunidade apresentou o maior efeito sobre os processos ecossistêmicos do solo, comparado à diversidade funcional e à biomassa acima do solo. Entretanto, para alguns processos, as relações com diversidade funcional e a biomassa acima do solo apresentaram valores de r^2 próximos aos da

média ponderada da comunidade. No modelo selecionado para carbono no solo, SLA teve o maior efeito, tendo uma relação negativa de 63% com o processo em questão. Entretanto, o FEve e a biomassa acima do solo apresentaram uma contribuição semelhante ao SLA, sendo de 50% e positiva e 52% e negativa, respectivamente (Fig. 6A). Para o processo ecossistêmico de fósforo no solo, o SLA foi o fator que apresentou o maior efeito, com uma relação positiva de 72% (Fig. 6 B). Para o FDA, o SLA apresentou o maior efeito, de 77% e negativo, porém, o efeito de FDiv também foi negativo e de 73% (Fig. 6 C). Para qCO_2 , O P apresentou o maior efeito, de 54% e positivo (Fig. 6D). No modelo selecionado para o CBM, o maior efeito foi de Rao, apresentando relação negativa de 89%. A biomassa também foi um fator importante para o CBM, com uma relação positiva de 45%. Rao e LDMC tiveram efeitos indiretos importantes sobre o CBM, visto que houve uma relação positiva de 59% entre Rao e biomassa e de 50% entre LDMC e biomassa (Fig. 6E). Em nenhum modelo a biomassa apresentou relação com o processo avaliado superior a composição ou diversidade funcional.

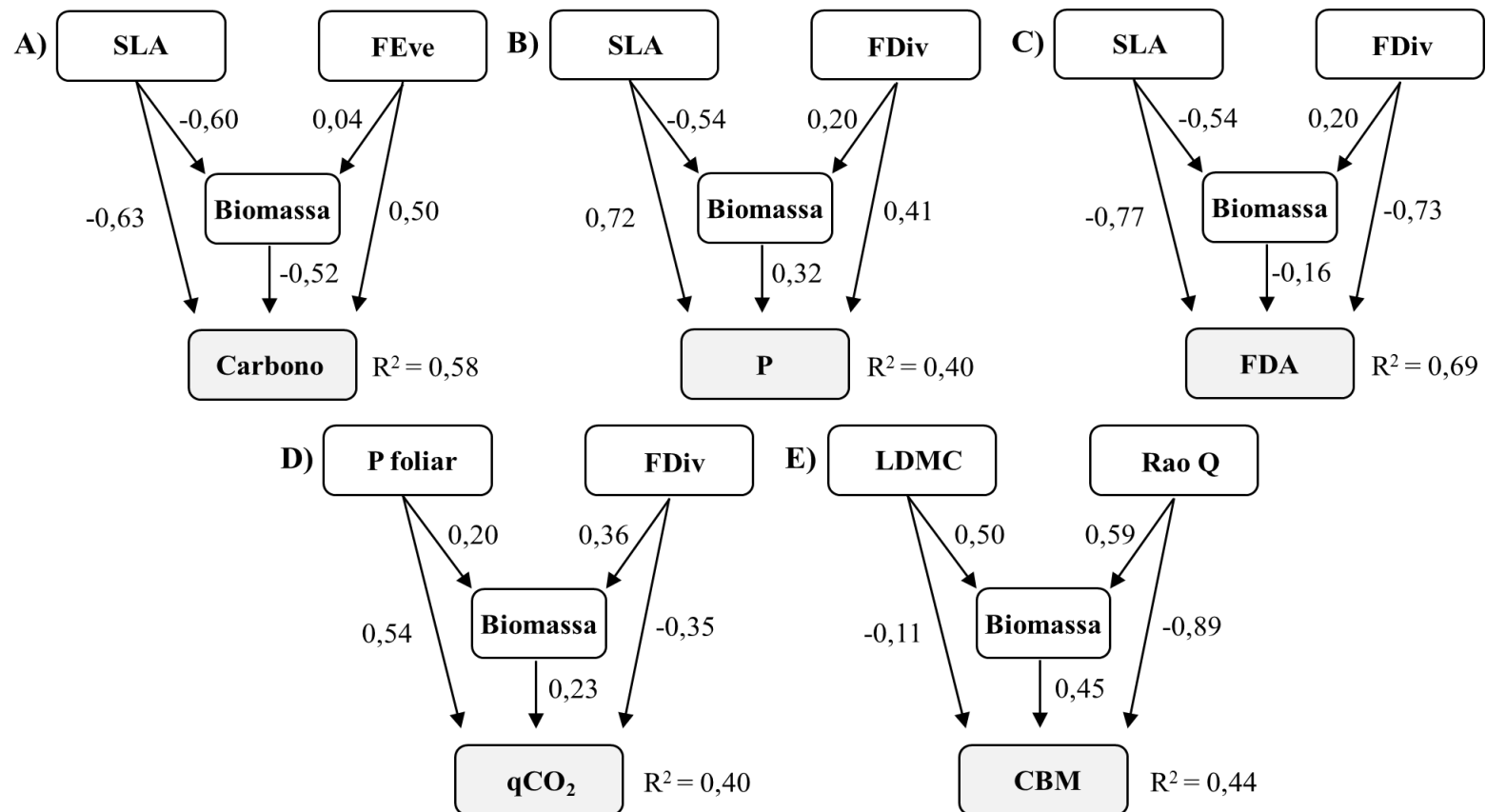


Figura 5. Modelos de equação estrutural selecionados para cada processo ecossistêmico do solo em plantios de espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneiras, secundárias e clímax) na Mata Atlântica, sudeste do Brasil. (a) SLA, FEve e AGB explicaram 58% da variação no C_S. (b) SLA, FDiv e AGB explicaram 40% da variação no P_S. (c) WD, FDis e AGB explicaram 33% da variação no N_S. (d) SLA, FDiv e AGB explicaram 69% da variação em FDA. (e) P, FDiv e AGB explicaram 40% do qCO₂. (f) LDMC, RaoQ e AGB explicaram 44% da variação no CBM. SLA *Specific Leaf Area*- Área Foliar Específica; FEve: *Functional Evenness* – Equabilidade funcional; P_S: fósforo do solo; WD: *Wood density* Densidade da madeira; FDiv: *Functional divergence* – Divergência funcional; qCO₂: quociente metabólico; LDMC: *Leaf dry matter content* – Conteúdo de matéria seca da folha; RaoQ: entropia quadrática de Rao.

5. DISCUSSÃO

5.1 Composição e diversidade funcional entre os tratamentos

Os resultados observados nas Análises de Componentes Principais (PCA) demonstraram que a média ponderada da comunidade e as métricas de diversidade funcional separaram os tratamentos, como era esperado. Isso indica que após os 19 anos de plantio, os tratamentos no geral apresentam os atributos funcionais representativos das espécies que foram plantadas.

A associação encontrada de duas parcelas do tratamento Clímax (Cl) com os maiores valores de carbono foliar (C) e menores valores de área foliar específica (SLA) e área foliar (SLA) estão de acordo com o fato de que espécies clímax têm características conservativas, como taxa de crescimento lenta, maior conteúdo de carbono foliar e matéria seca (LDMC), além de menores área foliar (LA) e área foliar específica (SLA). Entretanto, as outras duas parcelas de Cl foram mais relacionadas positivamente com N foliar. Em áreas florestais em estágios mais avançados, no geral, as espécies apresentam folhas com maiores LDMC e conteúdo de C (BOUKILI; CHAZDON, 2017) e conseqüentemente, uma maior biomassa acima do solo acumulada (Rosenfield 2019). O que pode explicar o padrão contrário de parte das parcelas do tratamento de Cl é que pode ter ocorrido uma maior variação funcional das espécies dentro do tratamento ou, a hipótese mais plausível, o ingresso de espécies pioneiras e secundárias por meio da regeneração, que não foi separada das espécies plantadas na avaliação do presente estudo. Já as espécies pioneiras possuem características opostas às espécies clímax, características mais aquisitivas, em que o maior SLA é correlacionado positivamente com as taxas de crescimento e negativamente com a longevidade da folha e investimento em carbono e compostos secundários (DÍAZ; CABIDO, 2001; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Esses achados reforçam como os atributos funcionais das espécies possuem implicações na sucessão florestal de uma área submetida a restauração ecológica. De um lado, as características aquisitivas são importantes para a aquisição de recursos primários (luz, água, nutrientes), do outro, características conservativas têm importância para a manutenção de nutrientes como o carbono e estratégias de persistência da planta no ecossistema.

Os resultados encontrados para a diversidade funcional entre os tratamentos evidenciaram que as métricas de diversidade estão relacionadas com as características das espécies e das comunidades. O tratamento com as espécies de todos os grupos (All) esteve mais associado com maiores valores de equabilidade funcional (FEve), indicando que no tratamento houve uma distribuição de abundância de espécies que contribuiu com uma satisfatória utilização do nicho pelas espécies. Esse resultado corrobora com o esperado, pois ao plantar espécies de todos os grupos, há menos nicho vago. Portanto, em termos práticos, o tratamento composto por espécies de todos os grupos sucessionais pode apresentar características como uma maior produtividade e um menor risco à invasão de espécies (MASON et al., 2005). Rosenfield e Müller (2018), em estudo conduzido em áreas de restauração ecológica em uma Floresta tropical no sul do Brasil encontraram uma maior diversidade funcional (RAO) em áreas de estágios iniciais e intermediários. A mistura de espécies pioneiras, secundárias iniciais e tardias possibilitou uma gama mais ampla de características funcionais, aumentando a diversidade funcional. Já o tratamento

de espécies secundária (Se) foi associado com os maiores valores de Riqueza funcional (FRich), indicando que muitos recursos disponíveis na comunidade estão sendo amplamente utilizados e as espécies nesse tratamento podem estar apresentando alta produtividade (PETCHEY; GASTON, 2002). Além disso, a maior riqueza funcional diminui a suscetibilidade para a exploração de espécies invasoras, a ampla utilização dos nichos potenciais (DUKES 2001). Levando em consideração que uma alta diversidade funcional está atrelada com o uso eficiente dos recursos (DÍAZ; CABIDO, 2001; LOREAU; HECTOR, 2001; VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008), esses resultados demonstraram a importância da diversidade dos atributos das espécies nos processos ecossistêmicos. Nesse sentido, a diversidade funcional é um parâmetro que deve ser levado em conta na escolha das espécies a serem implantadas em um projeto de restauração ecológica.

5.2 Relações entre atributos funcionais, biomassa acima do solo e processos ecossistêmicos do solo

O estudo demonstrou que, no geral, o efeito da média ponderada da comunidade sobre os processos ecossistêmicos do solo em áreas de restauração ecológica na Mata Atlântica foi mais importante do que o efeito da diversidade funcional e biomassa acima do solo, corroborando com a hipótese levantada. Entretanto, para a maioria dos processos, a relação com a diversidade funcional também foi expressiva, apresentando valores de R^2 próximos aos encontrados para média ponderada da comunidade. Já a biomassa acima do solo apresentou importância ($R^2 \geq 40\%$) apenas para o carbono e carbono da biomassa microbiana. Os resultados encontrados no presente estudo contrariam os achados de Lohbeck et al. (2015). O grupo, estudando os processos ecossistêmicos em uma floresta tropical no México, concluíram que os processos ecossistêmicos avaliados dependeram principalmente da biomassa acima do solo durante a fase inicial da sucessão secundária e que a diversidade e média ponderada da comunidade tiveram efeitos apenas na produtividade da biomassa. Já o estudo de Rosenfield et al. (2019), conduzido em floresta tropical no sul do Brasil, concluiu que a média ponderada da comunidade influenciou mais os processos ecossistêmicos do que simplesmente a riqueza de espécies e os mecanismos associados à teoria da complementariedade de nicho. Esses resultados corroboram com a hipótese da razão de massa (Grime 1998), uma vez que os atributos funcionais das espécies dominantes têm forte influência nos processos ecossistêmicos. Os resultados encontrados por esses e pelo presente estudo indicaram que há efeitos positivos e negativos da vegetação sobre os processos ecossistêmicos do solo que influenciam toda a dinâmica da comunidade (LI et al., 2017). No presente estudo, assim como encontrado por Rosenfield et al 2019, os resultados demonstram que os processos ecossistêmicos dependem principalmente da média ponderada da comunidade das espécies dominantes. Nesse sentido, esses achados demonstram a importância de dois pontos importantes que devem ser considerados no planejamento da restauração ecológica: i) definição dos objetivos e principais processos ecológicos que a área necessita reestabelecer/incrementar; e ii) escolha das espécies que serão plantadas baseada no papel dos atributos funcionais sobre os processos em questão.

Para o carbono no solo, a média ponderada da comunidade (CWM SLA), diversidade funcional (equabilidade funcional - FEve) e biomassa acima do solo foram fatores importantes nas relações com o processo em questão. A diversidade funcional pode proporcionar um aumento no carbono do solo por conta da coexistência de diferentes estratégias funcionais das espécies, possibilitando o uso mais eficiente dos recursos disponíveis na comunidade como um todo, ao longo do tempo e no espaço (SCHERER-

LORENZEN; BONILLA; POTVIN, 2007). Quanto maior a equabilidade entre as características, maior a probabilidade da presença de espécies com características que influenciam em uma rápida taxa de crescimento, incrementando a produtividade primária e o estoque de carbono no solo através de material senescente em decomposição (SCHERER-LORENZEN; BONILLA; POTVIN, 2007; WILSEY; POTVIN, 2000). Entretanto, o aumento do carbono no solo não é estritamente considerado como sendo um efeito da complementaridade de nicho, a direção desses efeitos varia muito e parece ser fortemente dependente do contexto (CONTI; DÍAZ, 2013; NADROWSKI; WIRTH; SCHERER-LORENZEN, 2010). Nesse sentido, os resultados demonstraram que o efeito da média ponderada da comunidade das espécies dominantes também contribuiu com o carbono do solo, visto que as características químicas da folha são importantes para o estoque de carbono no solo quando as folhas fazem parte da serapilheira em decomposição (BECKNELL; POWERS, 2014, CESÁRIO, 2018). A importância da média ponderada da comunidade foi evidenciada na relação negativa encontrada entre área foliar específica (SLA) e carbono do solo (C_S). Folhas com elevado SLA tendem a não ter uma grande contribuição com o incremento do estoque de carbono acima e abaixo do solo devido à relação C:N e à taxa de decomposição rápida (VAN DER SANDE et al., 2017). Por outro lado, a serapilheira composta por folhas com baixo SLA e alto teor de carbono apresenta baixa taxa de decomposição, favorecendo o incremento de carbono no solo ao longo do tempo (FOUDYL-BEY; BRAIS; DROUIN, 2016; ORWIN et al., 2010; PRESCOTT, 2010). A relação negativa entre biomassa acima do solo e o carbono do solo, contrariou a hipótese de que o aumento da produtividade primária e conseqüentemente aumento da biomassa levam a um maior incremento de carbono no solo. Considerando que vários são os fatores que influenciam o carbono do solo e que a direção dos efeitos é muito variável, pode haver algum efeito não investigado nesse estudo que esteja influenciando essa relação negativa. Outro fato que pode ter contribuído para esse resultado é a forte influência do SLA. Nesse caso, a biomassa acima do solo teve relação inversa e forte também com SLA.

Para o fósforo do solo, a média ponderada da comunidade também foi mais importante do que diversidade funcional e biomassa acima do solo. O fósforo do solo apresentou uma forte relação positiva com SLA. Essa relação era esperada, visto que SLA e conteúdo de fósforo foliar são características altamente correlacionadas (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Dessa forma, a serapilheira formada por folhas com altas concentrações de fósforo contribui com o incremento de fósforo no solo. A relação positiva entre divergência funcional (FDiv) e fósforo do solo demonstra que o aumento da diversidade dos atributos funcionais na comunidade, possivelmente atributos relacionados a maiores taxas de decomposição e à aquisição de nutrientes, possibilitou o incremento do fósforo no solo.

Para a atividade enzimática do solo (FDA), SLA e divergência funcional (FDiv) apresentaram relações fortes e negativas com o processo. Esses resultados corroboram com o fato de que quanto maior o acúmulo de matéria orgânica no solo, maior é a atividade das enzimas responsáveis pela decomposição (SILVA; SIQUEIRA; COSTA, 2004). Além da decomposição, as enzimas são responsáveis pela aquisição de nutrientes. Quando a serapilheira é composta por características que proporcionam uma baixa taxa de decomposição, como o baixo SLA, há a indução de uma maior atividade de enzimas para acelerar a decomposição e aquisição de nutrientes (BURNS et al., 2013; GARCÍA-PALACIOS et al., 2013; ORWIN et al., 2010). O aumento na divergência funcional é atrelado a uma maior diversidade de atributos funcionais e possivelmente de microrganismos no solo atuando na decomposição. Portanto, a atividade das enzimas pode ser menor quando há uma maior diversidade de microrganismos no solo.

Para quociente metabólico do solo (qCO_2), a média ponderada da comunidade foi o fator mais importante para o processo em questão. A relação positiva entre o fósforo foliar e qCO_2 corrobora com o fato de que o qCO_2 está associado com maiores taxas de decomposição da matéria orgânica (OCIO; BROOKES, 1990). Nesse sentido, o fósforo foliar é elemento importante na decomposição da matéria orgânica e a baixa concentração desse nutriente retarda a decomposição do material (HOBBIE; VITOUSEK, 2000). Florestas em estágios mais avançados, tendem a apresentar folhas com maiores conteúdos de carbono e menores conteúdos de fósforo e nitrogênio e conseqüentemente um processo de decomposição da matéria orgânica mais lento. Dessa forma, esses ecossistemas geralmente apresentam valores mais baixos de qCO_2 , implicando em condições mais equilibradas e menos estressantes (TRAUTE-HEIDI; DOMSCH, 1990).

Para o carbono da biomassa microbiana (CBM), biomassa acima do solo e diversidade funcional foram fatores importantes. Esses resultados contrariaram a hipótese de que a média ponderada da comunidade teria maior influência sobre o processo do solo. O aumento da diversidade pode implicar em um aumento na quantidade de raízes, de resíduos orgânicos e da população e dinâmica microbiana do solo (LANGE et al., 2015; STENBERG, 1999), por isso, esperava-se que a relação entre diversidade funcional e CBM fosse positiva. Entretanto, o CBM é influenciado por diversos fatores (WARDLE, 2006), e o resultado encontrado pode ser a influência de algo que não foi abordado no estudo. A relevância da biomassa acima do solo sobre o CBM justifica-se, pois o CBM é o destino inicial do carbono no solo e por isso é dependente do carbono de todos os compartimentos e processos relacionados a adições e transformações da matéria orgânica (DICK; BREAKWELL; TURCO, 1996; EATON, 2001). O conteúdo de massa seca (LDMC) apresentou efeito indireto sobre CBM, através da relação positiva com a biomassa, assim como encontrado também para Rao. Outros estudos já encontraram uma associação positiva entre riqueza de espécies e carbono acima do solo em áreas de restauração ecológica em florestas tropicais (ROSENFELD; MÜLLER, 2019; RUIZ-JAEN; POTVIN, 2011). Essa relação positiva entre riqueza de espécies e riqueza funcional com o carbono acima do solo é esperada em áreas de plantio de restauração porque as mudas foram plantadas de acordo com as diferentes funções das espécies, incluindo a tolerância a sombra e a habilidade na aquisição de nutrientes, tendo alta capacidade em fixar e estocar carbono (SCHERER-LORENZEN et al., 2005). Assim como no presente estudo, Rosenfeld & Muller (2019) também encontraram associação positiva entre LDMC e biomassa acima do solo. O LDMC é uma característica relacionada com baixas taxas de crescimento, mas também é considerado um bom preditor da biomassa acima do solo (SMART et al., 2017). A associação positiva entre biomassa e LDMC pode estar relacionada ao fato de que LDMC é associado com a densidade média dos tecidos da folha (DÍAZ; CABIDO, 2001; PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013), que indica crescimento lento. Espécies de crescimento lento que investem muito em tecidos foliares podem proporcionar à comunidade uma maior biomassa, dependendo da altura máxima, que também influencia no sequestro de carbono e estoque de biomassa (FINEGAN et al., 2014; ROSENFELD; MÜLLER, 2019). Nesse sentido, árvores altas e grandes, associadas com altos valores de LDMC podem apresentar um incremento em biomassa acima do solo (ROSENFELD; MÜLLER, 2019).

Vale ressaltar, que o SLA foi a característica funcional mais frequente nos modelos selecionados. Essa é uma característica muito associada com a capacidade fotossintética das plantas, com a taxa de crescimento, qualidade nutricional da folha e conseqüentemente com a taxa de decomposição (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Por apresentar associação com vários processos importantes, o SLA é uma

característica que vem sendo amplamente estudada (POORTER; BONGERS, 2006; TOLEDO-ACEVES; LÓPEZ-BARRERA; VÁSQUEZ-REYES, 2017; WRIGHT et al., 2004). Devido a isso, ressalta-se a importância em considerar essa característica funcional em estudos que avaliem a interação entre características funcionais e processos ecossistêmicos. Em um plantio florestal, o crescimento e sobrevivência de uma muda é afetado pela disponibilidade de recursos como luz, água e nutrientes e pela eficiência no uso dos recursos (BINKLEY; LUIZ; RYAN, 2004; MONTEITH; MOSS, 1977; RICHARDS et al., 2010). Dessa forma, espécies com características aquisitivas, como as pioneiras, podem contribuir com a aquisição de recursos primários, que são essenciais para o início do processo de sucessão florestal. Já as espécies com características conservativas, como as clímax, são imprescindíveis para a manutenção de processos e reservas de nutrientes importantes, como o carbono.

Os resultados do presente estudo têm importantes implicações para a restauração ecológica baseada em plantio de mudas em florestas tropicais. Primeiro, reforçou que o grupo sucessional ao qual as espécies pertencem indica quais as principais características funcionais as espécies apresentam. O agrupamento de espécies com base em suas características funcionais pode auxiliar na definição das espécies mais adequadas para comporem modelos de restauração ecológica com foco em alguns processos do solo. O plantio de espécies com características aquisitivas (e.g. alto SLA, baixo carbono) auxilia na aquisição e eficiência no uso de recursos limitantes e na cobertura vegetal do solo, grande parte por conta das altas taxas de decomposição. Já as espécies com características conservativas auxiliam na dinâmica e manutenção de alguns processos (e.g. carbono do solo) devido a características como taxas mais lentas de decomposição e maior permanência no ecossistema. Segundo, demonstrou que, no geral, a média ponderada da comunidade dominante e a diversidade de funções que as espécies proporcionam são mais importantes para processos ecossistêmicos do solo do que puramente a biomassa acima do solo em áreas de restauração ecológica na Mata Atlântica. Esses resultados sustentam a Teoria da Razão de Massa (GRIME, 1998), onde as espécies mais abundantes contribuem de maneira significativa nos processos da comunidade. Além disso, indica que a diversidade funcional também é importante em comunidades em processo de restauração, pois uma maior partição de nicho possibilita a coexistência de diversas funções importantes para a recuperação do solo (GRIME, 2006; PACALA; TILMAN, 1994; PILLAR et al., 2009). Dessa forma, para um projeto de restauração ecológica alcançar o sucesso, o seu planejamento deve ser claro em relação aos processos ecossistêmicos mais importantes que se deseja restaurar e fazer a escolha das espécies baseada em suas características funcionais.

6. CONCLUSÕES

As comunidades em processo de restauração ecológica na Mata Atlântica que possuem diferentes arranjos de espécies, apresentaram diferenças em relação a composição e a diversidade funcional. Os efeitos da média ponderada da comunidade foram mais importantes do que a diversidade funcional e a biomassa acima do solo sobre os processos ecossistêmicos do solo. Entretanto, a diversidade funcional também teve contribuição importante sobre os processos ecossistêmicos avaliados. Os atributos funcionais das espécies se mostraram como elementos chave para o incremento e manutenção de processos ecossistêmicos do solo em áreas de restauração ecológica na Mata Atlântica. Nesse sentido, o uso de arranjos de espécies (e abundâncias) que possuam

atributos funcionais relacionados com os processos ecossistêmicos e que proporcionem uma alta diversidade funcional devem ser considerados em projetos de restauração ecológica.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERTI, G. et al. Soil C : N stoichiometry controls carbon sink partitioning between above-ground tree biomass and soil organic matter in high fertility forests. **Biogeosciences and Forestry**, v. 8, n. 1, p. 195–206, 2015.
- ANDREASEN, J. K. et al. Considerations for the development of a terrestrial index of ecological integrity. **Ecological Indicators**, v. 1, p. 21–35, 2001.
- ARONSON, J. et al. What role should government regulation play in ecological restoration? Ongoing debate in São Paulo State, Brazil. **Res**, v. 19, n. 6, p. 690–695, 2011.
- ARONSON, J.; OVALLE, C.; AVENDANO, J. Ecological and economic rehabilitation of degraded “Espinales” in the subhumid Mediterranean-climate region of Central Chila. **Landscape and Urban Planning**, v. 24, n. 3, p. 15–21, 1993.
- ASSESSMENT, M. E. **Ecosystems and human well-being**. [s.l: s.n.].
- BARALOTO, C. et al. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. **Ecology Letters**, v. 13, p. 1338–1347, 2010.
- BECKNELL, J. M.; POWERS, J. S. Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. v. 613, n. February, p. 604–613, 2014.
- BINKLEY, D.; LUIZ, J.; RYAN, M. G. Thinking about efficiency of resource use in forests. **Forest Ecology and Management**, v. 193, n. 1–2, p. 5–16, 2004.
- BOUKILI, V. K.; CHAZDON, R. L. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 24, p. 37–47, 2017.
- BRANCALION, P. H. S. et al. Instrumentos legais podem contribuir para a restauração de florestas tropicais biodiversas. **Revista Arvore**, v. 34, n. 3, p. 455–470, 2010.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v. 15, n. 1, p. 40–42, 1965.
- BURNS, R. G. et al. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 58, p. 216–234, 2013.
- CAMPANHA, M. M. et al. Teores e Estoques de Carbono no Solo de Sistemas Agroflorestais e Tradicionais no Semiárido Brasileiro. **Circular Técnica**, v. 42, 2008.
- CARBONE CARNEIRO, M. A. et al. Carbono orgânico, nitrogênio total, biomassa e atividade microbiana do solo em duas cronossequências de reabilitação após a mineração de bauxita. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 32, n. 621–632, 2008.
- CARDINALE, B. J.; NELSON, K.; PALMER, M. A. Linking species diversity to the functioning of ecosystems : on the importance of environmental context. **OIKOS**, v. 91, n. March, p. 175–183, 2000.
- CHAPÍN, F. S.; MATSON, P.; MOONEY, H. **Principles of terrestrial ecosystem**

ecology. Nova Iorque: Springer, 2002.

CHAVE, J. et al. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. **Ecosystem Ecology**, v. 145, n. 1, p. 87–99, 2005.

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.

CONTI, G.; DÍAZ, S. Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 1, p. 18–28, 2013.

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

CUNHA, G. M. et al. Fósforo orgânico em solos sob florestas montanas, pastagens e eucalipto no Norte Fluminense. **Revista Brasileira de Ciencia do Solo**, v. 31, n. 4, p. 667–672, 2007.

DE-POLLI, H.; GUERRA, J. G. M. Determinação do carbono da biomassa microbiana do solo: método da fumigação-extração. 1997.

DE ARAÚJO, A. S. F.; MONTEIRO, R. T. R. Indicadores biológicos de qualidade do solo. **Bioscience Journal**, v. 23, n. 3, p. 66–75, 2007.

DE SOUZA, F. M.; BATISTA, J. L. F. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: Influence of age and restoration design on forest structure. **Forest Ecology and Management**, v. 191, n. 1–3, p. 185–200, 2004.

Díaz, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16:646–655.

DICK, R. P.; BREAKWELL, D. P.; TURCO, R. F. Soil Enzyme Activities and Biodiversity Measurements as Integrative Microbiological Indicators. In: **Methods for Assessing Soil Quality**. [s.l.: s.n.]. p. 247–271.

DORAN, J. W.; ZEISS, M. R. Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. **Applied Soil Ecology**, v. 15, n. 1, p. 3–11, 2000.

EATON, W. D. Microbial and nutrient activity in soils from three different subtropical forest habitats in Belize, Central America before and during the transition from dry to wet season. **Applied Soil Ecology**, v. 16, p. 219–227, 2001.

EBELHAR, S. A.; FRYE, W. W.; BLEVINS, R. L. Nitrogen from Legume Cover Crops for No-Tillage Corn1. **Agronomy Journal**, v. 76, n. 1, p. 51, 1984.

FERNÁNDEZ, I. E. et al. Reversibilidade do fósforo não-lábil em solos submetidos à redução microbiana e química II - extrações sucessivas do fósforo pela resina de troca aniônica. **Revista Brasileira de Ciencia do Solo**, v. 32, n. 6, p. 2319–2330, 2008.

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, 2014.

- FOUDYL-BEY, S.; BRAIS, S.; DROUIN, P. Litter heterogeneity modulates fungal activity, C mineralization and N retention in the boreal forest floor. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 100, p. 264–275, 2016.
- GARCÍA-PALACIOS, P. et al. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 1045–1053, 2013.
- GARCIA, C.; HERNANDEZ, T.; COSTA, F. Potential use of dehydrogenase activity as an index of microbial activity in degraded soils. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 28, n. 1–2, p. 123–134, 1997.
- GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, 2004.
- GIL-SOTRES, F. et al. Different approaches to evaluating soil quality using biochemical properties. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 37, n. 5, p. 877–887, 2005.
- GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 891–899, 1998.
- GRIME, J. P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. **Journal of Vegetation Science**, v. 17, n. 2, p. 255–260, 2006.
- GUIMARÃES, Z. T. M. et al. Leaf traits explaining the growth of tree species planted in a Central Amazonian disturbed area. **Forest Ecology and Management**, v. 430, p. 618–628, 2018.
- HARIDASAN, M. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian of Plant Physiology**, v. 20, n. 3, p. 183–195, 2008.
- HÄTTENSCHWILER, S.; FROMIN, N.; BARANTAL, S. Functional diversity of terrestrial microbial decomposers and their substrates. **Comptes Rendus Biologies**, v. 334, p. 393–402, 2011.
- HOBBIE, S. E.; VITOUSEK, P. M. Nutrient regulation of decomposition in Hawaiian montane forests: do the same nutrients limit production and decomposition. **Ecology**, v. 81, n. 7, p. 1867–1877, 2000.
- HOLL, K. D.; AIDE, T. M. When and where to actively restore ecosystems? **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1558–1563, 2011.
- HÜTTL, R. F.; SCHNEIDER, B. U. Forest ecosystem degradation and rehabilitation 1. **Ecological E**, v. 10, n. 1, p. 19–31, 1998.
- JENKINSON, D. S.; POWLSON, D. S. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil - V. **Soil Biol. Biochem.**, v. 8, p. 209–213, 1975.
- KAGEYAMA, P. Y.; CASTRO, C. F. A. Sucessão secundária, estrutura genética e plantações de espécies arbóreas nativas. **IPEF**, v. 41–42, p. 83–93, 1989.
- KLEIMAN, G. D.; RYLANDS, A. B. **Lion Tamarins: Biology and Conservation**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2002.
- KÖGEL-KNABNER, I. et al. Organo-mineral associations in temperate soils : Integrating biology, mineralogy , and organic matter chemistry. **J. Plant. Nutr. Soil Sci.**, v. 171, p.

61–82, 2008.

LAGANIÈRE, J.; ANGERS, D. A.; PARÉ, D. Carbon accumulation in agricultural soils after afforestation: A meta-analysis. **Global Change Biology**, v. 16, n. 1, p. 439–453, 2010.

LAL, R. et al. Soil carbon sequestration to mitigate climate change and advance food security. **Soil Science**, v. 172, n. 12, p. 943–956, 2007.

LAMB, D.; ERSKINE, P. D.; PARROTTA, J. A. Restoration of degraded tropical forest landscapes. **Science**, v. 310, n. 5754, p. 1628–1632, 2005.

LANGE, M. et al. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. **Nature Communications**, n. 6, p. 1–8, 2015.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2000.

LAUGHLIN, D. C. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 771–784, 2014.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545–556, 2002.

LEFCHECK, J. S. PiecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 5, p. 573–579, 2016.

LEHMANN, J. et al. Inorganic and organic soil phosphorus and sulfur pools in an Amazonian multistrata agroforestry system. **Agroforestry Systems**, v. 53, n. 2, p. 113–124, 2001.

LI, W. et al. Community-weighted mean traits but not functional diversity determine the changes in soil properties during wetland drying on the Tibetan Plateau. p. 137–147, 2017.

LI, X. et al. Influence of earthworm invasion on soil microbial biomass and activity in a northern hardwood forest. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 34, n. 12, p. 1929–1937, 2002.

LIMA, H. C. DE et al. Caracterização fisionômico-florística e mapeamento da vegetação da Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, v. 57, n. 3, p. 369–389, 2006.

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, 2015.

LOMOV, B. B. et al. Are butterflies and moths useful indicators for restoration monitoring? A pilot study in Sydney's Cumberland Plain Woodland. **Ecological Management & Restoration**, v. 7, n. 3, p. 204–210, 2006.

LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v. 412, n. 5, p. 72–76, 2001.

LU, D. et al. Classification of successional forest stages in the Brazilian Amazon basin. **Forest Ecology and Management**, v. 181, p. 301–312, 2003.

- LUTZOW, M. V. et al. Stabilization of organic matter in temperate soils : mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review. **European Journal of Soil Science**, v. 57, n. August, p. 426–445, 2006.
- MAGNAGO, L. F. S. et al. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 475–485, 2014.
- MARY, B. et al. Interactions between decomposition of plant residues and nitrogen cycling in soil. **Plant and Soil**, v. 181, p. 71–82, 1996.
- MASON, N. W. H. et al. Functional richness , functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. **OIKOS**, v. 1, n. 111, p. 112–118, 2005.
- MATZEK, V.; WARREN, S.; FISHER, C. Incomplete recovery of ecosystem processes after two decades of riparian forest restoration. **Restoration Ecology**, v. 24, n. 5, p. 637–645, 2016.
- 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. 1–10, 2018.
- MIDORI, M. Y. et al. Atributos químicos e bioquímicos em solos degradados por mineração de estanho e em fase de recuperação em ecossistema Amazônico. **Revista Brasileira de Ciencia do Solo**, v. 39, n. 3, p. 714–724, 2015.
- MONTEITH, J. L.; MOSS, C. J. Climate and the Efficiency of Crop Production in Britain [and Discussion]. p. 277–294, 1977.
- MORAES, L. F. D. DE et al. Plantio de espécies arbóreas nativas para a restauração ecológica na Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, v. 57, n. 3, p. 477–489, 2006.
- MORAES, L. F. D.; CAMPELLO, E. F. C.; FRANCO, A. A. Restauração florestal: Do diagnóstico de degradação ao uso de indicadores ecológicos para o monitoramento das ações. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 2, p. 437–451, 2010.
- MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. Lavras: UFLA, 2006.
- MOSER, P. et al. Interaction between extreme weather events and mega-dams increases tree mortality and alters functional status of Amazonian forests. **Journal of Applied Ecology**, n. August, p. 1–11, 2019.
- MURCIA, C. et al. Challenges and Prospects for Scaling-up Ecological Restoration to Meet International Commitments: Colombia as a Case Study. **Conservation Biology**, v. 9, n. June, p. 213–220, 2016.
- NADROWSKI, K.; WIRTH, C.; SCHERER-LORENZEN, M. Is forest diversity driving ecosystem function and service? **Current Opinion in Environmental Sustainability**, v. 2, n. 1–2, p. 75–79, 2010.
- NAEEM, S.; LI, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. **Nature**, v. 390, n. December, p. 507–509, 1997.
- NORDEN, N. et al. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States**

of America, v. 112, n. 26, p. 8013–8018, 2015.

OCIO, J. A.; BROOKES, P. C. An evaluation of methods for measuring the microbial biomass in soils following recent additions of wheat straw and the characterization of the biomass that develops. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 22, n. 5, p. 685–694, 1990.

OLIVEIRA, J. R. A.; MENDES, I. C.; VIVALDI, L. Carbono da biomassa microbiana em solos de cerrado sob vegetação nativa e sob cultivo: avaliação dos métodos fumigação-incubação e fumigação-extração. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 25, n. 4, p. 836–871, 2001.

OLIVEIRA, R. A. C.; MARQUES, R.; MARQUES, M. C. M. Plant diversity and local environmental conditions indirectly affect litter decomposition in a tropical forest. **Applied Soil Ecology**, v. 134, n. November 2017, p. 45–53, 2019.

ORCHAD, V. A.; COOK, F. J. Relationship between soil respiration and soil moisture. **Soil Biol. Biochem.**, v. 15, n. 4, p. 447–453, 1983.

ORWIN, K. H. et al. Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. n. C, p. 1074–1083, 2010.

OSTERTAG, R. et al. Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 4, p. 805–809, 2015.

PACALA, S. W.; TILMAN, D. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. **The American Naturalist**, v. 143, n. 2, p. 222–257, 1994.

PAIXÃO, F. A. et al. Quantificação do estoque de carbono e avaliação econômica de diferentes alternativas de manejo em um plantio de eucalipto. **Revista Arvore**, v. 30, n. 3, p. 411–420, 2006.

PARROTTA, J. A.; KNOWLES, O. H. Restoring tropical forests on lands mined for bauxite: Examples from the Brazilian Amazon. **Ecological Engineering**, v. 17, n. 2–3, p. 219–239, 2001.

PARROTTA, J. A.; TURNBULL, J. W.; JONES, N. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. **Forest Ecology and Management**, v. 99, n. 1–2, p. 1–7, 1997.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v. 61, n. 34, p. 167–234, 2013.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Extinction and the loss of functional diversity. **Proceedings: Biological Sciences**, v. 269, n. 1501, p. 1721–1727, 2002.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. REVIEWS AND Functional diversity : back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741–758, 2006.

PILLAR, V. D. et al. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, n. 2, p. 334–348, 2009.

PODGAISKI, L. R.; JR, M. DE S. M.; PILLAR, V. D. O uso de atributos funcionais de invertebrados terrestres na ecologia: o que, como e por quê? **Oecologia Australis**, v. 15, n. 4, p. 835–853, 2011.

- POORTER, L.; BONGERS, F. Leaftraits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733–1743, 2006.
- PRESCOTT, C. E. Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? **Biogeochemistry**, v. 101, n. 1, p. 133–149, 2010.
- PRIMAVESI, A. **Ecological Soil Management: Agriculture in Tropical Regions**. São Paulo: Nobel, 2002.
- PYWELL, R. F. et al. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. n. ii, p. 65–77, 2003.
- QUESADA, C. A. et al. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **Biogeosciences**, v. 7, n. 5, p. 1515–1541, 2010.
- QUILCHANO, C.; MARAÑÓN, T. Dehydrogenase activity in Mediterranean forest soils. **Biol Fertil Soils**, v. 35, p. 102–107, 2002.
- REISS, J. et al. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 24, n. 9, p. 505–514, 2009.
- RICHARDS, A. E. et al. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. **Tree Physiology**, v. 30, n. 9, p. 1192–1208, 2010.
- RICOTTA, C.; MORETTI, M. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. **Oecologia**, v. 167, p. 181–188, 2011.
- RODRIGUES, R. R. et al. On the restoration of high diversity forests : 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1242–1251, 2009.
- ROSENFELD, M. F.; MÜLLER, S. C. Predicting restored communities based on reference ecosystems using a trait-based approach. **Forest Ecology and Management**, v. 391, p. 176–183, 2017.
- ROSENFELD, M. F.; MÜLLER, S. C. Assessing ecosystem functioning in forests undergoing restoration. **Restoration Ecology**, v. 27, n. 1, p. 158–167, 2018.
- ROSENFELD, M. F.; MÜLLER, S. C. Plant Traits Rather than Species Richness Explain Ecological Processes in Subtropical Forests. **Ecosystems**, 2019.
- RUAN, H. H. et al. Asynchronous fluctuation of soil microbial biomass and plant litterfall in a tropical wet forest. **Plant and Soil**, v. 260, n. 1–2, p. 147–154, 2004.
- RUIZ-JAEN, M. C.; AIDE, T. M. Restoration Success : How Is It Being Measured? **Restoration Ecology**, v. 13, n. 3, p. 569–577, 2005.
- RUIZ-JAEN, M. C.; POTVIN, C. Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. **New Phytologist**, v. 189, n. 4, p. 978–987, 2011.
- SANSEVERO, J. B. B. et al. Natural regeneration in plantations of native trees in lowland Brazilian Atlantic Forest: community structure, diversity and dispersal syndromes. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 3, p. 379–389, 2011.
- SCARANO, F. R.; CATTÂNIO, J. H.; CRAWFORD, R. M. M. Root carbohydrate storage in young saplings of an Amazonian tidal varzea forest before the onset of the wet season.

Acta Botanica Brasilica, v. 8, p. 129–139, 1994.

SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. **Nature**, v. 413, n. October, p. 591–596, 2001.

SCHERER-LORENZEN, M. et al. The Design of Experimental Tree Plantations for Functional Biodiversity Research 16 . 1 Introduction , or “ Why Do We Need Diversity Experiments with Trees ?” **Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems**, v. 176, p. 347–376, 2005.

SCHERER-LORENZEN, M.; BONILLA, J. L.; POTVIN, C. Tree species richness affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity experiment. **Oikos**, v. 116, n. 12, p. 2108–2124, 2007.

SCHNURER, J.; ROSSWALL, T. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter. *Appl Environ Microbiol* 43, n. 6, p. 1256–1261, 1982.

SELLE, G. L. Nutrient cycling in forest ecosystems. **Bioscience Journal**, v. 23, n. 4, p. 29–39, 2007.

SILVA, E. E. DA; AZEVEDO, P. H. S. DE; DE-POLLI, H. Comunicado 99 Técnico. **Comunicado Técnico**, v. 99, p. 1–4, 2007.

SILVA, M.; SIQUEIRA, E. R.; COSTA, J. L. DA S. Hidrólise de diacetato de fluoresceína como bioindicador da atividade microbológica de um solo submetido a reflorestamento. **Ciência Rural**, v. 34, n. 5, p. 1493–1496, 2004.

SMART, S. M. et al. Leaf dry matter content is better at predicting above- ground net primary production than specific leaf area. **Functional Ecology**, n. 31, p. 1336–1344, 2017.

SOARES-FILHO, B. et al. Cracking Brazil ’ s Forest Code. **Science**, v. 344, p. 363–364, 2014.

SORREANO, M. C. M.; RODRIGUES, R. R.; BOARETTO, A. E. **Guia de Nutrição – para Espécies Florestais Nativas**. São Paulo: Oficina de textos, 2012.

STENBERG, B. Monitoring Soil Quality of Arable Land: Microbiological Indicators. **Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science**, v. 49, n. 1, p. 1–24, 1999.

STRASSBURG, B. B. N. et al. triple conservation gains and halve costs. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, n. January, p. 62–70, 2019.

SUDING, B. K. et al. Committing to ecological restoration. **Science**, v. 348, n. 6235, p. 638–640, 2015.

SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. **American Journal of Botany**, v. 95, n. 4, p. 516–519, 2008.

SZOTT, L. T.; MELENDEZ, G. Phosphorus availability under annual cropping , alley cropping , and multistrata agroforestry systems. **Agroforestry Systems**, v. 53, n. 2, p. 125–132, 2001.

TIEMANN, L. K.; BILLINGS, S. A. Indirect Effects of Nitrogen Amendments on Organic Substrate Quality Increase Enzymatic Activity Driving Decomposition in a

- Mesic Grassland. **Ecosystems**, v. 14, n. 2, p. 234–247, 2011.
- TILMAN, D. et al. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. **Science**, v. 277, p. 1300–1302, 1997.
- TILMAN, D. THE ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF CHANGES IN BIODIVERSITY : Perspectives. **Ecology**, v. 80, n. 5, p. 1455–1474, 1999.
- TOLEDO-ACEVES, T.; LÓPEZ-BARRERA, F.; VÁSQUEZ-REYES, V. Preliminary analysis of functional traits in cloud forest tree seedlings. **Trees**, v. 31, p. 1253–1262, 2017.
- TRAUTE-HEIDI, A.; DOMSCH, K. H. Application of eco-physiological quotients (qCO₂ and qD) on microbial biomasses from soils of different cropping histories. **Soil Biol. Biochem.**, v. 22, n. 2, p. 251–255, 1990.
- TRIVELIN, P. C. O. et al. Perdas do nitrogênio da uréia no sistema solo-planta Material e Métodos Os estudos foram desenvolvidos no campo experimental. **Pesq. agropec. bras.**, v. 37, n. 2, p. 193–201, 2002.
- VALLADARES, F. et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. v. 81, n. 7, p. 1925–1936, 2000.
- VAN DER SANDE, M. T. et al. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 5, p. 1223–1234, 2017.
- VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290–2301, 2008.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional ! **OIKOS**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.
- WARDLE, D. A. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. **Biol. Rev.**, v. 67, n. 3, p. 321–356, 1992.
- WARDLE, D. A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. **Ecology Letters**, v. 9, p. 870–886, 2006.
- WEEDON, J. T. et al. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? **Ecology Letters**, v. 12, n. 1, p. 45–56, 2009.
- WILLIAMS, N. M. et al. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2280–2291, 2010.
- WILSEY, B. J.; POTVIN, C. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Importance of Species Evenness in an Old Field. **Ecology**, v. 81, n. 4, p. 887, 2000.
- WORTLEY, L.; HERO, J. M.; HOWES, M. Evaluating ecological restoration success: A review of the literature. **Restoration Ecology**, v. 21, n. 5, p. 537–543, 2013.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, p. 821–827, 2004.
- ZAHAWI, R. A. et al. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. **Journal of Applied Ecology**, v. 50, n. 1, p. 88–96, 2013.

8. ANEXOS

Anexo A - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento de espécies pioneiras (Pi)

Espécie	Família	N	Área basal (m ²)
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	Euphorbiaceae	90	1.509
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	7	0.069
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Verbenaceae	54	0.915
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Meliaceae	37	0.390
<i>Inga edulis</i> Mart.	Fabaceae	1	0.002
<i>Miconia calvescens</i> DC.	Melastomataceae	11	0.233
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae	14	0.049
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	Asteraceae	2	0.032
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem & Schult.	Primulaceae	1	0.004
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	Peraceae	1	0.006
<i>Pleroma granulosum</i> (Desr.) D. Don	Melastomataceae	1	0.005
Indet	Myrtaceae	3	0.012
<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi	Anacardiaceae	4	0.026
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	1	0.002
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	3	0.079
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Cannabaceae	1	0.006
Total		231	3.340

Anexo B - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento de espécies secundárias (Se)

Espécie	Família	N	Área basal (m ²)
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	Euphorbiaceae	3	0.012
<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	Moraceae	1	0.003
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	3	0.047
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. Ex Benth	Fabaceae	8	0.095
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Verbenaceae	1	0.045
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	2	0.004
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Meliaceae	71	0.314
Indet 1	Myrtaceae	1	0.003
<i>Inga edulis</i> Mart.	Fabaceae	19	0.269
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	Caricaceae	7	0.186

<i>Miconia calvescens</i> DC.	Melastomataceae	3	0.007
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae	5	0.015
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem & Schult.	Primulaceae	1	0.025
<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	Lauraceae	8	0.177
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	Lauraceae	2	0.010
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	Peraceae	1	0.002
<i>Pleroma granulorum</i> (Desr.) D. Don	Melastomataceae	25	0.787
<i>Pseudobombax majus</i> (A.Robyns) Carv.-Sobr.	Malvaceae	58	0.698
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G. P. Lewis & M. P. Lima	Fabaceae	13	0.122
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Siparunaceae	3	0.008
<i>Solanum swartzianum</i> Roem. & Schult.	Solanaceae	1	0.004
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	13	0.994
Total		192	3.827

Anexo C - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento de espécies clímax (Cl)

Espécie	Família	N	Área basal (m2)
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Calophyllaceae	32	0.29
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	Lecythidaceae	1	0.00
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	7	0.09
<i>Cedrella fissilis</i> Vell.	Meliaceae	4	0.02
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemão ex Benth	Fabaceae	7	0.06
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Meliaceae	72	0.00
Indet 1	Myrtaceae	19	1.19
Indet 2	Myrtaceae	1	0.00
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	Fabaceae	1	0.01
<i>Miconia calvescens</i> DC.	Melastomataceae	3	0.00
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae	1	0.03
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Fabaceae	3	2.12
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Fabaceae	41	0.93
Total		192	4.771

Anexo D - Lista da composição de espécies e área basal do tratamento com espécies de todos os grupos (All)

Espécie	Família	N	Área basal (m ²)
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	Euphorbiaceae	33	0.325
<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	Moraceae	2	0.011
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Calophyllaceae	4	0.017
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	Lecythidaceae	1	0.005
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Urticaceae	2	0.010
<i>Cedrella fissilis</i> Vell.	Meliaceae	6	0.189
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	Verbenaceae	20	0.411
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	Meliaceae	18	0.284
<i>Indet 1</i>	Myrtaceae	10	0.340
<i>Inga edulis</i> Mart.	Fabaceae	27	0.452
<i>Miconia calvescens</i> DC.	Melastomataceae	3	0.010
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Melastomataceae	1	0.002
<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	Lauraceae	5	0.023
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	Peraceae	1	0.002
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	Fabaceae	7	0.578
<i>Pleroma granulosum</i> (Desr.) D. Don	Melastomataceae	17	0.806
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	Siparunaceae	5	0.016
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	1	0.003
Total		163	3.485

Anexo E – Biomassa acima do solo por parcela

	Biomassa acima do solo (kg)
Pi_1	1515.88
Se_2	2347.39
Cl_3	2136.48
All_4	2850.99
Pi_5	3589.60
All_6	3113.61
Se_7	3522.03
Cl_8	3262.06
Pi_9	7457.34
Cl_10	7207.67
All_11	3944.34

Se_12	3417.99
Cl_13	3073.80
Pi_14	3662.43
Se_15	3872.34
All_16	3982.14

Anexo F – Métricas de diversidade funcional por parcela

Riqueza funcional (FRich), Equabilidade funcional (FEve), Divergência funcional (FDiv) e entropiaa quadrática de Rao por parcela

Parcela	FRich	FEve	FDiv	Rao
Pi_1	5.57	0.52	0.9	3.73
Se_2	14.68	0.52	0.8	4.41
Cl_3	5.94	0.54	0.93	9.39
All_4	15.35	0.58	0.67	4.74
Pi_5	7.61	0.53	0.65	3.98
All_6	3.02	0.78	0.76	4.27
Se_7	7.73	0.62	0.8	4.95
Cl_8	1.88	0.38	0.93	9.05
Pi_9	16.17	0.45	0.71	5.16
Cl_10	5.16	0.7	0.82	6.46
All_11	7.22	0.76	0.79	4.95
Se_12	20.57	0.7	0.85	6.54
Cl_13	0.43	0.85	0.93	4.57
Pi_14	1.46	0.36	0.81	4.15
Se_15	6.31	0.6	0.66	6.22
All_16	7.47	0.73	0.74	4.66

Anexo G – Valores do Community Weighted Mean (CWM) por parcela.

LA: área foliar; SLA: área foliar específica; LDMC: conteúdo de massa seca foliar;
 WD: densidade da madeira; N: nitrogênio foliar; C: carbono foliar; P: fósforo foliar.

Parcela	LA (cm²)	SLA (cm².g-1)	LDMC (mg/g)	WD (g.cm3)	N (%)	C (%)	P (g.kg-1)
Pi_1	111.60	179.39	318.30	0.36	2.65	44.52	1.10
Se_2	74.43	169.15	293.30	0.42	2.77	39.58	1.15
Cl_3	85.24	147.35	320.25	0.48	2.90	49.71	1.24
All_4	83.84	160.25	330.33	0.44	2.85	45.70	1.14
Pi_5	116.00	194.61	293.04	0.38	2.89	44.31	1.15
All_6	54.12	158.43	330.70	0.44	3.02	47.50	1.11
Se_7	84.75	166.69	302.25	0.40	2.66	40.49	1.10
Cl_8	66.54	144.36	319.22	0.50	2.98	52.69	1.19
Pi_9	141.25	180.52	292.94	0.42	2.87	43.07	1.18
Cl_10	130.40	156.13	316.97	0.58	3.29	40.29	1.19
All_11	75.19	180.37	316.64	0.48	3.02	42.06	1.08
Se_12	74.49	163.00	292.19	0.38	2.84	42.78	1.23
Cl_13	55.48	149.20	324.29	0.59	3.19	38.70	1.21
Pi_14	133.24	192.35	292.88	0.38	2.86	43.71	1.10
Se_15	91.13	145.58	328.46	0.40	2.95	44.45	1.24
All_16	91.91	169.97	334.39	0.49	3.21	44.97	1.14

Anexo H - Valores do Community Weighted Mean (CWM) por espécie (Continua)

Espécie	LA (cm²)	SLA (cm².g⁻¹)	LDMC (mg/g)	WD (g.cm³)	N (%)	C (%)	P (g.kg⁻¹)
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	68.28	172.46	358.88	0.31	2.09	48.73	0.98
<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	124.96	128.60	310.52	0.41	4.03	49.64	0.85
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	56.13	131.82	317.50	0.65	4.71	46.77	1.56
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	27.60	174.11	357.59	0.49	3.58	44.59	1.02
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	750.91	175.14	262.34	0.30	4.20	46.34	0.93
<i>Cedrella fissilis</i> Vell.	37.93	307.96	275.10	0.50	2.27	43.90	1.06
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guillem. Ex Benth	64.40	208.48	379.74	0.37	3.67	44.91	1.46
<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	50.65	233.02	255.06	0.36	3.56	44.81	1.2
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	151.70	176.45	267.54	0.37	3.30	42.90	1.57
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemão ex Benth	9.95	118.00	362.42	0.53	4.66	41.18	2.01
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	69.49	176.90	251.78	0.51	2.46	29.52	1.2
Indet. 1	35.85	102.31	446.20	0.66	3.02	45.44	0.9
Indet. 2	47.40	100.85	464.20	0.73	3.16	41.30	1.23
<i>Inga edulis</i> Mart.	31.56	137.06	383.32	0.56	3.43	45.22	1.37
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	29.14	177.07	251.04	0.26	4.39	69.86	1.34
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) A.M.G.Azevedo & H.C.Lima	43.82	226.66	326.76	0.46	3.05	47.94	1.27
<i>Miconia calvescens</i> DC.	862.99	161.41	248.74	0.54	4.06	46.21	1.04

Anexo H - Valores do Community Weighted Mean (CWM) por espécie (Continuação)

Espécie	LA (cm²)	SLA (cm².g⁻¹)	LDMC (mg/g)	WD (g.cm³)	N (%)	C (%)	P (g.kg⁻¹)
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	133.14	195.39	232.22	0.55	3.84	46.22	1.69
<i>Moquiniastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	96.92	194.52	192.24	0.41	4.15	46.35	1.36
<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	95.59	139.27	379.63	0.42	4.91	45.35	1.24
<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	33.76	191.07	270.41	0.46	3.09	48.02	2.25
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Baill.	66.95	207.99	244.56	0.46	1.87	25.90	2.14
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	5.22	114.64	386.20	0.44	2.41	77.59	1.01
<i>Pleroma granulorum</i> (Desr.) D. Don	41.87	133.84	301.79	0.48	3.33	42.23	0.82
<i>Pseudobombax majus</i> (A.Robyns) Carv.-Sobr.	83.38	183.60	288.62	0.15	1.63	47.60	0.79
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G. P. Lewis & M. P. Lima	3.25	92.74	374.96	0.50	3.07	42.14	2.34
<i>Psidium guajava</i> (L.)	29.90	110.73	343.22	0.46	2.64	40.46	2.32
<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi	6.78	126.77	392.23	0.38	1.71	44.60	0.66
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	77.90	173.91	300.39	0.60	2.64	45.43	1.12
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	16.72	109.29	403.59	0.43	3.77	44.71	1.37
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	24.38	276.02	283.42	0.23	2.18	42.49	0.99