

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA - PPGBOT

EFEITOS DA LIMITAÇÃO NUTRICIONAL DO SOLO SOBRE A POPULAÇÃO DE
Heliconia acuminata NA AMAZÔNIA CENTRAL

BRUNA MELO DE LIMA

Manaus, Amazonas

Abril, 2024

BRUNA MELO DE LIMA

**EFEITOS DA LIMITAÇÃO NUTRICIONAL DO SOLO SOBRE A POPULAÇÃO DE
Heliconia acuminata NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientador: Dr. José Luís Campana Camargo

Coorientadora: Dra. Flávia Delgado Santana

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestra em Botânica.

Manaus, Amazonas

Abril, 2024

FICHA CATALOGRÁFICA

Catologação na Publicação (CIP-Brasil)

L732e Lima, Bruna

Efeitos da limitação nutricional do solo sobre a população de *Heliconia acuminata* na Amazônia central / Bruna Melo de Lima; orientador José Luís Campana Camargo; coorientadora Flávia Delgado Santana. - Manaus: [s.l.], 2023.

0,759 MB

39p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Botânica) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2024.

1. Limitação nutricional. 2. Fertilização. 3. Herbácea de sub-bosque.. I. Camargo, José Luís Campana. II. Santana, Flávia Delgado. III. Título

CDD 580. 811 3

Banca Examinadora

Dr. Carlos Alberto Nobre Quesada

Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA)

Dr. Emilio Miguel Bruna

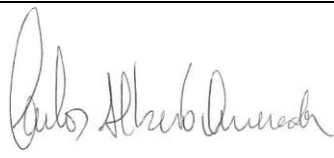


Universidade da Florida

Dr. Fabrício Beggiato Baccaro

Universidade Federal do Amazonas (UFAM)

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA)
DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
ATA DE DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO**

No dia vinte quatro de novembro de dois mil e vinte três, às 13:00 horas, horário de Manaus-AM, discente **Bruna Melo de Lima**, sob orientação de Dr. José Luís Campana Camargo do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e coorientação da Dra. Flavia Delgado Santana Pós-Doc do Programa Amazon Face do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), defendeu publicamente sua Dissertação de Mestrado intitulada ***Efeitos da limitação nutricional do solo sobre a população de Heliconia acuminata L. C. Richard na Amazônia Central***. A banca examinadora foi composta pelo Dr. Carlos Alberto Nobre Quesada do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dr. Emilio Miguel Bruna da University of Florida e do Dr. Fabrício Beggiato Baccaro da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), tendo como suplente: Dr. Rafael Leandro de Assis do Instituto Tecnológico Vale (ITV) e a Dra. Nathielly Pires Martins da Technical University of Munich. A defesa foi presidida pelo orientador. Após a exposição pública do trabalho, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, que emitiram seus pareceres conforme indicado abaixo:

Examinador	Parecer	Assinatura
Carlos Alberto Nobre Quesada	(x) Aprovado () Reprovado	
Emilio Miguel Bruna	(X) Aprovado () Reprovado	
Fabrício Beggiato Baccaro	(X) Aprovado () Reprovado	
Rafael Leandro de Assis	() Aprovado () Reprovado	
Nathielly Pires Martins	() Aprovado () Reprovado	

Manaus (AM), 24 de novembro de 2023.

OBS: Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que foi aprovada e assinada pelos membros da Comissão Examinadora, pelo orientador e pela Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA.

José Luís Camargo.

José Luís Campana Camargo
Orientador

Documento assinado digitalmente
gov.br CHARLES EUGENE ZARTMAN
Data: 12/12/2023 13:14:18-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Coordenador PPGBOT-INPA

Sinopse:

Neste trabalho investigamos a influência da limitação nutricional do solo sobre aspectos demográficos, reprodutivo e vegetativo de *Heliconia acuminata* na Amazônia central.

Palavras-chave: Limitação nutricional; fertilização; herbácea de sub-bosque.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. E com o apoio do Governo do Estado do Amazonas por meio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas.

Agradeço aos meus pais, Liete e Frank, minha maior essência e fortaleza, obrigada por me apoiarem e darem forças em todos os momentos.

Aos meus queridos irmãos, Fernanda e Bruno, minha cunhada Bia e minha sobrinha Erika pela força e apoio nesta caminhada.

Aos meus orientadores, que de todas as formas que poderiam me orientar, o fizeram com empatia, sempre me incentivando a melhorar, o que tornou esse processo um campo confortável e acolhedor de crescimento. Em especial ao meu orientador Zé Luís, que com toda sua tranquilidade e experiência, me fez conhecer e vislumbrar a ecologia e suas interações com solos Amazônicos. E à minha coorientadora Flavinha gostaria de expressar minha gratidão, uma mulher cientista em quem tenho grande inspiração, cuja dedicação e sabedoria foram fundamentais para meu crescimento acadêmico e pessoal, tenho sorte por ter tido vocês como orientadores.

À minha amiga do coração Ingrid, que me acompanha desde a faculdade nos momentos da minha vida pessoal e profissional, sempre me incentivando a trilhar uma vida acadêmica.

Agradeço ao Laboratório Ciclos Biogeoquímicos por esses dois anos de convivência, primeiro agradeço às colegas da sala de mestrado: Maria, Alessandra, Rebeca e Amanda, com quem tive conversas intermináveis com muitas risadas e choros. Aos amigos do lab. Nathielly, Jéh Rosa, Lay, Yago, Fê Luz, Cilene, Gyovanni, Lara, Barbara, Iza e Sabrina, pelos bons momentos compartilhados. À Anninha e José queridos amigos que compartilharam todos seus conhecimentos de modelos lineares comigo. Ao Raffa que com todo seu entusiasmo pela floresta e pela ciência, fazia brilhar meus olhos novamente quando eu me sentia perdida no mestrado, e todo o apoio e confiança que me deu durante meus campos. À dupla apocalíptica Cássio e Julia com quem tive a alegria de viver muitos momentos divertidos. Muitos de vocês se tornaram amigos da vida, obrigada!

Aos meus queridos amigos da botânica, Thiago Mouzinho e Silvia Silva com quem compartilhei vários momentos bons e ruins da pós-graduação. Ao meu amigo Pedro Cavalcante que muito me ajudou nos meus campos e junto com a Brenda e Hyago me deram a oportunidade de conhecer reservas encantadoras em seus campos.

À minha turma de mestrado com quem compartilhei os primeiros momentos da pós-graduação no período de isolamento social da pandemia, com todas as inseguranças que ao longo do processo se tornaram fonte de amadurecimento, sou grata pelas várias experiências nas disciplinas e campos memoráveis que tivemos, foi maravilhoso poder compartilhar essa fase com pessoas tão queridas.

À equipe de pesquisadores que direta e indiretamente contribuíram para o meu trabalho, Beto Quesada, Iza Aleixo, Fabrício Baccaro, Renato Salomão, Rafael Assis.

Aos assistentes de campo, Pedrinho, Francisco, Juninho e Osmaildo, que compartilharam todos seus conhecimentos sobre as helicônias e experiências de campo comigo.

Aos meus colegas do PPG/ECO e PPG/CFT, Débora, Gleycon e Maju por toda a ajuda em campo e colaboração nas análises de dados.

Ao Amazon Fertilisation Experiment (AFEX) por disponibilizar recurso e parte dos dados utilizados neste estudo.

À equipe de Logística e Colaboradores do PDBFF, Rosely, Sergio, Breno, Ari, Luiz, Ivany, por todo o suporte para realizar os campos.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPG/BOT) pela oportunidade do mestrado e por disponibilizar toda a infraestrutura necessária para a realização deste estudo.

Finalmente, agradeço aos revisores da dissertação Marina Côrtes, Flávia Costa, Mauro Guida e Laynara Lugli cujos comentários e sugestões foram muito construtivos para a versão final do trabalho escrito e certamente melhoraram a qualidade dos manuscritos.

Resumo

Na Amazônia Central, as florestas de terra firme estão sobre solos com as menores concentrações de nutrientes minerais, essa limitação pode influenciar na dinâmica populacional de plantas. Este estudo investigou os efeitos da fertilização com Fósforo (P), Nitrogênio (N) e Cátions no desempenho da espécie herbácea *H. acuminata*, que é naturalmente comum e abundante na bacia Amazônica. Observamos o impacto desses nutrientes nas características vegetativas, reprodutivas e demográficas, após cinco anos de fertilização. Os resultados indicaram que a adição de Cátions refletiu em menores valores de massa foliar por área (LMA), ou seja, indivíduos com maior potencial de investimento em aquisição de carbono, o que pode ser atribuído à melhora na disponibilidade de nutrientes no solo. Além disso, o P aumentou o potencial reprodutivo dos indivíduos, enquanto a adição de Cátions no efeito contrário. A adição de N resultou em uma diminuição no número de plântulas, sugerindo que o excesso de N pode ter impactos negativos. Tanto a área basal das árvores da floresta e o índice de área foliar (LAI) afetaram os indivíduos de *H. acuminata*. Tais resultados contribuíram para ampliar uma compreensão dos efeitos da limitação nutricional dos solos da Amazônia Central nas plantas, especialmente no estrato herbáceo da floresta. Além disso, ressalta a importância de considerar as respostas específicas das espécies à fertilização e as complexas interações entre nutrientes, luminosidade e demografia vegetal em ecossistemas tropicais. Concluindo que pudemos entender um pouco mais sobre as implicações das limitações nutricionais nos ciclos biogeoquímicos na Amazônia Central.

Palavras-chave: Limitação nutricional; fertilização; herbácea de sub-bosque.

Abstract

In the Central Amazon, terra firma forests are located on soils with the lowest concentrations of mineral nutrients; nutritional limitations can influence plant population dynamics. This study investigated the effects of fertilization with Phosphorus (P), Nitrogen (N), and Cations on the performance of the herbaceous species *H. acuminata*, which is naturally common and abundant in the Amazon basin. We observed the impact of these nutrients on vegetative, reproductive, and demographic characteristics after five years of fertilization. The results indicated that the addition of Cations resulted in lower values of leaf mass per area (LMA), that is, individuals with more significant potential for investment in carbon acquisition, which can be attributed to the improvement in the availability of nutrients in the soil. Furthermore, P increased the reproductive potential of individuals, while the addition of Cations resulted in the opposite effect. Adding N decreased the number of seedlings, suggesting that excess N may have negative impacts. The basal area of forest trees and the leaf area index (LAI) affected *H. acuminata* individuals. These results expanded our understanding of the effects of nutritional limitation in Central Amazonian soils on plants, especially in the herbaceous stratum of the forest. Furthermore, it highlighted the importance of considering species-specific responses to fertilization and the complex interactions between nutrients, light, and plant demography in tropical ecosystems. In conclusion, we could understand more about the implications of nutritional limitations on biogeochemical cycles in the Central Amazon.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	12
INTRODUÇÃO.....	13
OBJETIVO.....	15
MATERIAL E MÉTODOS.....	15
RESULTADOS.....	19
DISCUSSÃO.....	24
CONCLUSÃO.....	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	27

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Croquis mostrando a localização de quatro blocos do Projeto AFEX com suas respectivas parcelas que receberam sete tratamentos distintos de adição de nutrientes e o controle. O experimento foi instalado na reserva florestal contínua Km 41 do PDBFF, Amazônia Central Fonte.pdbff.inpa.gov.br/ modificado.....16
- Figura 2. Relação da área basal das árvores e A –Número total de indivíduos; B – Número de plântulas; C – Número de juvenis e D – Relação entre LAI e LMA, cada ponto representa uma parcela.....20
- Figura 3. Densidade de *H. acuminata* por tratamento, A – Densidade de indivíduos totais; B – Densidade de plântulas. C – Densidade de juvenis e D – Densidade de adultos. Referente a 4 parcelas por tratamento: Controle; Cátions (Mg, Ca, K); N; P; N+Cátions; N+P; P+Cátions e N+P+Cátions nos sítios amostrais do AFEX, reserva Km 41 – PDBFF, Amazônia Central.....21
- Figura 4. Número de plântulas de *Heliconia acuminata*, em relação à ausência e presença de nutriente, A – Adição de Fósforo (P); B – Adição de Nitrogênio (N) e C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K) nos sítios amostrais do AFEX, reserva Km 41 – PDBFF, Amazônia Central. A média das parcelas controle está representada pela linha tracejada. Modelo: plântula ~ N+P+CATIONS + área basal + (1|Block).....22
- Figura 5. Potencial reprodutivo, em reação à ausência e presença de nutriente, A – Adição de Fósforo (P); B – Adição de Nitrogênio (N) e C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K). A média das parcelas controle está representada pela linha tracejada. Modelo: potencial reprodutivo ~ N+P+CATIONS + área basal + (1|Block).....23
- Figura 6. Massa seca foliar por unidade de área, em relação à presença e ausência de nutriente, A – Adição de Fósforo (P); B – Adição de Nitrogênio (N) e C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K). A média das parcelas controle está representada pela linha tracejada. Modelo: LMA ~ N+P+CATIONS + LAI + (1|Block).....23

INTRODUÇÃO

Na Amazônia, as florestas estão estabelecidas sobre formações geológicas de diferentes idades de onde derivaram solos que passaram por mais ou menos intempéries, resultando por sua vez em um gradiente de fertilidade do solo (Quesada *et al.*, 2012). Devido ao recente soerguimento dos Andes, solos localizados mais a oeste possuem formações geológicas mais recentes e, conseqüentemente, os teores edáficos de nutrientes de origem mineral como fósforo (P) e os cátions (Magnésio (Mg), Cálcio (Ca) e Potássio (K)) tendem a ser mais altos em relação aos solos antigos das regiões central e leste (Quesada *et al.*, 2010). Essa complexa interação entre a idade do solo e a disponibilidade de nutrientes desempenha um papel fundamental na dinâmica ecológica das florestas Amazônicas, diminuindo inclusive a produtividade das florestas em solos com baixos teores de P, mas não apresenta limitação para nitrogênio (N) (Vitousek & Farrington, 1997; Fisher *et al.*, 2012; Aragão *et al.*, 2009).

Na Amazônia Central, as florestas de terra firme estão sobre solos com as menores concentrações de P (Quesada *et al.*, 2010). Essa limitação pode influenciar no crescimento das plantas, na eficiência fotossintética, na composição química foliar (Poorter *et al.*, 2009), e no direcionamento da alocação de biomassa para diferentes compartimentos das plantas (Poorter *et al.*, 2012). De fato, Cunha *et al.* 2022 observaram que a adição de P aumenta a produtividade de serapilheira e raízes finas, indicando que a baixa disponibilidade de P no solo limita a produtividade da floresta.

Em particular, a limitação nutricional do solo desempenha um papel crucial na regulação do crescimento e da dinâmica populacional das plantas (Vitousek *et al.*, 2010). Na medida que as densidades populacionais aumentam, a competição por nutrientes torna-se mais intensa, resultando em uma disponibilidade reduzida de recursos essenciais para o crescimento e a reprodução das plantas. Isso, por sua vez, pode levar a uma queda na produção de propágulos, em taxas de germinação mais baixas, menor sobrevivência de plântulas e, à limitação da capacidade da população de se expandir (Brandt *et al.*, 2013).

A existência de um *trade-off* entre a capacidade de reprodução, necessidade de defesa e o crescimento das plantas faz com que elas aloquem recursos para aumentar a aptidão, se os recursos são limitados, um maior investimento em uma dessas funções implica que menos recursos estarão disponíveis para a outra função (Coley *et al.*, 1985; Bazzaz *et al.*, 2005; Ehrlén a van Groenendael, 1998). De acordo com Enquist & Niklas (2002), cada espécie tem um limiar específico de biomassa vegetativa para que elas consigam se reproduzir. Por exemplo, ao analisar reprodução de herbáceas em um experimento de manipulação de nutrientes em florestas

temperadas, Grainger e Turkington, (2013) mostraram que a adição de nutrientes, aumentou o investimento em reprodução sexuada para algumas espécies, mas não para outras. Portanto, as respostas à limitação de nutrientes podem ser complexas e mais evidenciadas ao nível de espécies.

Se a limitação nutricional do solo influencia as plantas, aumentando ou diminuindo o investimento na reprodução, afetando a germinação de sementes ou o estabelecimento das plântulas, conseqüentemente, esses solos podem afetar processos demográficos (Grainger e Turkington, 2013; Zhang *et al.*, 2020). Portanto, os solos podem influenciar o estabelecimento de espécies por meio da disponibilidade de nutrientes como Cátions trocáveis (Tuomisto *et al.*, 2019) e Fósforo (Turner *et al.*, 2018), tais fatores edáficos podem ter um impacto significativo na distribuição e estrutura populacional de plantas na Amazônia (Zuquim *et al.*, 2019).

Experimentalmente, sabemos que essa limitação de nutrientes pode afetar a produtividade e diversos outros processos nas florestas tropicais em uma escala ecossistêmica (Cunha *et al.*, 2022; Fayle *et al.*, 2015; Wright, 2019). No entanto, é fundamental reconhecer que diferentes espécies podem apresentar respostas distintas a essa limitação nutricional. Sendo assim, há uma lacuna significativa em nosso entendimento quando se trata de compreender a limitação de nutrientes na perspectiva populacional. A expansão desse conhecimento é de extrema importância, pois pode nos permitir identificar processos mitigadores ou compensatórios que as populações possam adotar diante das alterações no ambiente (Fayle *et al.*, 2015; Kaspari, 2021).

A *H. acuminata* é uma espécie herbácea com alta densidade, fácil identificação (Bruna & Kress, 2002; Costa, 2004; Kress, 1990) e de importante fonte de recurso alimentar para aves de sub-bosque (Côrtes *et al.*, 2013; Uriarte *et al.*, 2011). Utilizando essa espécie como organismo modelo, trabalhamos com a hipótese de que a população de *H. acuminata*, irá responder à aliviação da limitação nutricional do solo. Prevemos que (1) a adição de P e Cátions irá aumentar o tamanho populacional de *H. acuminata* e os indivíduos serão mais altos e terão mais folhas; (2) a adição de P e Cátions irá aumentar o potencial reprodutivo das plantas adultas; (3) a adição de P e Cátions diminuirá o potencial investimento de carbono foliar das plantas adultas. Esperamos também que (4) a adição de N não irá influenciar nenhum dos parâmetros das populações de *H. acuminata*, uma vez que esse nutriente não é limitante nas áreas estudadas, ou pode exercer uma influência negativa por excesso. Com este estudo pretendemos ampliar a compreensão sobre como a limitação de P e outros nutrientes dos solos da Amazônia Central afetam o estrato herbáceo da floresta, utilizando como modelo uma espécie de ampla distribuição e abundante na bacia Amazônica.

OBJETIVO

Geral

Ampliar o conhecimento em como a limitação nutricional do solo afeta características demográficas, reprodutivas e vegetativas de plantas, utilizando como modelo de estudo, *H. acuminata*, uma herbácea comum dos sub-bosques das florestas de terra firme da Amazônia Central.

Específicos

- 1: Analisar as possíveis alterações na estrutura populacional de *H. acuminata* decorrentes da adição de nutrientes no solo.
- 2: Investigar como a adição de nutrientes no solo afeta o investimento na reprodução de *H. acuminata*.
- 3: Avaliar o efeito da adição de nutrientes no solo em característica foliar no ganho de carbono de *H. acuminata*.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo: O estudo foi realizado dentro das parcelas permanentes do projeto *Amazon Fertilisation Experiment* (AFEX), localizado na reserva do Km 41, a 100 km ao Norte de Manaus, AM (02° 25' 00'' S; 59° 43' 00' W) (FIG. 1). A reserva faz parte da Área de Relevante Interesse Ecológico Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (ARIE PDBFF), e é co-gerida pela Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (que deu nome à ARIE), parte do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e o ICMBio. O clima na região é quente e úmido, com temperatura média anual de 26,7 °C (BRASIL, 1978). A precipitação média anual é de 2.400 mm, com uma estação mais seca (até 100 mm/mês) de junho a outubro (Tanaka *et al.*, 2014). As parcelas estão posicionadas em áreas de platô de Floresta de Terra Firme contínua.

A vegetação da área de estudo é classificada como floresta de terra firme, com dossel em torno de 35 m de altura, com árvores emergentes que podem chegar aos 45-50 m e sub-bosque dominado por palmeiras acaules (Bierregaard *et al.*, 2002; Laurance *et al.*, 2002). Os solos da região são ferrasols géricos (Classificação Mundial de Solos da FAO) também conhecidos como Latossolos (Classificação de Solos do Departamento de Agricultura dos EUA) (Quesada *et al.*, 2010). Os solos possuem uma boa agregação de partículas, friáveis e

com baixa densidade a granel do subsolo ($0,8\text{--}1,2\text{ g cm}^{-3}$) (Martins *et al.*, 2014). A textura do solo é de 7,7% de areia, 14,7% de silte e 77,6% de argila, tipicamente ácidos (pH aproximadamente 4,1), com baixas concentrações de nutrientes como P (P total = $87,5\text{ mg kg}^{-1}$), Ca trocável ($0,034\text{ cmolc kg}^{-1}$) e K trocável ($0,066\text{ cmolc kg}^{-1}$) (Lugli *et al.*, 2021; Cunha *et al.*, 2022).

Delineamento experimental: O projeto AFEX foi estabelecido em áreas com solo e vegetação estruturalmente similares e restritas aos platôs. O projeto conta com 4 blocos, instalados a pelo menos 300 m de distância entre eles. Em cada um dos blocos, oito parcelas permanentes de $50 \times 50\text{ m}$ separadas por pelo menos 50 m uma da outra foram instaladas, totalizando 32 parcelas (Figura 1).

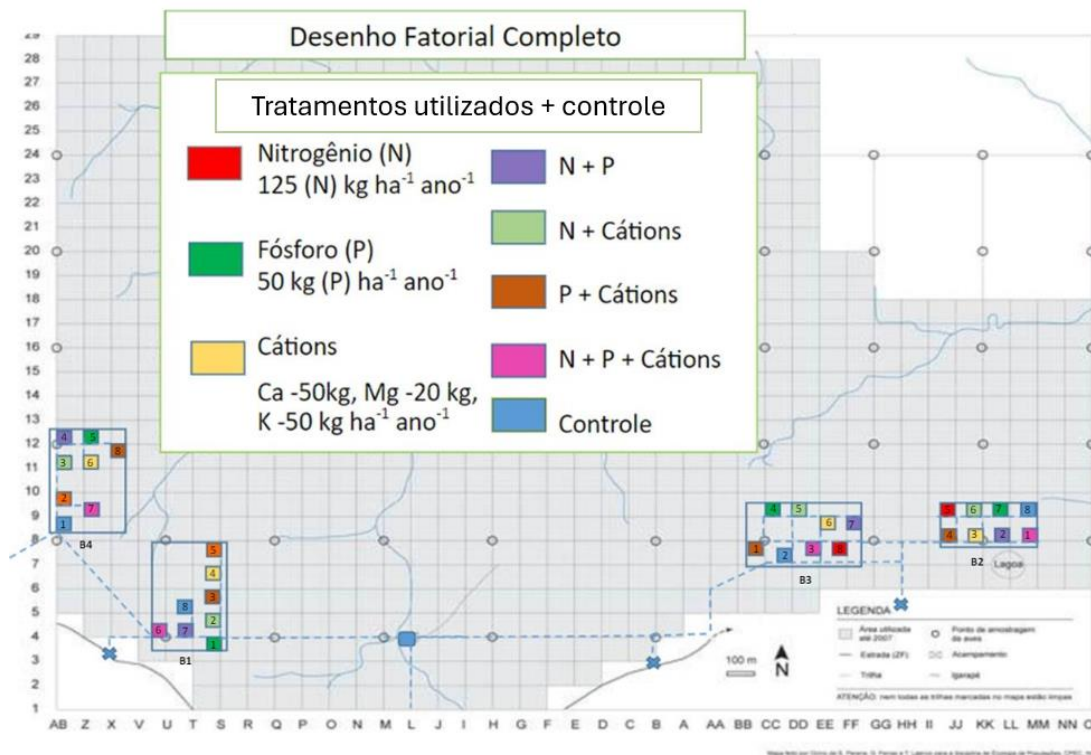


Figura 1. Croquis mostrando a localização de quatro blocos do Projeto AFEX com suas respectivas parcelas que receberam sete tratamentos distintos de adição de nutrientes e o controle. O experimento foi instalado na reserva florestal contínua Km 41 do PDBFF, Amazônia Central Fonte.pdbff.inpa.gov.br/ modificado.

Sete parcelas receberam tratamentos distintos de adição de nutrientes e uma foi mantida como controle. A escolha dos tratamentos para cada parcela foi feita a aleatoriamente, seguindo um delineamento fatorial: controle (sem adição de nutrientes) e sete tratamentos com a adição de um nutriente ou grupo de nutrientes ou ainda uma combinação entre eles, como se segue: N, P, Cátions (Ca, Mg, K), N + P, N + Cátions, P + Cátions e N + P + Cátions.

O experimento recebeu fertilização anualmente desde 2017, dividida em duas a três aplicações durante a estação chuvosa, seguindo as respectivas quantidades: 125 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de N na forma de ureia (CO(NH₂)₂), 50 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de P na forma de superfosfato triplo (Ca(H₂PO₄)₂) e cátions básicos com 160 kg ha⁻¹ ano⁻¹ como calcário dolomítico (CaMg(CO₃)₂) para Ca e Mg e mais 50 kg ha⁻¹ ano⁻¹ como cloreto de potássio (KCl) para K (Lugli *et al.*, 2021; Cunha *et al.*, 2022) por parcela. Os fertilizantes secos foram aplicados na superfície do solo à lanço de forma sistemática, cobrindo toda a área da parcela. O nosso estudo foi realizado durante o quinto e sexto ano de fertilização.

Seleção da espécie: Como modelo de estudo, escolhemos uma espécie herbácea, *H. acuminata* L. C. Richard (Heliconiaceae), planta facilmente encontrada no sub-bosque das florestas de terra firme da Amazônia Central, com uma densidade que varia de 200 a 1400 ind. ha⁻¹ (Bruna e Kress, 2002). A espécie *H. acuminata* é hermafrodita, auto incompatível, com reprodução vegetativa limitada (Bruna e Kress, 2002). A maioria dos indivíduos reprodutivos tem uma inflorescência com um total de 20 a 25 flores que são polinizadas por duas espécies de beija-flor: *Phaethornis superciliosus* e *Phaethornis bourcieri*. A floração ocorre uma vez por ano durante a estação chuvosa, iniciando no final de janeiro, mas pode se estender até março ou abril. A frutificação vai até junho e cada fruto produz no máximo três sementes que são dispersas por diversos grupos de aves. As sementes germinam depois de 6 a 7 meses, simultaneamente ao início do próximo período chuvoso (Bruna e Kress, 2002). Experimentos de campo revelaram que sementes não germinadas no primeiro ano raramente germinam posteriormente, exceto se ficarem protegidas artificialmente e não enterradas pela serapilheira (Bruna, 1999).

Caracterização ambiental: Para tentar controlar possíveis variáveis, além do efeito da adição de nutrientes, nós caracterizamos a estrutura da floresta de acordo com a área basal e disponibilidade de luz no sub-bosque. A área basal das árvores foi expressa em m² ha⁻¹, fornecendo o grau de ocupação da área por troncos em cada parcela. E para disponibilidade de luz o cálculo foi feito baseado no Leaf Area Index (LAI), que permite inferir a penetração da radiação solar ou luminosidade na floresta.

Para estimar a ocupação de árvores, calculamos a área basal por parcela a partir de dados coletados pelo inventário florestal de 2022 das árvores com DAP (diâmetro à altura do peito) ≥ 10 cm, no mesmo ano que realizamos o censo demográfico das *H. acuminata*. A cada 2 meses, o DAP das árvores foi monitorado por bandas dendrométricas instaladas nas árvores. A média

anual das medições foram calculadas e a área seccional foi somada para chegar na área basal por parcela.

Para o cálculo do LAI tiramos fotografias hemisféricas com câmera Canon T3i e lente olho de peixe 8 mm, em cinco pontos em cada parcela, com ao menos 20 m de distância entre eles e a 1 m de altura do solo no período das 06 h às 09 h da manhã nos meses de maio e junho. Com isso, utilizando o programa Gap Light Analyzer (GLA) para calcular o índice de área foliar (LAI).

Características vegetativas de *H. acuminata*: Estimamos o investimento em biomassa foliar pelo cálculo da massa seca foliar por unidade de área (LMA). O LMA ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) foi calculado pela razão entre a área foliar fresca (AF, m^2) e a massa foliar seca (MF, g) (Poorter *et al.*, 2009). Para obter a AF e a MF, selecionamos cinco indivíduos em cada parcela na classe de tamanho de 25–45 cm de altura e que possuíam três ou mais rametas. Em cada indivíduo coletamos em novembro de 2022, uma folha totalmente expandida e sem apresentar perdas foliares por herbivoria. Para obter os valores de AF, cada folha recém coletada foi escaneada por um scanner Canon CanoScan LiDE 120 e a área foliar foi calculada no programa ImageJ. Após escaneadas, as folhas foram secas em estufa a 65 °C por 48 h e pesadas para obter os valores de massa foliar (g).

Características reprodutivas de *H. acuminata*: O potencial reprodutivo de *H. acuminata* foi calculado a partir da proporção de indivíduos reprodutivos em função da quantidade de indivíduos adultos totais. Utilizamos dados de contagem do número de indivíduos com presença da inflorescência e/ou infrutescência na mesma área da coleta de dados demográficos durante o final do período reprodutivo, nos meses de maio e junho. Para isso, fizemos uma busca ativa, caminhando sistematicamente pelos 900 m^2 de cada parcela identificando qualquer indivíduo que possuísse a inflorescência e/ou infrutescência.

Demografia de *H. acuminata*: Em uma área 900 m^2 (30 x 30 m) em cada uma das 32 parcelas, contamos todos os indivíduos de *H. acuminata*, evitando áreas com clareiras e para facilitar usamos uma subdivisão da área total de 5 x 5 m. Em alguns casos, devido a quedas de árvores, por exemplo, o formato da parcela foi diferente, mas sempre mantendo a área total de 900 m^2 . Em cada indivíduo contamos o número de rametas (ramos de folhas unidas que saem do mesmo ponto do rizoma), o número de folhas e a altura (em cm) considerando a distância do solo ao ponto mais alto da folha mais alta (Bruna e Kress, 2002). Posterior à amostragem, os indivíduos foram categorizados em três classes ontogênicas, classe 1) plântulas: indivíduos

com menor probabilidade de sobrevivência, 1 rameta e menor que 10 cm de altura classe 2) juvenis: indivíduos com baixa probabilidade de florescer, entre 10 e 26 cm de altura; e classe 3) adultos: indivíduos com maior probabilidade de florescer, indivíduos >26 cm de altura. A altura de corte foi delimitada pela menor altura de um indivíduo florido registrado.

Análise de dados: O efeito da adição de nutrientes na população de *H. acuminata* foi testado seguindo o experimento fatorial N+P+Cátions, usando modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM). Todos os modelos foram executados no pacote glmmTMB (Brooks *et al.*, 2017), considerando como unidade amostral as parcelas com e sem adição de cada nutriente, n=32 (por ex: parcelas com P (+P, n=16) e parcelas sem P (-P, n=16)). Os nutrientes N, P, Cátions foram fatores fixos, juntamente com as variáveis ambientais LAI e Área Basal das árvores, os quatro blocos foram utilizados como variável aleatória (resposta \sim N+P+CÁTIONS + Variável ambiental + (1|Bloco)). As variáveis respostas para H1 foram o número total de indivíduos, o total de plântulas, juvenis e adultos, a altura (cm) do indivíduo, número de rametas e o número de folhas, para a H2 foi analisado o potencial reprodutivo, para o H3 foi analisado o LMA. Para todas as variáveis resposta foram utilizadas a média por parcela ou número total de indivíduos. Testamos as suposições de normalidade e homogeneidade dos resíduos usando a função simulateResiduals do pacote DHARMA (Harting, 2022). Quando necessário, ajustamos o modelo de acordo com a natureza de cada dado.

Todas as análises foram realizadas no programa R v.4.2.2 (R Development Core Team, 2021).

RESULTADOS

Variáveis Ambientais:

Área basal das árvores

A área basal das árvores por parcelas não diferiu entre os tratamentos com a adição de N ($2,6 \pm 0,7$ SD), P ($2,9 \pm 0,7$ SD) e Cátions ($2,8 \pm 0,6$ SD). No entanto, a área basal apresentou efeito significativo negativo para o número total de indivíduos de *H. acuminata* ($z = -3.358$; $p < 0.001$), para plântulas ($z = -2.590$; $p < 0.001$) e para juvenis ($z = -3.23$; $p < 0.001$). Para as variáveis: número de indivíduos adultos; altura (cm) dos indivíduos; número de rametas e número de folha, o modelo não ajustou, usamos apenas os nutrientes como variáveis preditoras.

Para o potencial reprodutivo não foram observados efeitos significativos com a área basal das árvores.

Índice de Área Foliar x (LAI)

O índice de área foliar (LAI, em inglês) das parcelas não diferiu entre os tratamentos de fertilização com a adição de N ($4,1 \text{ m}^2\text{m}^{-2} \pm 0,4 \text{ SD}$), P ($4,3 \text{ m}^2\text{m}^{-2} \pm 0,4 \text{ SD}$) e Cátions ($4,3 \text{ m}^2\text{m}^{-2} \pm 0,43 \text{ SD}$). No entanto, com relação à Massa da Área Foliar (LMA, em inglês), foi observado efeito significativo negativo, quanto maior o LAI menor o LMA ($z = -2.119$; $p = 0.0341$) (Figura 2. D). Para as variáveis: indivíduos totais; plântula; juvenil; adulto; altura (cm); número de rametas; número de folha e potencial reprodutivo, não foram observados efeitos associados ao LAI.

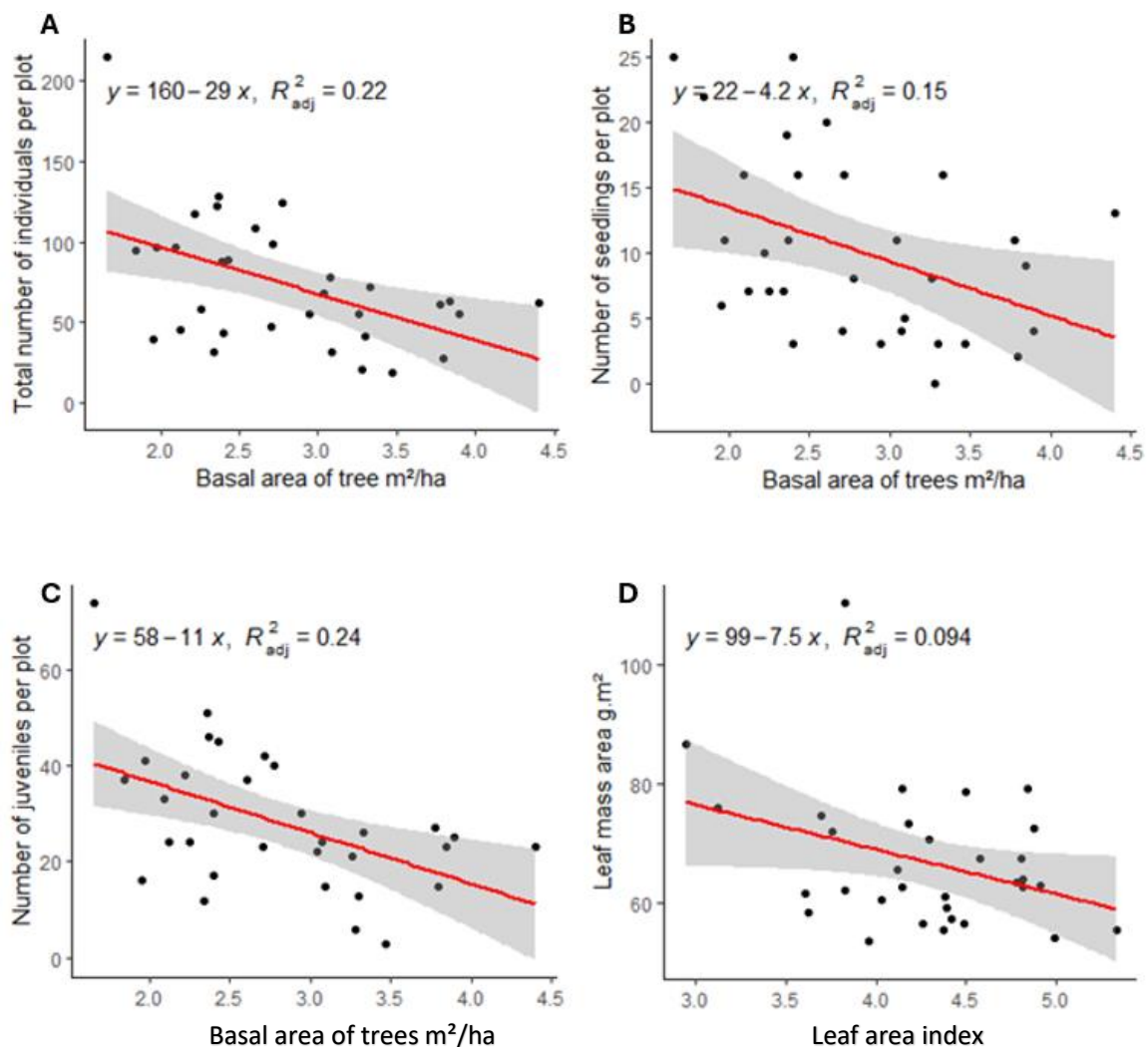


Figura 2. Relação da área basal das árvores e A –Número total de indivíduos; B – Número de plântulas; C – Número de juvenis e D – Relação entre LAI e LMA, cada ponto representa uma parcela.

Demografia e características populacionais:

Registramos um total de 2.356 ind./28.800 m² ($73,6 \pm 40,6$ SD) de *H. acuminata*, com uma densidade (D) que variou de 19 a 215 ind./900 m² (Figura 3 – A). Na área controle registramos 381 ind./3.600 m² ($95,2 \pm 31,2$ SD), com variação de 55 a 128 ind./900 m². O número de indivíduos por classe foi 325 plântulas (variando 0-25 ind.; $D=10,1/900 \text{ m}^2 \pm 6,9$ SD) (Figura 3 – B), 903 juvenis (variação de 3-74 ind.; $D = 28,2/900 \text{ m}^2 \pm 14,4$) (Figura 4 – C), 1.128 adultos (11-116 ind.; $D = 35,2/900 \text{ m}^2 \pm 22,8$) (Figura 3 – D) e na área controle 55 plântulas ($13,7 \pm 5,3$ SD), 149 juvenis ($37,2 \pm 11,5$ SD) e 177 adultos ($44,2 \pm 21,3$ SD) (Figura 4). O número de indivíduos total por cada tratamento foi: (1.105 +P; 1.251 -P, 1.153 +N; 1.203 -N, 1.133 + Cátions; 1.223 -Cátions). O número de indivíduos por classe etária com adição de nutriente foi: plântulas (178 +P; 147 -P, 140 +N; 185 -N, 150 +Cátions; 175 -Cátions) juvenis (424 +P; 470 -P, 448 +N; 455 -N; 432 +Cátions; 471 -Cátions) e adultos (503 +P; 625 -P, 563 +N; 563 -N, 551 +Cátions; 577 -Cátions).

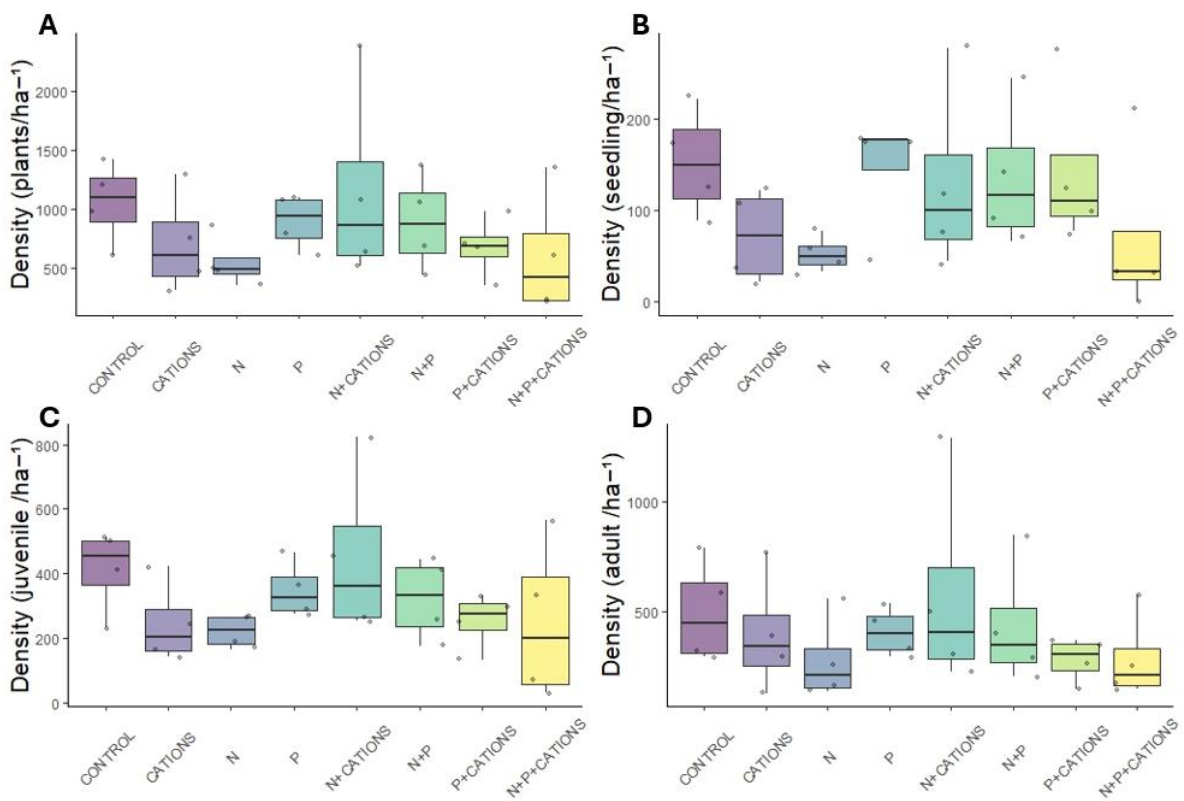


Figura 3. Densidade de *H. acuminata* por tratamento, A – Densidade de indivíduos totais; B – Densidade de plântulas. C – Densidade de juvenis e D – Densidade de adultos. Referente a 4 parcelas por tratamento: Controle; Cátions (Mg, Ca, K); N; P; N+Cátions; N+P; P+Cátions e N+P+Cátions nos sítios amostrais do AFEX, reserva Km 41 – PDBFF, Amazônia Central.

A altura média dos indivíduos por parcela foi de $31,4 \pm 4,9$ cm, o número médio de rametas foi $2,3 \pm 0,36$ cm e o número médio de folhas foi $6,7 \pm 0,96$ cm. Tanto para altura, o número de rametas e o número de folhas, não houve diferenças entre os tratamentos com e sem adição de nutrientes.

Também não houve diferença estatística no número de indivíduos totais, indivíduos juvenis e adultos entre os tratamentos (Tabela 2). No entanto, houve uma diminuição no número de plântulas com a adição de N ($z = -2.151$; $p = 0.031449$), mas não houve efeito significativo para a adição de P e Cátions (Figura 4).

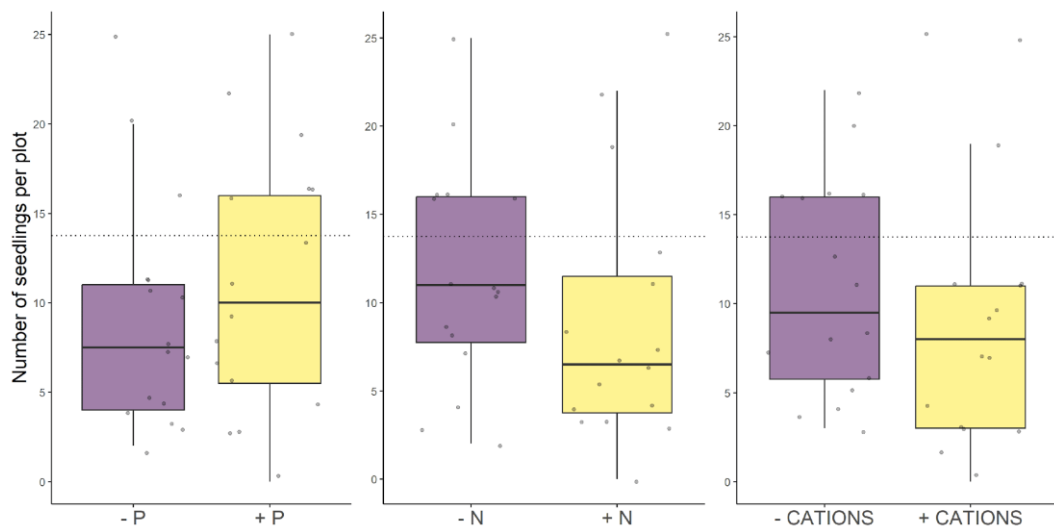


Figura 4. Número de plântulas de *Heliconia acuminata*, em relação à ausência e presença de nutriente, A – Adição de Fósforo (P); B – Adição de Nitrogênio (N) e C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K) nos sítios amostrais do AFEX, reserva Km 41 – PDBFF, Amazônia Central. A média das parcelas controle está representada pela linha tracejada. Modelo: plântula ~ N+P+CATIONS + área basal + (1|Block).

Características reprodutivas

A densidade de indivíduos de *H. acuminata* reprodutivos na área de estudo foi de 101 ind. ($3,2 \pm 2,8$), com uma variação de 0 a 9 ind. por parcela. O potencial reprodutivo (n° de ind. reprodutivos / n° total de adultos), apresentou efeito positivo com a adição de P ($z = 2.028$; $p = 0.04261$) e negativo com a adição de Cátions ($z = -2.107$; $p = 0.03508$), não houve efeito para a adição de N (Figura 5).

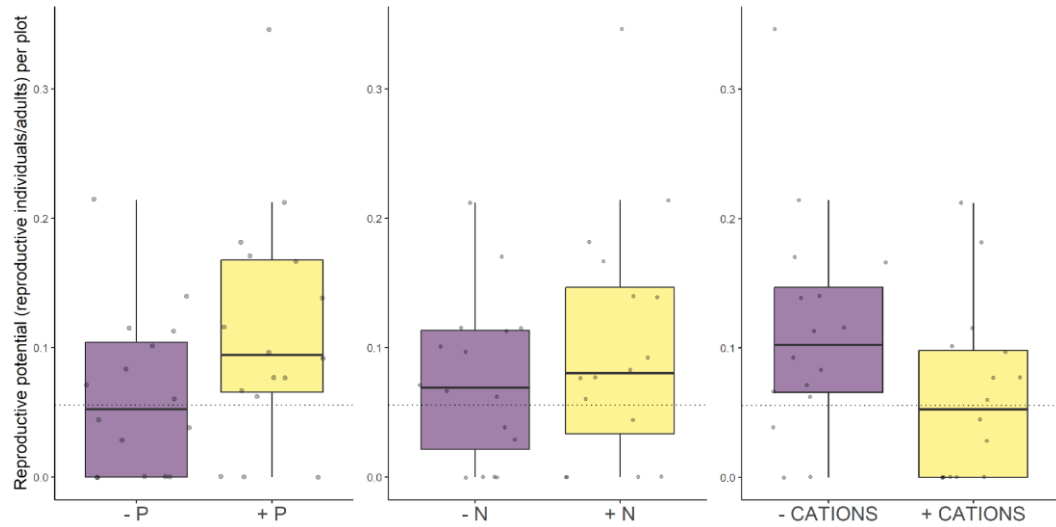


Figura 5. Potencial reprodutivo, em reação à ausência e presença de nutriente, A – Adição de Fósforo (P); B – Adição de Nitrogênio (N) e C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K). A média das parcelas controle está representada pela linha tracejada. Modelo: potencial reprodutivo \sim N+P+CATIONS + área basal + (1|Block).

Característica vegetativa

Para a massa seca foliar por unidade de área (LMA), considerando os pecíolos (tecido de sustentação) e a lâmina foliar, houve efeito negativo para a adição de Cátions ($z = -2.952$; $p = 0.00316$), mas não houve efeito para adição de N e P. Especificamente, as folhas dos indivíduos das parcelas fertilizadas com Cátions (Figura 6) apresentaram um LMA menor. Os valores por tratamento foram: Cátions ($61,6 \text{ g.m}^2 \pm 6,0 \text{ SD}$); N ($68,8 \text{ g.m}^2 \pm 14,7 \text{ SD}$), P ($64,2 \text{ g.m}^2 \pm 9,0 \text{ SD}$) e nas áreas controle ($63,7 \pm 6.7 \text{ SD}$).

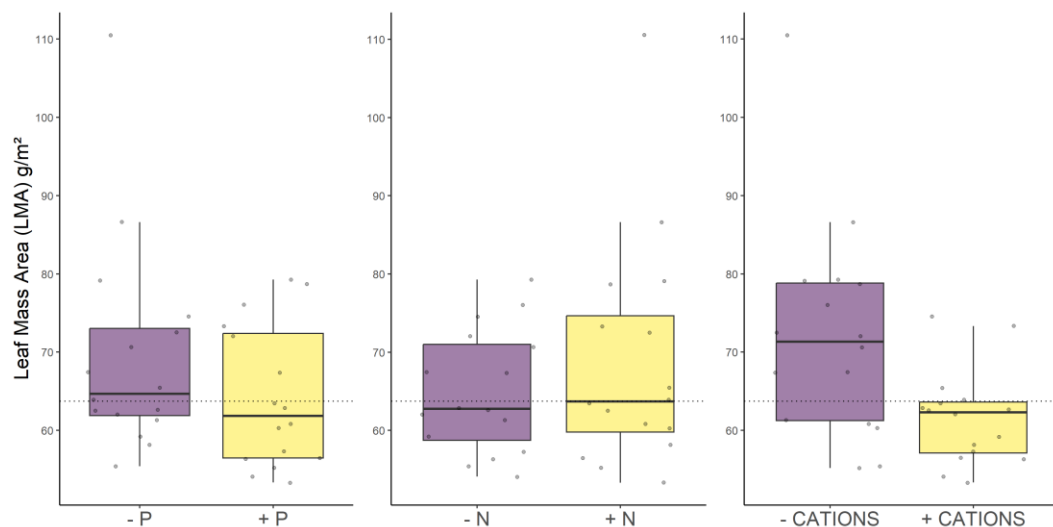


Figura 6. Massa seca foliar por unidade de área, em relação à presença e ausência de nutriente, A – Adição de Fósforo (P); B – Adição de Nitrogênio (N) e C – Adição de Cátions (Mg, Ca, K). A média das parcelas controle está representada pela linha tracejada. Modelo: LMA \sim N+P+CATIONS + LAI + (1|Block).

DISCUSSÃO

Ao considerar *Heliconia acuminata*, como modelo para entender as limitações de nutrientes no solo das florestas de terra firme da Amazônia Central, nossas hipóteses foram que a adição de nutrientes após cinco anos de fertilização com fósforo e Cátions demonstraria benefícios para *H. acuminata*, enquanto a adição de nitrogênio não teria efeito ou teria um efeito negativo, devido à abundância desse nutriente na região. Especificamente, observamos que a adição de Cátions levou a uma redução no investimento das plantas na aquisição de biomassa foliar, enquanto, a adição de N e P não demonstrou um efeito significativo sobre o aspecto vegetativo. Em contraste, a mesma adição de Cátions resultou em uma diminuição no potencial reprodutivo das plantas adultas, enquanto P resultou em um aumento do potencial reprodutivo. Além disso, a adição de N resultou em uma diminuição no número de plântulas, sugerindo que esse nutriente, devido ao excesso, pode ter afetado negativamente o potencial reprodutivo. E a diminuição na população pela redução da entrada de plântulas nas coortes atuais pode significar um problema grave que pode desencadear na redução futura no número de plantas adultas, potencialmente reprodutivas.

A baixa disponibilidade de luz e a adição de Cátions diminuíram a aquisição de biomassa por unidade de área foliar de *H. acuminata*, uma vez que, em ambientes com maior cobertura foliar do dossel é necessária uma maior área foliar para otimizar a captação de luz (Poorter *et al.*, 2009), e por ser uma herbácea rizomatosa talvez haja um maior investimento em biomassa associada ao armazenamento. Bruna e Andrade (2011) registraram que *H. acuminata* transplantadas para bordas da floresta tiveram maior investimento em biomassa acima do solo, enquanto indivíduos transplantados para o interior da floresta investiram mais em rizoma e raízes. Enquanto, o alívio da limitação de Cátions em *H. acuminata* pode estar relacionado à composição estrutural das folhas, com uma maior disponibilidade de Cátions para a constituição foliar pode ser que diminua a necessidade de investir maior quantidade de biomassa para sustentação das folhas, diminuindo assim o LMA (Poorter *et al.*, 2009).

Apesar da adição de Cátions ter diminuído a aquisição de biomassa foliar, observamos uma redução no potencial reprodutivo de *H. acuminata*. Essa resposta pode sugerir que a reprodução das plantas pode ser flexível, direcionar a alocação de energia para a reprodução pode inicialmente aumentar, mas depois diminuir à medida que o aumento dos recursos estabiliza o crescimento vegetativo, indicando que, os recursos na reprodução das plantas são complexos e pode variar ao longo do tempo (Fu *et al.*, 2010). A adição de Cátions beneficiou a qualidade da folha, diminuindo a necessidade de investimento de biomassa foliar da planta, o que possivelmente causou a redução do potencial reprodutivo devido à estabilidade no local.

Enquanto Cátions exerceu uma influência negativa no potencial reprodutivo das plantas, a adição de P aumentou o potencial reprodutivo de *H. acuminata*. De acordo com o modelo de Loehle (1987) para reprodução, a redução dos custos associados à reprodução é esperada em condições mais favoráveis, o que, por sua vez, tende a aumentar a produção de frutos e sementes.

Não existe um consenso claro sobre os efeitos das limitações nutricionais do solo no desempenho das plantas (Wright *et al.* 2019), em nosso estudo podemos observar que a adição de nutrientes no solo apresentou respostas contraditórias. Contrariando nossa previsão, o alívio da limitação nutricional do solo para adição de P e Cátions não resultou em benefícios significativos em relação à demografia de *Heliconia acuminata*, apesar do P ter aumentado o potencial reprodutivo. No entanto, a redução no número de plântulas, possivelmente causada pelo excesso de N e pela influência de uma maior área basal das árvores, pode estar relacionada a diversos fatores, incluindo a produção de frutos (Loehle, 1987), processos de germinação e estabelecimento das plântulas (Zhang *et al.*, 2020), já que a adição de N não afetou a o potencial reprodutivo de *H. acuminata*. Estes resultados sugerem a necessidade de mais estudos para investigar esses fatores e suas interações.

A elevação dos níveis de N, além do espaço disponível podem dificultar a germinação e estabelecimento de *H. acuminata*, assim como visto em pesquisas com adição elevada de N pode suprimir a germinação e estabelecimentos de outras espécies de herbáceas perenes (Zhang *et al.*, 2020). Além disso, outros fatores que podem ter afetado o número de plântulas mediante o aumento da disponibilidade de N podem estar relacionados com o aumento da herbivoria (Andersen *et al.*, 2010), podendo aumentar a probabilidade de morte dos indivíduos ou ao menos dificultar o estabelecimento de *H. acuminata*, já que as plântulas apresentam menos reservas ou poder se restabelecer após uma severa perda de área foliar. Ainda, organismos pequenos podem experimentar efeitos negativos mais fortes da competição devido ao seu tamanho reduzido (Horvitz & Schemske, 2002).

Os efeitos prejudiciais do excesso de nitrogênio na demografia da população *H. acuminata*, como o menor número de plântulas com a sua adição, podem ser um indicativo que esse fator molde o tamanho da população diminuindo a densidade em ambientes onde o nível de nitrogênio seja mais elevado.

CONCLUSÃO

Após cinco anos de fertilização promovida pelo AFEX nos solos considerados de baixa fertilidade da Amazônia Central, encontramos uma complexidade de respostas da espécie *Heliconia acuminata* à diferentes nutrientes, o que ressalta a importância em considerar múltiplos fatores na compreensão da dinâmica populacional da espécie na Amazônia Central. O estudo revelou que a adição de Fósforo e Cátions afeta a aquisição de biomassa foliar e o potencial reprodutivo de forma distinta, enquanto a adição de Nitrogênio apresentou efeitos negativos, especialmente no número de plântulas, o que pode afetar diretamente na dinâmica de futuras gerações da espécie. O estudo também ressaltou a importância de considerar a flexibilidade na alocação de energia para a reprodução e as múltiplas influências ambientais ao estudar as adaptações das plantas em ambientes com solos com diferentes níveis nutricionais. Além disso, evidenciaram a complexidade das interações entre nutrientes, plantas e dinâmica populacional, contribuindo para uma compreensão das implicações das mudanças nos ciclos biogeoquímicos na Amazônia Central.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersen, K. M., Corre, M. D., Turner, B. L. & Dalling, J. W. 2010. Plant–soil associations in a lower montane tropical forest: physiological acclimation and herbivore-mediated responses to nitrogen addition. *Functional Ecology*, 24, 1171-1180.
- Aragão, L. E. O. C.; Malhi, Y.; Metcalfe, D. B.; Silva-Espejo, J. E.; Jiménez, E.; Navarrete, D., et al. (2009), Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences. Discuss.*,6(1), 2441–2488, doi:10.5194/bgd-6-2441-2009.
- Bazzaz, F. Ackerly, D.; Reekie, E. G. 2005. Reproductive Allocation in Plants. *Ecology*, v. 86, n. 4, p. 921-931.
- Bierregaard, R.O.; Gascon, C; Lovejoy, T.E. & Mesquita, R. 2002. *Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Brandt, A. J., Seabloom, E. W., Hosseini, P. R., & Orrock, J. L. 2013. Plant-soil feedbacks alter the relationship between plant diversity and recruitment in congeners. *Journal of Ecology*, 101(2), 277-286. doi: 10.1111/1365-2745.12042
- Brasil. Departamento Nacional da Produção Mineral. Projeto RADAMBRASIL. Folha AS.20 Manaus; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Rio de Janeiro, 1978. 628p.
- Brooks, M. E., Kristensen, k., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M. and Bolker, M.B. 2017. *The R Journal* 9:2, pages 378-400.
- Bruna, E.M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature*. Vol. 402 - 1.
- Bruna EM, de Andrade AS. 2011. Edge effects on growth and biomass partitioning of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*; Heliconiaceae). *Am J Bot.* Oct;98(10):1727-34. doi: 10.3732/ajb.1000290. Epub 2011 Sep 29. PMID: 21965134.
- Bruna, E.M. & Kress, J. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology*. 16:(5): 1256- 1266.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, and F. S. Chapin. 1985. “Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense.” *Science* 230: 895–9

- Côrtes, M. C., Uriarte, M., Lemes, M. R., Gribel, R., Kress, W. J., Smouse, P. E., & Bruna, E. M. 2013. How plant density enhances gene dispersal in the Amazonian understory herb *Heliconia acuminata*. *Molecular Ecology*, 22(17), 3990-4003. <https://doi.org/10.1111/mec.12495>
- Costa, F.R.C. 2004. Structure and composition of the ground-herb community in a terra-firme Central Amazonian Forest. *ACTA. Amazônica*. VOL. 34(1) 2004: 53 – 59.
- Cunha, Hellen F.V., Flavia Delgado Santana, Izabela Fonseca Aleixo, Anna Martins Moraes, Sabrina Garcia, Raffaello Di Ponzio, Erick Oblitas Mendoza, et al. 2022. “Direct Evidence for Phosphorus Limitation on Amazon Forest Productivity,” no. September 2021. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05085-2>.
- Ehrlén, J.& van Groenendael, J.M. 1998. The trade-off between dispersability and longevity an important aspect of plant species diversity. *Applied Vegetation Science* 1: 29-36.
- Enquist, B.J and Niklas, K.J. 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science, New Series*, Vol. 295, No. 5559, pp. 1517- 1520
- Fayle, T.M.; Turner, E. C. Basset, Y.; Ewers, R. M.; Reynolds, G. and Novotny V. 2015. Whole-ecosystem experimental manipulations of tropical forests. *Ecology & Evolution*, 0169-5347. Vol. 30, No. 6.
- Fisher, J. B., G. Badgley, and E. Blyth. 2012. Global nutrient limitation in terrestrial vegetation, *Global Biogeochem. Cycles*, 26, GB3007, doi:10.1029/2011GB004252.
- Fu, L., Wang, S., Liu, Z., Nijs, I., Ma, K., & Li, Z. 2010. Effects of resource availability on the trade-off between seed and vegetative reproduction. *Journal of Plant Ecology*, 3(4), 251-258. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq017>
- Harting F. 2022. DHARMA: ResidualDiagnostics for Hierarchical (Multi-Level/ Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6. R package version 0.1.5.
- Horvitz, C. C., & Schemske, D. W. 2002. Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *Journal of Ecology*, 90, 279-290.
- Grainger, T.N. & Turkington R. 2013. Long-term nutrient enrichment differentially affects investment in sexual reproduction in four boreal forest understory species. *Plant Ecol* 214:1017–1026 DOI 10.1007/s11258-013-0227-5.

- Kaspari, M. 2021. The Invisible Hand of the Periodic Table: How Micronutrients Shape Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2021. 52:199–219.
- Kress, J. 1990. The diversity and distribution of heliconia (Heliconiaceae) in Brazil. *Acta Bot. bras.* 4(1).
- Laurance, W.F.; Lovejoy, T.E.; Vasconcelos, H.L.; Bruna, E.M.; Didham, R.K.; Stouffer, P.C.; Gascon, C.; Bierregaard, R.O.; Jr. Laurance, S.G. & Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian Forest fragments, a 22 year investigation. *Conservation Biology* 16:605–618.
- Loehle C. 1987. Hypothesis testing in ecology: psychological aspects and the importance of theory maturation. *Q Rev Biol.* Dec;62(4):397-409. doi: 10.1086/415619. PMID: 3328215.
- Lugli, L.F.; Rosa, J.S.; Andersen, K.M.; Di Ponzio, R.; Almeida, R.V.; et al., 2021. Rapid responses of root traits and productivity to phosphorus and cation additions in a tropical lowland forest in Amazonia. *New Phytologist*, NPH-MS-2020-33863.R1.
- Martins, D. L. et al. 2014. Soil induced impacts on forest structure drive coarse wood debris stocks across central Amazonia. *Plant Ecol. Divers.* 8, 229–241.
- Poorter, H.; Niinemets, U.; Poorter, L.; Wright, I.J. and Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565–588 doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x.
- Poorter, H; Niklas, K. J.; Reich, P.; Oleksyn, J.; Poot, P.; Mommer, L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* (2012)193: 30–50doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x
- Quesada, C.A.; Lloyd J.; Schwarz, M.; Patiño, S.; Baker, T.R.; Czimczik, C.; Fyllas, N.M.; Martinelli, L.; Nardoto, G.B.; Schmerler, J.; et al., 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon Forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7: 1515–1541.
- Quesada, C.A.; Phillips, O.L.; Schwarz, M. et al., 2012. Basinwide variations in Amazon Forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9, 2203–2246.
- Tanaka, L. D. S., Satyamurty, P. & Machado, L. A. T. 2014. Diurnal variation of precipitation in central Amazon Basin. *Int. J. Climatol.* 34, 3574–3584.

- Tuomisto, H., Van doninck, J., Ruokolainen, K., et al. 2019. Discovering floristic and geoeological gradients across Amazonia. *Journal of Biogeography*, 00, 1-15. DOI: 10.1111/jbi.13627
- Turner, B., Brenes-Arguedas, T. & Condit, R. 2018. Pervasive phosphorus limitation of tree species but not communities in tropical forests. *Nature* 555, 367–370. <https://doi.org/10.1038/nature25789>
- Uriarte, M., Anciães, M., da Silva, M. T. B., Rubim, P., Johnson, E., & Bruna, E. M. 2011. Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, 92(4), 924-937. <https://doi.org/10.1890/10-0709.1>
- Wright, S. J. 2019. Plant responses to nutrient addition experiments conducted in tropical forests. *Ecological Monographs*, 00(00), e01382. <https://doi.org/10.1002/ecm.1382>
- Vitousek, P.M., Farrington, H. 1997. Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* 37, 63–75 (1997). <https://doi.org/10.1023/A:1005757218475>
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20(1), 5-15. <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>
- Zhang, T., Liu, M., Huang, X., Hu, W., Qiao, N., Song, H., Zhang, B., Zhang, R., Yang, Z., Liu, Y., Miao, Y., Han, S., & Wang, D. 2020. Direct effects of nitrogen addition on seed germination of eight semi-arid grassland species. *Ecol Evol*, 10(16), 8793–8800.
- Zuquim, G., Costa, F. R. C., Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., & Figueiredo, F. O. G. 2019. The importance of soils in predicting the future of plant habitat suitability in a tropical forest. *Plant and Soil*, 1-15.

MATERIAL SUPLEMENTAR

TABELA 1. Tabela de variáveis com o total, tratamentos e grupo controle. Inclui informações sobre o tipo de variável, valor da média, desvio padrão (SD), erro padrão (SE), intervalo de confiança (CI) e Número de repetições (N).

		MEAN	SD	SE	CI	N
HELICONIA	TOTAL	73.625	40.6533	7.1865	14.6570	32
	+P	69.0625	32.7810	8.1952	17.4677	16
	-P	78.1875	47.9224	11.9806	25.5360	16
	+N	72.0625	50.1045	12.5261	26.69881	16
	-N	75.1875	29.9982	7.4995	15.9849	16
	+CA	70.8125	49.6698	12.4174	26.4672	16
	-CA	76.4375	30.5220	7.6305	16.2640	16
	CONTROLE	95.25	31.2023	15.6011	49.64	4
PLÂNTULA	TOTAL	10.15625	6.9007	1.2198	2.4879	32
	+P	11.125	7.3564	1.8391	3.9199	16
	-P	9.1875	6.5035	1.6258	3.4654	16
	+N	8.7500	7.3801	1.8450	3.9326	16
	-N	11.5625	6.3031	1.5757	3.3586	16
	+CA+	9.375	7.7190	1.9297	4.1131	16
	-CA+	10.9375	6.1261	1.5315	3.2643	16
	CONTROLE	13.75	5.3150	2.6575	8.4574	4
JUVENIL	TOTAL	28.21875	14.4528	2.5549	5.2108	32
	+P	26.5	12.9614	3.2403	6.9066	16

	-P	29.9375	16.0435	4.0108	8.5490	16
	+N	28	17.6710	4.4177	9.4162	16
	-N	28.4375	10.9237	2.7309	5.8208	16
	+CA+	27	17.8288	4.4572	9.5003	16
	-CA+	29.4375	10.5169	2.6299	5.6055	16
	CONTROLE	37.25	11.5578	5.7789	18.3910	4
ADULTO	TOTAL	35.25	22.837	4.0371	8.2337	32
	+P	31.4375	16.6331	4.1582	8.8631	16
	-P	39.0625	27.7524	6.9381	14.7882	16
	+N	35.3125	27.9063	6.9765	14.8702	16
	-N	35.1875	17.2943	4.3235	9.2155	16
	+CA+	34.4375	26.7680	6.6920	14.2636	16
	-CA+	36.0625	18.9718	4.7429	10.1093	16
	CONTROLE	44.25	21.3912	10.6956	34.0381	4
ALTURA -	TOTAL	31.44387	4.9741	0.8793	1.7933	32
	+P	30.69406	4.0332	1.0083	2.1491	16
	-P	32.19368	5.8024	1.4506	3.0918	16
	+N	31.93875	5.3976	1.3494	2.8762	16
	-N	30.949	4.6343	1.1585	2.4694	16
	+CA+	31.2092	4.1444	1.0361	2.2084	16
	-CA+	31.67854	5.817240	1.4543	3.0997	16
	CONTROLE	31.11206	6.2805	3.1402	9.9937	4
N° DE RAMETAS	TOTAL	2.318186	0.3667	0.0648	0.1322	32

	+P	2.27809	0.3957	0.0989	0.2109	16
	-P	2.358163	0.3433	0.0858	0.1829	16
	+N	2.287123	0.3220	0.0805	0.1716	16
	-N	2.349249	0.4149	0.1037	0.2211	16
	+CA+	2.340747	0.3989	0.0997	0.2125	16
	-CA+	2.295625	0.3430	0.0857	0.1828	16
	CONTROLE	2.220058	0.4724	0.2362	0.7517	4
Nº DE FOLHAS -	TOTAL	6.757081	0.9617	0.1700	0.3467	32
	+P	6.829651	1.0061	0.2515	0.5361	16
	-P	6.684512	0.9423	0.2355	0.5021	16
	+N	6.612775	0.9198	0.2299	0.4901	16
	-N	6.901387	1.0104	0.2526	0.5384	16
	+CA+	6.775762	1.1254	0.2813	0.5997	16
	-CA+	6.7384	0.8026	0.2006	0.4276	16
	CONTROLE	6.48962	1.2103	0.6051	1.9259	4
INDIVÍDUO REPRODUTIVO -	TOTAL	11.1875	8.486944	1.5002	3.0598	32
	+P	13.5	10.2567	2.5641	5.4654	16
	-P	8.875	5.6789	1.4197	3.0260	16
	+N	11.3125	7.6917	1.9229	4.0986	16
	-N	11.0625	9.4690	2.3672	5.0456	16
	+CA+	9.1875	6.4209	1.6052	3.4215	16
	-CA+	13.1875	9.9546	2.4886	5.3044	16

	CONTROLE	5.75	5.4390	2.7195	8.6547	4
ADULTO/REPRODUTIVO		0.0879386	0.0802729	0.01419	0.028941	32
TOTAL				03	4	
	+P	0.1127285	0.0902280	0.02255	0.048079	16
				70	1	
	-P	0.0631487	0.0621688	0.01554	0.033127	16
				22	4	
	+N	0.1013679	0.0944945	0.02336	0.050352	16
				36	5	
	-N	0.0745093	0.0632703	0.01581	0.033714	16
				75	3	
	+CA+	0.0621721	0.0670549	0.01676	0.035731	16
				37	0	
	-CA+	0.1137051	0.0860486	0.02151	0.045852	16
				21	0	
	CONTROLE	0.0556415	0.0479350	0.02396	0.076275	4
				75	3	
LMA	TOTAL	66.8507	11.7292	2.0734	4.2288	32
	+P	64.18966	9.0634	2.2658	4.8295	16
	-P	69.51174	13.6773	3.4193	7.2881	16
	+N	68.78347	14.660	3.6652	7.8121	16
	-N	64.91794	7.8367	1.9591	4.1758	16
	+CA+	61.60949	6.0422	1.5105	3.2196	16
	-CA+	72.09191	13.7553	3.4388	7.3297	16
	CONTROLE	63.727	6.7382	3.3691	10.7220	4
LAI	TOTAL	4.275781	0.5455	0.0964	0.1967	32

	+P	4.3476	0.4749	0.1187	0.2530	16
	-P	4.203963	0.6152	0.1538	0.3278	16
	+N	4.183687	0.4793	0.1198	0.2554	16
	-N	4.367875	0.6060	0.1515	0.3229	16
	+CA+	4.33825	0.4366	0.1091	0.2326	16
	-CA+	4.213312	0.6451	0.1612	0.3437	16
	CONTROLE	4.5105	0.7327	0.3663	1.1660	4
ÁREA BASAL	TOTAL	2.801883	0.6902	0.1220	0.488	32
	+P	2.961438	0.7776	0.1944	0.4144	16
	-P	2.642329	0.5704	0.1426	0.3039	16
	+N	2.642642	0.7197	0.1799	0.3835	16
	-N	2.961124	0.6421	0.1605	0.3421	16
	+CA+	2.832564	0.6932	0.1773	0.3694	16
	-CA+	2.771202	0.7084	0.1771	0.3775	16
	CONTROLE	2.66329	0.4081	0.2040	0.6494	4

TABELA 2. Tabela de variáveis com tratamentos e variáveis ambientais. Inclui informações sobre o tipo de variável, Estimate, erro padrão (STD.ERROR), Z value e valor do p ($PR(>|Z|)$). glmmTMB (resp ~N+P+CATIONS+variável ambiental+(1|Block)) (em vermelho foi analisado só com os nutrientes, as variáveis ambientais não ajustaram na modelo completo).

	ESTIMATE	STD. ERROR	Z VALUE	PR(> Z)
HELICONIA TOTAL - N	NS	NS	NS	NS

	P	NS	NS	NS	NS
	CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
	LAI	NS	NS	NS	NS
	ÁREA BASAL ÁRVORES	-0.3783	0.1127	-3.358	0.000785
PLÂNTULA -	N	-0.4532	0.2107	-2.151	0.031449
	P	NS	NS	NS	NS
	CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
	LAI	NS	NS	NS	NS
	ÁREA BASAL ÁRVORES	-4.162	1.607	-2.590	0.0096
JUVENIL -	N	NS	NS	NS	NS
	P	NS	NS	NS	NS
	CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
	LAI	NS	NS	NS	NS
	ÁREA BASAL ÁRVORES	-0.3682	0.1140	-3.23	0.00124
ADULTO -	N	NS	NS	NS	NS
	P	NS	NS	NS	NS
	CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
	LAI	NS	NS	NS	NS
	ÁREA BASAL ÁRVORE	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou
	PH	-1.8111	0.6583	-2.751	0.00594
ALTURA -	N	NS	NS	NS	NS
	P	NS	NS	NS	NS

CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
LAI	NS	NS	NS	NS
ÁREA BASAL ÁRVORES	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou
Nº RAMETAS - N	NS	NS	NS	NS
P	NS	NS	NS	NS
CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
LAI	NS	NS	NS	NS
ÁREA BASAL ÁRVORES	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou
Nº FOLHAS - N	NS	NS	NS	NS
P	NS	NS	NS	NS
CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
LAI	NS	NS	NS	NS
ÁREA BASAL ÁRVORES	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou
INDIVÍDUO REPRODUTIVO N	NS	NS	NS	NS
P	NS	NS	NS	NS
CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
LAI	NS	NS	NS	NS
ÁREA BASAL ÁRVORES	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou	Ñ ajustou
ADULTO/REPRODUTIVO - N	NS	NS	NS	NS
P	0.04958	0.02445	2.028	0.04261
CÁTIONS	-0.05153	0.02445	-2.107	0.03508
LAI	NS	NS	NS	NS

ÁREA BASAL ÁRVORES	NS	NS	NS	NS
LMA - N	NS	NS	NS	NS
P	NS	NS	NS	NS
CÁTIONS	-9.801	3.320	-2.952	0.00316
LAI	-7.541	3.559	-2.119	0.0341
LAI - N	NS	NS	NS	NS
P	NS	NS	NS	NS
CÁTIONS	NS	NS	NS	NS
ÁREA BASAL ÀRVORE	NS	NS	NS	NS
ÁREA BASAL ÁRVORE - N	NS	NS	NS	NS
P	NS	NS	NS	NS
CÁTIONS	NS	NS	NS	NS

De acordo:

Orientador (a):

José Luís Campana Camargo



NOME

ASSINATURA

Coorientador (a):

Flávia Delgado Santana



NOME

ASSINATURA

Manaus, Amazonas

05/04/2024