



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

NAIARA MACHADO NEVES

**DINÂMICA DAS LEGUMINOSAS E NÃO LEGUMINOSAS EM UMA FLORESTA
SECUNDÁRIA SAZONALMENTE SECA**

JERÔNIMO MONTEIRO – ES

2022

NAIARA MACHADO NEVES

**DINÂMICA DAS LEGUMINOSAS E NÃO LEGUMINOSAS EM UMA FLORESTA
SECUNDÁRIA SAZONALMENTE SECA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de doutora em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais.
Orientador: Henrique Machado Dias
Coorientador: Ranieri Ribeiro Paula

JERÔNIMO MONTEIRO– ES

2022

FICHA CATALOGRÁFICA

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

M149d Machado Neves, Naiara, 1990-
DINÂMICA DAS LEGUMINOSAS E NÃO
LEGUMINOSAS EM UMA FLORESTA SECUNDÁRIA
SAZONALMENTE SECA / Naiara Machado Neves. - 2022.
115 f. : il.

Orientador: Henrique Machado Dias.

Coorientador: Ranieri Ribeiro Paula.

Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.

1. Dinâmica florestal. 2. Família Fabaceae. 3. Fixação de nitrogênio. 4. Ciclagem de nutrientes. 5. Dinâmica da serapilheira. 6. Floresta sazonalmente seca. I. Machado Dias, Henrique. II. Ribeiro Paula, Ranieri. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. IV. Título.

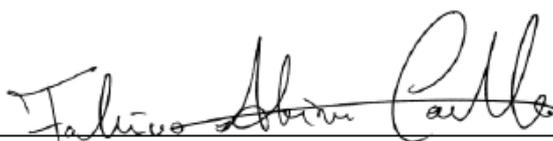
CDU: 630*38

**DINÂMICA DAS LEGUMINOSAS E NÃO LEGUMINOSAS EM UMA FLORESTA
SECUNDÁRIA SAZONALMENTE SECA**

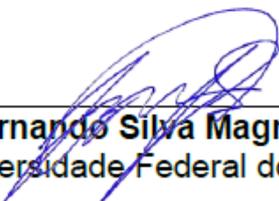
Naiara Machado Neves

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais.

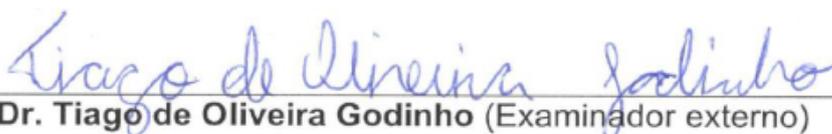
Aprovada em 27 de janeiro de 2022.



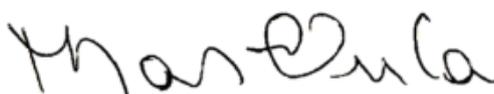
Prof. Dr. Fabricio Alvim Carvalho (Examinador externo)
Universidade Federal de Juiz de Fora



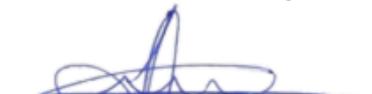
Prof. Dr. Luiz Fernando Silva Magnago (Examinador externo)
Universidade Federal do Sul da Bahia



Dr. Tiago de Oliveira Godinho (Examinador externo)
Empresa Vale



Prof. Dr. Marcos Vinicius Winckler Caldeira (Examinador interno)
Universidade Federal do Espírito Santo



Prof. Dr. Henrique Machado Dias (Orientador)
Universidade Federal do Espírito Santo

DEDICATÓRIA

À Deus, meus amados falecidos Pai Valdeli e Aquiles.
À minha mãe Sueli pelo amor, ensinamento e incentivo para a concretização de
todos meus sonhos.
À minha irmã, Bruna e ao meu cunhado, Felipe, pelo amor, carinho, irmandade,
apoio e por sempre acreditarem em mim.
À minha amiga, Juju, pela amizade, força, companheirismo e amor.
Ao meu namorado Evandro, por sempre está do meu lado cheio de amor, carinho,
cumplicidade e amizade.
Todos mencionados aqui, foram fundamentais para essa conquista.
Vocês são minha razão de viver e minha fortaleza!
Dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Deus pela minha vida e por ter me dado força e sabedoria para superar cada desafio ao longo desses quatro anos. Por não deixar vacilar, desistir com as dificuldades. Obrigada pelos anjos que colocou nas diversas circunstâncias em que me auxiliaram chegar até aqui. Obrigada meu Deus por tudo!

Aos meus pais, Sueli e Valdeli, pelos ensinamentos e educação. Tudo que sou é reflexo do amor de vocês para comigo!

Aos meus familiares (irmãos, tios, primos, madrastra e cunhado), principalmente à minha “rimã” Bruna, pelo amor incondicional. Sou muito feliz por ter você do meu lado minha metadinha.

Ao meu Amor Evandro que me trouxe a minha melhor versão! Obrigada por nunca me deixar sentir sozinha e me fazer sentir mais forte a cada dia.

À minha melhor amiga, Juju, pelos anos de amizade e por sempre me entender e apoiar nas minhas decisões.

À minha “mãe” e amiga Patricia pela amizade, apoio, conselhos e por me fazer sentir tão amada.

Ao meu orientador, Henrique, e meu coorientador, Ranieri, pelo ensinamento, paciência, confiança, cobrança e oportunidade. Obrigada pela contribuição na minha formação acadêmica e por desejar sempre o meu melhor.

Agradeço aos meus amigos de trabalho da E.E.E.F.M. Jerônimo Monteiro, em especial a diretora Luzia Santos pelo apoio dado no momento que mais precisei.

À UFES e a Pós-graduação em Ciências Florestais pela oportunidade de cursar a pós-graduação. Ao IFES – Alegre pela parceria de disponibilizar a área de estudo.

À FAPES pelo apoio financeiro da pesquisa, por meio do Edital FAPES/CNPq Nº 23/2018 – PRONEM (Termo de Outorga 589/2018 e Processo Nº 84532041) e pela bolsa de doutorado através do Instituto de Mudanças Climáticas da UFES Cooperação Técnica e Financeira Nº 002/2018 – VALE-ITV/UFES/FAPES-Climatologia (Processo Nº 81382545/2018).

Aos meus amigos de laboratório do NUPEMASE, que muito contribuíram com este trabalho de forma direta ou indireta: Eduardo, Jaque, Vitor, Julia, Rodrigo, Patrícia, Lorryne, João Mário, Kely, Diêgo, Clarisse, Cleiton, Roberto e Juliana. Sou muito grata pela disponibilidade e ajuda nos campos, pelos momentos de conselhos,

risadas e distrações. Tudo isso tornou essa caminhada menos árdua e me fortaleceu na caminhada.

Todos vocês foram fundamentais para alcançar a minha meta e não me deixar vacilar. Gratidão!

RESUMO GERAL

NEVES, Naiara Machado. **Dinâmica das leguminosas e não leguminosas em uma floresta secundária sazonalmente seca**. 2022. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Orientador: Prof. Dr. Henrique Machado Dias. Coorientador: Dr. Ranieri Ribeiro Paula.

Na sucessão florestal há mudanças na estrutura e nos nichos da vegetação arbórea. Nas florestas neotropicais diversas espécies coexistem, entretanto as características edafoclimáticas atuam como filtro ecológicos e selecionam as espécies mais adaptadas as características impostas. O conhecimento dos traços funcionais das espécies permite a formulação de estratégias de conservação, mediante as mudanças climáticas previstas. Os objetivos do presente estudo foram investigar o desempenho das espécies de diferentes grupos funcionais, bem com sua contribuição no input de serapilheira, nutrientes (N, P e C) e na decomposição na comunidade dominada por leguminosas, submetida à sazonalidade hídrica. O estudo foi realizado em um fragmento secundário que compõe a Reserva Legal do Polo de Educação Ambiental do Instituto Federal do Espírito Santo, Ifes – *Campus de Alegre* (PEAMA), Alegre – ES. No ano de 2013 foram instaladas 19 parcelas de 400 m² de área (20 x 20 m) distribuídas a cada 200 m por toda área do fragmento a fim de estudar o porte arbóreo. Em 2017 foram selecionadas dessas, 11 parcelas para medir o DAP maior ou igual a 5 cm para avaliar o desempenho de grupos funcionais (leguminosas fixadoras de N, leguminosas não fixadoras e não leguminosas). Foram coletadas por dois anos (out/ 2017 a set/ 2019) serapilheira depositada e o índice de cobertura de copa (ICC). As coletas de serapilheira acumulada foram realizadas nos períodos chuvoso e seco, sendo mar/2019 e set/2019, respectivamente. Além disso, foi realizado o estudo da decomposição de serapilheira dos grupos funcionais leguminosas e não leguminosas, por meio de bolsas “litterbag” para verificar o índice K, tal como coleta de folhas maduras (mar/2020) de setes espécies para análises da abundância de ¹³C e ¹⁵N. No estudo foi observado que o grupo funcional de leguminosas fixadoras e leguminosas não fixadoras tiveram melhor sobrevivência em relação ao grupo de não leguminosas,

em que a maioria dos indivíduos mortos eram do grupo de não leguminosas, com classe de diâmetro entre 5-20cm. As leguminosas tiveram maior incremento em comparação às não leguminosas, entretanto, foi observado que o desempenho dos grupos funcionais se encaixa com a teoria facultativa da fixação biológica de nitrogênio (FBN) em SDTF. As leguminosas possuem maiores concentrações de C nas folhas e menor abundância de ^{13}C , em que sugere melhor resistência à seca e mais eficiência na utilização da água em relação ao grupo de não leguminosas. Embora, abundância de ^{15}N e concentração de N foram maiores nas leguminosas, não houve diferença significativa. Leguminosas tiveram grande representatividade no aporte de serapilheira e nutrientes. As leguminosas aportam 11%, 48% e 25% a mais de N, P e C, respectivamente, do que as não leguminosas e apresentam maior índice K, em que sugere que possuam características químicas, nas quais dificultam a sua decomposição. Portanto, é sugerido mais estudos para avaliar os traços funcionais das espécies em frente as mudanças climáticas previstas para se compreender melhor a dinâmica de SDTF.

Palavras-chave: Grupos funcionais, Desempenho das espécies, Serapilheira, Sazonalidade hídrica e Floresta Atlântica.

GENERAL ABSTRACT

NEVES, Naiara Machado. **Legumes and non-legumes dynamics in a seasonally dry secondary forest**. 2022. Thesis (Doctorate in Forest Sciences) - Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: Prof. Dr. Henrique Machado Dias. Co-advisor: Dr. Ranieri Ribeiro Paula

In forest succession there are changes in the structure and niches of arboreal vegetation. In neotropical forests, several species coexist, however the soil and climatic characteristics act as an ecological filter and select the species most adapted to the imposed characteristics. The knowledge of the functional traits of the species allows the formulation of conservation strategies, through the foreseen climatic changes. The objectives of the present study were to investigate the performance of species from different functional groups, as well as their contribution to litter input, nutrients (N, P and C) and decomposition in the legume-dominated community, subjected to water seasonality. The study was carried out in a secondary fragment that makes up the Legal Reserve of the Environmental Education Pole of the Federal Institute of Espírito Santo, Ifes - Campus de Alegre (PEAMA), Alegre - ES. In 2013, 19 plots of 400 m² of area (20 x 20 m) were installed, distributed every 200 m throughout the entire area of the fragment in order to study the tree size. In 2017, 11 plots were selected from these to measure DBH greater than or equal to 5 cm to evaluate the performance of functional groups (N-fixing legumes, non-fixing legumes and non-legumes). Litter deposited and the canopy coverage index (ICC) were collected for two years (Oct/2017 to Sep/2019). The accumulated litter collections were carried out in the rainy and dry periods, being Mar/2019 and Sep/2019, respectively. In addition, a study of litter decomposition of leguminous and non-legume functional groups was carried out, through "litterbag" bags to verify the K index, such as collection of green leaves (Mar/2020) of seven species for analysis of abundance of ¹³C and ¹⁵N. In the study, it was observed that the functional group of fixing legumes and non-fixing legumes had better survival compared to the non-legumes group, in which most of the dead individuals were from the non-legumes group, with a diameter class between 5-20 cm. Legumes had a greater increase

compared to non-legumes, however, it was observed that the performance of the functional groups fits with the facultative theory of biological nitrogen fixation (BNF) in SDTF. Legumes have higher concentrations of C in the leaves and lower abundance of ^{13}C , which suggests better resistance to drought and more efficient use of water in relation to the non-legumes group. Although ^{15}N abundance and N concentration were higher in legumes, there was no significant difference. Legumes had great representation in the contribution of litter and nutrients. Legumes provide 11%, 48% and 25% more N, P and C, respectively, than non-legumes and have a higher K index, which suggests that they have chemical characteristics that make their decomposition difficult. Therefore, further studies are suggested to evaluate the functional traits of species in the face of predicted climate changes to better understand the dynamics of SDTF.

Keywords: Functional groups, Species performance, Litterfall, Water seasonality and Atlantic Forest

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	14
2. OBJETIVO GERAL	17
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
3. REVISÃO DE LITERATURA	18
3.1 FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA.....	18
3.2 CLIMA E DINÂMICA DAS ESPÉCIES EM SDTF	20
3.3 DINÂMICA DA SERAPILHEIRA.....	26
3.4 FIXAÇÃO BIOLÓGICA DO NITROGÊNIO NA FAMÍLIA FABACEAE	28
3.5 ANÁLISE ISOTÓPICA DE ¹⁵ N E ¹³ C EM ESTUDOS AMBIENTAIS.....	32
REFERÊNCIAS	36
CAPÍTULO I	46
O DESEMPENHO DE LEGUMINOSAS ARBÓREAS É MELHOR DO QUE OUTRAS ESPÉCIES APÓS MEIO SÉCULO DE SUCESSÃO EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA?	46
RESUMO	47
1. INTRODUÇÃO	49
2. MATERIAL E MÉTODOS	51
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	51
2.2 LEVANTAMENTO DAS ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS	53
2.3 ABUNDÂNCIA ISOTÓPICA	54
2.4 ANÁLISE DE DADOS.....	55
3. RESULTADOS	57
3.1. RIQUEZA, DIVERSIDADE, ABUNDÂNCIA E DOMINANCIA.....	57
3.2. DESEMPENHO DOS GRUPOS FUNCIONAIS.....	61
3.3. COMPOSIÇÃO DO CARBONO E NITROGÊNIO NA FOLHAS DE ESPÉCIES E DOS GRUPOS FUNCIONAIS	61
4. DISCUSSÃO	66
4.1. AS LEGUMINOSAS TÊM MELHOR SOBREVIVÊNCIA E DOMINAM OS FRAGMENTOS SECUNDÁRIOS DE SDTF.....	66
4.3 LEGUMINOSAS APRESENTAM MAIOR CONCENTRAÇÃO DE C E MENOR ABUNDÂNCIA DE ¹³ C NAS FOLHAS.....	71
4.4 OS GRUPOS FUNCIONAIS APRESENTAM MENOR CONCENTRAÇÃO DE N E ABUNDÂNCIA DE ¹⁵ N SEMELHANTES NAS FOLHAS	73
5. CONCLUSÃO	75
REFERÊNCIAS	76
CAPÍTULO II	81
TRAÇOS DAS LEGUMINOSAS NOS INPUTS DE NUTRIENTES E NA DECOMPOSIÇÃO DA SERAPILHEIRA EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA	81
TRAÇOS DAS LEGUMINOSAS NOS INPUTS DE NUTRIENTES E NA DECOMPOSIÇÃO DA SERAPILHEIRA EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA	82
RESUMO	82
ABSTRACT	83
1. INTRODUÇÃO	84
2. MATERIAL E MÉTODOS	87
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	87

2.2 COLETA DE SERAPILHEIRA DEPOSITADA, DETERMINAÇÃO DE NUTRIENTES E EFEITOS DE DEGRADAÇÃO NOS GRUPOS FUNCIONAIS	88
2.3 ÍNDICE DE COBERTURA DE COPA.....	89
2.4 SERAPILHEIRA ACUMULADA E CONSTANTE DECOMPOSIÇÃO	90
2.5 DECOMPOSIÇÃO FOLIAR DOS GRUPOS FUNCIONAIS.....	91
2.6 ANÁLISE DOS DADOS	92
3. RESULTADOS.....	93
3.1. PADRÃO GERAL DA SERAPILHEIRA.....	93
3.2 CONTRIBUIÇÃO DOS GRUPOS FUNCIONAIS NA DINÂMICA DA SERAPILHEIRA E NOS INPUTS DE N, P E C	96
3.3 DECOMPOSIÇÃO DOS GRUPOS FUNCIONAIS	97
4. DISCUSSÃO	99
4.1 DINÂMICA DA SERAPILHEIRA E DA COBERTURA DE COPA	99
4.2. LEGUMINOSAS INFLUENCIAM OS APORTES DE SERAPILHEIRA E DECOMPOSIÇÃO EM SDTF	101
4.3 DECOMPOSIÇÃO DOS GRUPOS FUNCIONAIS	103
5. CONCLUSÃO	105
REFERÊNCIAS.....	106
CONCLUSÃO GERAL.....	110
APÊNDICES	111

1. INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais compreendem aproximadamente 50% das florestas do mundo (KALÁCSKA et al., 2005; FAO 2015; MOONEN et al., 2019), destas, 40% são classificadas como Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF) (MURPHY; LUGO, 1986; CAMPOS; MERINO, 2016). No Brasil, as SDTF são conhecidas como Florestas Estacionais Deciduais e Semi Deciduais, nas quais ocupam regiões do interior onde a precipitação anual varia de 700 mm a 2.000 mm por ano (QUINTERO; AZOFEIFA, 2010) e nos meses do período seco (inverno) ela é em média menor do que 30 mm/mês e a temperatura mínima de 12°C (OLIVEIRA et al., 2019; INMET 2019). Essas características atuam como principais filtros ecológicos sob a diversidade das espécies (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019; MAIA et al., 2020). No Brasil, as SDTF são representadas por fragmentos secundários com diferentes tamanhos, históricos de perturbação e estágios sucessionais (SOUZA et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2019), e desempenham papel importante no ciclo do carbono, nitrogênio e água e em outros serviços ecossistêmicos (BONGERS et al., 2015; MOONEN et al., 2019).

Entre os grandes desafios para os cientistas que estudam o funcionamento das SDTF, estão os impactos causados pela escassez hídrica na vegetação (BONAL et al., 2016). As funções ecológicas e os serviços ecossistêmicos dos fragmentos florestais podem ser afetados pela instabilidade climática. Exemplos de funções e serviços das SDTF passíveis de alteração, são a biodiversidade das espécies e dos grupos funcionais, o sequestro de C nas plantas e solo, o ciclo dos nutrientes e da água e a atividade microbiana no solo (BEER et al., 2010; BONAL et al., 2016; MULEDI et al., 2020). Assim, a decomposição da serapilheira e a mineralização e disponibilidade dos nutrientes são amplamente afetados pelo funcionamento dos microrganismos do solo (BONAL et al., 2016; ARAUJO et al., 2019).

As espécies iniciais, mais adaptadas as limitações nutricionais e de disponibilidade de água respondem melhor às limitações ambientais do que as espécies que surgiram ao longo da sucessão florestal. Neste contexto, tornam-se imprescindíveis estudos que buscam entender os fatores do ecossistema (internos e externos) que influenciam no desempenho das espécies, no ciclo dos nutrientes, bem como nas variáveis correlacionadas com ela. O processo da sucessão florestal

há mudança na estrutura e nos nichos da vegetação arbórea. Nas florestas neotropicais diversas espécies coexistem, entretanto as características edafoclimáticas atuam como filtro ecológicos e selecionam as espécies mais adaptadas as características impostas (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). As florestas tropicais secundárias, no início da sucessão apresentam ambientes mais heterogêneos e passam por mudança na estrutura e diversidade, em resposta ao desempenho das espécies, nas quais afetam a dinâmica florestal e consequentemente importantes serviços ecossistêmicos (MACHADO et al., 2021).

A alta diversidade e diferentes formas de vida ligados aos diferentes atributos abióticos do ecossistema, dificultam o entendimento dos processos sucessionais das florestas tropicais (QUESADA et al., 2009) e os nichos funcionais das espécies da comunidade (MAIA et al., 2020). Neste contexto, torna-se importante compreender o comportamento das espécies no processo de sucessão, bem com estimar sua sobrevivência com as previstas mudanças do clima (MORI et al., 2018). Pois, as florestas tropicais são inseridas em regiões com altas intervenções antrópicas e prestam diversos serviços ecossistêmicos (MILES et al., 2006).

Nas comunidades de SDTF, a família Fabaceae (leguminosa) se destaca, uma vez que apresenta alta dominância e abundância (OLIVEIRA-FILHO et al., 2013; TAYLOR et al., 2017). As espécies de leguminosas são plásticas a ambientes com escassez hídrica e em solos considerados de baixa fertilidade (LEWIS et al., 2005). Diversas espécies leguminosas são importantes na dinâmica e sucessão das SDTF, pelos seus traços funcionais que permitem sua permanência e crescimento em ambiente submetidos à sazonalidade hídrica (ADAMS et al., 2010). Além disso, estudos afirmam que leguminosas apresentam papel relevante nos primeiros anos de sucessão em SDTF, pois adicionam N pela associação simbiótica com bactérias que fixam N_2 atmosférico (ARATO et al., 2003; VITAL et al., 2004; SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013). Contudo, há carência do entendimento em relação aos fatores que ditam o processo de fixação de N (ADAMS et al., 2010; SHERFFER et al., 2015).

A contribuição dos grupos funcionais para a ciclagem de nutrientes é pouco conhecida. O aporte de folhas é a principal entrada de nutrientes em ecossistemas florestais, entretanto, poucos estudos buscam comparar a produção de serapilheira foliar e as quantidades de nutrientes aportados pelos diferentes grupos funcionais (SIDDIQUE et al., 2008; MENGE; HEDIN, 2009; SOUZA et al., 2012). Contudo, tais abordagens ajudariam elucidar os efeitos dos grupos funcionais no input dos

nutrientes e os nichos ecológicos das espécies nas comunidades, submetidas a flutuações hídrica e na temperatura (BINKLEY, 2005; ADAMS et al., 2010). Essas investigações permitem a construção de novos conhecimentos ecológicos acerca dos grupos funcionais, nas quais auxiliam na formulação de estratégias e planos de conservação de SDTF, mediante as mudanças ambientais e gestão em face da esperada mudança no clima para as próximas décadas (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019; BONAL et al., 2016; BASTIN et al., 2019).

Assim, a presente tese tem como objetivo investigar o desempenho das espécies de diferentes grupos funcionais, bem com sua contribuição no input de nutrientes (N, P e C) e na taxa decomposição da serapilheira na comunidade florestal sazonalmente seca dominada por leguminosa. Pautado nisso, as perguntas que nortiam esta pesquisa foram: Como é o desempenho dos grupos funcionais na dinâmica florestal de SDTF? Qual é o papel funcional das espécies de leguminosas na composição florestal e no input dos nutrientes em SDTF? As perguntas foram elaboradas por meio das seguintes hipóteses: A precipitação pode influenciar o desempenho dos grupos funcionais, bem como o aporte de serapilheira, N, P e C no fragmento secundário de SDTF. As árvores leguminosas contribuem na dinâmica florestal e no input de N, P e C na SDTF. O ineditismo do presente estudo é a cerca da investigação do papel funcional das leguminosas na dinâmica florestal, sua contribuição no input de nutrientes e a taxa de decomposição em SDTF diante à sazonalidade hídrica.

2. OBJETIVO GERAL

Investigar o desempenho e a contribuição de espécies e grupos funcionais nos aportes de carbono, nutrientes e na taxa de decomposição da serpilheira, após meio século de secussão secundária.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Investigar o desempenho e traços funcionais (*i.e.* crescimento, mortalidade, ingresso, eficiência do uso da água e fixação biológica do nitrogênio) de espécies e grupos funcionais, na comunidade, entre duas ocasiões de medição com largas diferenças de precipitação anual;
- Quantificar a contribuição dos grupos funcionais quanto ao fornecimento de carbono e nutrientes via serapilheira foliar e taxa de decomposição; e,
- Avaliar a resposta da vegetação a sazonalidade climática na dinâmica da serapilheira, no índice de cobertura de copa e na taxa de decomposição.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1 FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF) representam cerca de 40% das florestas tropicais do mundo (CAMPOS; MERINO, 2016), em que ocupam cerca de 1.059.106 km² de área no globo (MILES et al., 2006). Estes ecossistemas são presentes em regiões da África, Austrália, Centro e Sul da América Latina, Índia e Sudeste Asiático (MURPHY; LUGO, 1986; PENNINGTON et al., 2000; CECCON et al., 2006), nas quais apresentam duas estações climáticas bem definidas, sendo uma chuvosa (verão) seguida por período seco (inverno) (GERHARDT; HYTTEBORN, 1992; CAMPOS; MERINO, 2016). Em geral, estão localizadas entre as zonas úmidas costeiras e regiões de clima semiárido, tendo como principal característica, a perda parcial de folhas do estrato arbóreo durante o período seco (INSTITUTO DE PESQUISA DA MATA ATLÂNTICA, 2016). Em consequência, da amplitude distribuição, elevada diversidade biológica e lacunas de conhecimento a respeito da sua funcionalidade, as SDTF assumem papel relevante na biodiversidade (CAMPOS; MERINO, 2016), no sequestro e estoque de C, bem como na ciclagem de nutrientes (BATTERMAN et al., 2013).

As SDTF também conhecida como Florestas Estacionais Semidecíduais, diferem das Estacionais Decíduais na medida em que o déficit hídrico aumenta, levando a uma proporção maior de árvores que perdem suas folhas por caducifolia (VELOSO, 1992). Estima-se que até 50% das árvores de SDTF perdem as folhas na estação seca (DIAS, 2009). No Brasil, ocupam regiões do interior numa área de 27.367.815 ha⁻¹ em que equivalem 3,21% do seu território (DO ESPÍRITO-SANTO et al., 2013), mas de forma muito fragmentada, com diferentes tamanhos, históricos de perturbação e estágios de sucessão (VIDAL et al., 2007; SOUZA et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2019). Assim, são relevantes estudos que analise a dinâmica florestal destes ecossistemas com a finalidade de amenizar as lacunas existentes ao conhecimento da dinâmica e do papel funcional das espécies, diante as mudanças climáticas.

Embora, as florestas secundárias não substituam as florestas primárias, essas constituem habitats que favorecem o desenvolvimento de diversas espécies (CHAZDON et al., 2009), bem como sequestram e estocam C. Os fragmentos secundários de SDTF são de suma importância, pois permitem desenvolvimento de

espécies ameaçadas de extinção e endêmicas, ajudam a controlar o clima local e o ciclo da água, tal como favorecem a dinâmica dos nutrientes e a manutenção da fertilidade do solo (BONGERS et al., 2015; MOONEN et al., 2019). No entanto, existe uma grande lacuna sobre o entendimento da ecologia funcional das espécies e os processos que cercam as SDTF (CECCON et al., 2006; CAMPOS; MERINO, 2016). Assim, são imprescindíveis estudos voltados à dinâmica florestal tanto quanto o papel funcional das espécies, para que amenizem as problemáticas ambientais.

A dinâmica das SDTF secundárias é determinada por condições ambientais como temperatura e principalmente precipitação (POOTER et al., 2016), bem como atributos edáficos (STYGER et al., 2007; JAKOVAC et al., 2015) e histórico de uso do solo. A sazonalidade da precipitação é a principal responsável pelas mudanças na estrutura e na diversidade das espécies nas SDTF (LIEBERMAN, 1982; CECCON et al., 2004; SOUZA et al., 2019). Assim, a sazonalidade controla e altera a produção de serapilheira e a taxa de decomposição da matéria orgânica, como também os estoques de carbono e nutrientes no solo (CAMPOS; MERINO, 2016; SOUZA et al., 2019). Estudos afirmam que os efeitos desses atributos edafoclimáticos no mecanismo florestal, não são frequentemente avaliados (MOONEN et al., 2019). Portanto, a produtividade da biomassa e sucessão de SDTF permanecem altamente imprevisíveis (NORDEN et al., 2015; ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2017), tal como os fatores que atuam na dinâmica e na conservação desses ecossistemas, diante das mudanças climáticas previstas (PACALA; SOCOLOW, 2004; BONAL et al., 2016; BASTIN et al., 2019).

A produtividade primária florestal (PPF) é considerada melhor entre as metodologias que permitem avaliar os efeitos dos recursos na dinâmica da floresta (CHAOIN; EVINER, 2003). As alterações da PPF permitem prever a dinâmica florestal diante as mudanças climáticas, entretanto, estudos com medidas repetidas em cronosequência são escassos para SDTF (VASCONCELOS et al., 2012). A medição do diâmetro na altura do peito (DAP) e altura das árvores são formas para estimar a PPF por meio de equações alométricas (DUCEY et al., 2009). Essas metodologias podem ser somadas com a produção de serapilheira para estimar a produtividade (VASCONCELOS et al., 2012). Estudos afirmam que tais medições de biomassa e serapilheira são metodologias fáceis e componentes significativos na PPF, que permitem melhor entendimento da dinâmica florestal, uma vez que podem mudar em função de fatores biofísicos (BROWN; LUGO 1990; CLARCK; 2001; VASCONCELOS et al., 2012).

A biomassa acima do solo em SDTF varia por uma ordem de grandeza de 28 a 390 Mg ha⁻¹ (MARTINEZ- YRIZAR 1995; JARAMILLO et al., 2011). Acredita-se que a precipitação é um fator de suma importância na biomassa de SDTF, em que a senescência foliar é intimamente ligada a taxa de precipitação (BROWN; LUGO 1990; VIEIRA et al., 2004; COSTAS et al., 2010). Estudos observaram que maior incremento do diâmetro e duração do período sem folha está correlacionado a quantidade de chuva, por conta disso, especula-se que uma maior precipitação haveria maior PPF (MALHI et al., 2006; SAATCHI et al., 2007; BECKNELL et al., 2012). Embora existam outros fatores, como histórico de uso do solo, luminosidade, fertilidade do solo e disponibilidade de nutrientes, a umidade é considerada a característica, com efeito mais forte na dinâmica florestal em SDTF, em virtude de limitar o crescimento, diversidade, taxa de decomposição e estoque de C (EAMUS, 1999; GRAHAM et al., 2003; CLEVELAND, et al., 2011). Neste cenário, tornam-se relevantes estudos que buscam compreender os efeitos da precipitação e sazonalidade na produtividade de SDTF (BASTIN et al., 2019).

3.2 CLIMA E DINÂMICA DAS ESPÉCIES EM FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE

Entender o comportamento das espécies de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF) diante das mudanças climáticas é essencial para programar estratégias de conservação. Frente a estas mudanças no clima, SDTF são consideradas as florestas do futuro, aumentando a necessidade de esforços para entender os caminhos da sucessão nestes ecossistemas (QUESADA et al., 2009). Contudo, preencher a lacuna da magnitude das relações ecológicas e ações humanas na dinâmica florestal é desafiador para sociedade científica (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). A complexidade da compreensão dos processos sucessionais se dá em virtude da alta diversidade de formas de vidas, nos quais as espécies foram selecionadas por meio dos diferentes fatores abióticos e bióticos durante a sucessão (QUESADA et al., 2009).

As condições climáticas do ambiente são determinantes na dinâmica das SDTF (POOTER et al., 2016). O comportamento sazonal da precipitação dita mudanças na estrutura e na diversidade das espécies (LIEBERMAN, 1982; CECCON et al., 2004; SOUZA et al., 2019), bem como influencia a funcionalidade do ecossistema. A precipitação é considerada impulsionadora do desenvolvimento

das espécies regenerantes, além de controlar os processos fenológicos em SDTF (OPLER et al., 1980; QUIGLEY; PLATT, 2003). Os efeitos das características climáticas acerca do mecanismo florestal, necessitam de ser avaliados (NORDEN et al., 2015; ARROYO-RODRIGUEZ et al., 2017; MOONEN et al., 2019), uma vez que permanecem altamente imprevisíveis e desconhecidos (BONAL et al., 2016; BASTIN et al., 2019). Contudo, pouco se sabe de como a flutuação da precipitação e temperatura pode controlar o recrutamento e mortalidade de espécies à vista dos seus efeitos na comunidade de S (QUESADA et al., 2009; AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019).

Naturalmente, SDTF apresentam sazonalidade hídrica bem demarcada nos meses de outono e inverno (março a setembro) (OLIVEIRA et al., 2019). Neste período, as espécies vegetais perdem parcialmente as folhas, como forma de estratégia adaptativa para evitar perda de água (SOUZA et al., 2019; OLIVEIRA et al., 2019). A senescência foliar é uma das estratégias das espécies que as permitem sobreviver ao déficit hídrico nos meses secos (QUINTERO; AZOFEIFA, 2010). Neste contexto, espera-se que as SDTF tenham maior facilidade em se recuperar frente às mudanças climáticas futuras, do que florestas tropicais úmidas, por apresentar espécies ditas resistentes a esse desequilíbrio (MURPHY; LUGO, 1986). Entretanto, é contraditório esperar recuperação mais rápida em SDTF se o processo de sucessão neste ecossistema é mais lento quando comparada a florestas tropicais úmidas (QUESADA et al., 2009; AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). Assim, é importante estudar o comportamento das espécies para compreender o papel funcional e como a dinâmica florestal se altera frente às mudanças climáticas globais.

O grande interesse de estudar as florestas tropicais, além da sua alta diversidade e complexidade, é que estas apresentam importante papel à sociedade pelos serviços ecossistêmicos prestados (LEWIS et al. 2015) e, principalmente, por apresentar efeito sobre clima por meio do ciclo do carbono (FAUSET et al. 2015). As mudanças climáticas têm alterado a diversidade e abundância das espécies em todos os ecossistemas florestais (PACIFICI et al., 2017), sendo que as formações tropicais podem responder de forma mais intensa aos fatores climáticos (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). Estudos ressaltam que SDTF são mais sensíveis a essas as mudanças do que as florestas tropicais úmidas (ALLEN et al. 2017; AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). Assim, a previsão futura de déficit hídrico e aumento da temperatura podem modificar de forma mais intensificada e

inesperada, a estrutura e composição da biodiversidade de SDTF, uma vez que pode acelerar ou diminuir a morte das espécies arbóreas, com consequência direta na abundância dessas espécies (BONAL et al., 2016).

A alteração na abundância das espécies vegetais, em resposta a mudança do clima, remete novas características ao ecossistema florestal (FAUSET et al. 2012). As novas espécies, bem como as alterações na sua abundância, modificam a comunidade florestal e a composição dos traços funcionais de forma a alterar o funcionamento do ecossistema, uma vez que implica no ciclo dos nutrientes, da água e do C (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). O conhecimento dos traços funcionais das espécies se faz alternativa para entender melhor o dinamismo dos ecossistemas florestais (MADANI et al., 2018). Estudo já observou que as florestas tropicais alteraram sua comunidade bem como sua fenologia foliar, em resposta do déficit hídrico (FAUSET et al., 2012). Portanto, a distribuição e composição florestal são de acordo com as condições climáticas que as diferentes formações florestais são submetidas. Atualmente, é grande o desafio científico de entender as respostas das diferentes formações tropicais às mudanças climáticas, contudo é de suma importância conhecer traços funcionais das espécies diante ao estresse em longo prazo (MADANI et al., 2018).

As características ambientais atuam como filtro sob as espécies nos ecossistemas florestais (BONAL et al., 2016; ESQUIVEL et al., 2018). Em SDTF, a sazonalidade de precipitação muda a composição florística em que há aumento das espécies decíduas, uma vez que são mais adaptadas ao estresse hídrico (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019), porém a mortalidade das espécies não adaptada é inevitável, já que sua morfologia e fisiologia não comportam tais desequilíbrios. Assim, as alterações decorrentes das mudanças climáticas mudam de forma acentuada a funcionalidade do ecossistema pelo incremento e morte das espécies nas SDTF, fato que sugere que esse ambiente possui menor capacidade de adaptar-se ecologicamente ao ambiente de seca (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019).

A mudança estrutural em SDTF em gradiente de precipitação é observada em diversos estudos. Fauset et al. (2012) e Aguirre-Gutiérrez et al. (2019) observaram que o déficit hídrico descreve a mudança da funcionalidade das espécies em SDTF com incremento de espécies com perfil decidual. Os mesmos autores observaram que a baixa precipitação em florestas tropicais úmidas acarretou em menor alteração na composição florística, indicando uma melhor adaptação das espécies ao futuro

cenário. Ao contrário do que se espera, as florestas úmidas têm menor grau de alteração em sua composição (FEELEY et al., 2011), mas são as SDTF que apresentam maiores respostas à indisponibilidade hídrica. Uma possível justificativa para tal comportamento ser acentuado é que estes ecossistemas já se encontram em estresse máximo por conta da limitação hídrica exposta naturalmente, e, portanto, um ambiente ainda mais seco os pressionaria o mais próximo de seu limiar climático (ALLEN et al. 2017).

Em relação aos fatores abióticos das mudanças climáticas, a precipitação é destacada como fator principal no incremento e morte das espécies no ecossistema (POORTER et al., 2017). Estudo recente observou que a precipitação apresenta maior efeito nas alterações funcionais do que a temperatura (ALI et al., 2019). A precipitação está intimamente ligada a produtividade das florestas, bem como a diversidade taxonômica, visto que esses fatores têm tendência a diminuir quando expostos ao déficit hídrico (ALI et al., 2019).

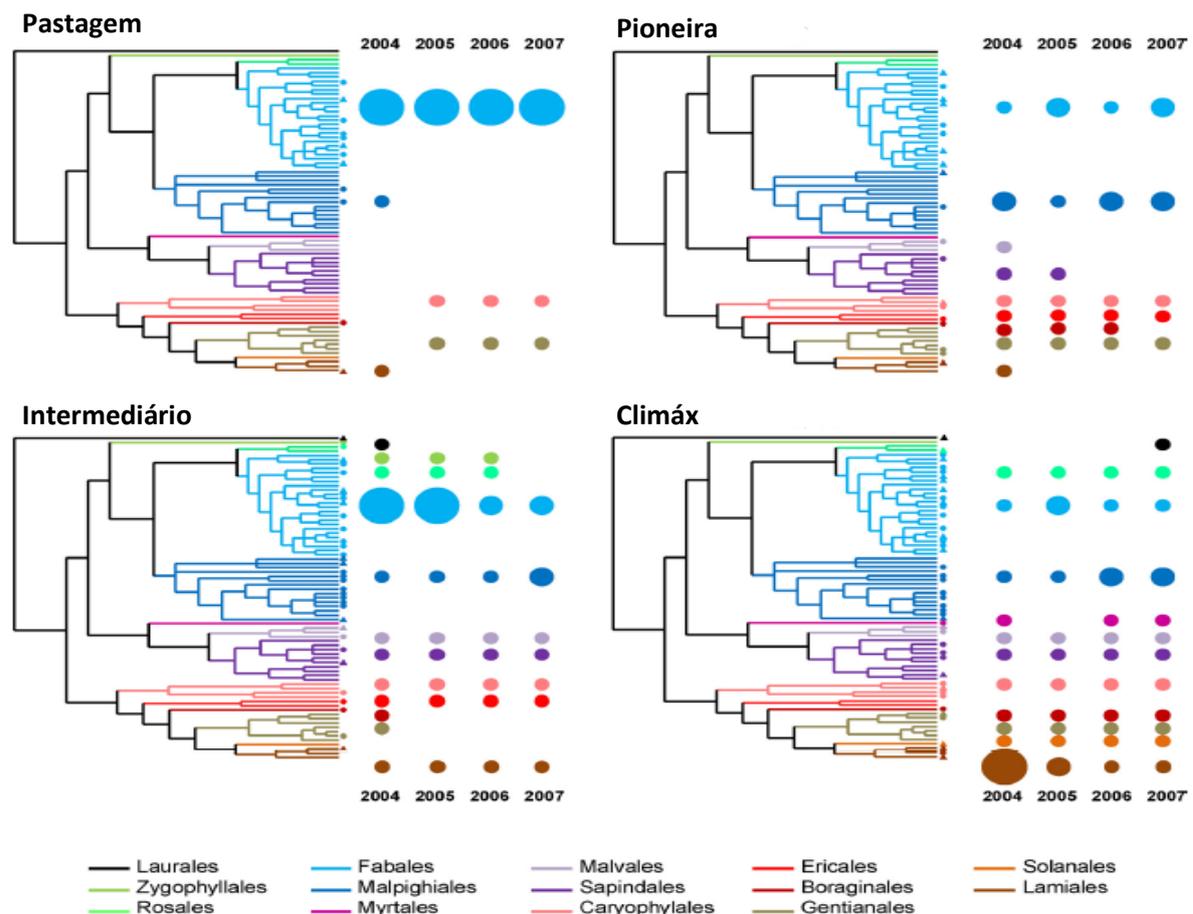
Outros estudos destacam que a seca é fator de suma importância no crescimento, recrutamento e morte das árvores, pois a escassez hídrica afeta diretamente as taxas metabólicas e fisiológicas das plantas em curto prazo (ENGELBRECHT et al., 2005; POORTER; MARKESTEIJN, 2008; MICHALETZ et al., 2014). Em suma, o estresse hídrico é fator limitante na sobrevivência das espécies, tal como é confirmada a grande influência das alterações climáticas previstas nos atributos funcionais das florestas tropicais em grande escala (POORTER et al., 2017; ALI et al., 2019).

Os mecanismos ecológicos dos ecossistemas florestais podem ser medidos por meio dos componentes demográficos da biodiversidade florestal. A dinâmica dos componentes demográficos (recrutamento, sobreviventes e morte) permite avaliar o papel funcional das espécies em resposta aos filtros e limitações ambientais dos eventos climáticos (MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Estes mesmos autores, afirmam que a morte dos indivíduos vegetais em SDTF, é maior em períodos com maior déficit hídrico. Espécies perenes e com baixa resistência à luz solar apresentam tendência de diminuição da sua abundância, uma vez que as espécies resistentes ao sol (heliófitas) perdem suas folhas aumentando a radiação nesses indivíduos. Assim, espécies caducas e heliófitas apresentam maior vantagem sobre as outras espécies, diante aos eventos climáticos (GONZALES-CARO et al., 2014).

Por sua vez, a família de leguminosas (Fabaceae) apresenta grande sucesso em ambientes com extrema seca. Ambientes com pouca disponibilidade de

nutrientes, com estresse hídrico e com maior temperatura ou maior exposição solar, contém maior abundância e dominância de leguminosas (BATTERMAN et al., 2013; GEI et al., 2018; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Os filtros impostos pelos fatores ambientais (precipitação e temperatura) diminuem a biodiversidade e estimulam o desenvolvimento de certos clados de espécies menos sensíveis, como as leguminosas, principalmente nos primeiros anos da sucessão em que há grande radiação solar (Figura 1) (GEI et al., 2018; MARTINEZ-RAMOS et al., 2018; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). De acordo com o aumento do estágio de sucessão, as leguminosas tendem a diminuir sua abundância na comunidade. Portanto, as diferentes espécies apresentam características específicas funcionais, face às condições microclimáticas (MAZA-VILLALOBOS et al., 2020)

Figura 1 – Árvores filogenéticas de comunidades regenerativas e a contribuição relativa de clados (ordens) para o número total de plantas registradas em diferentes categorias sucessionais e anos de estudo, em SDTF da região de Chamela-Cuixmala, oeste do México.

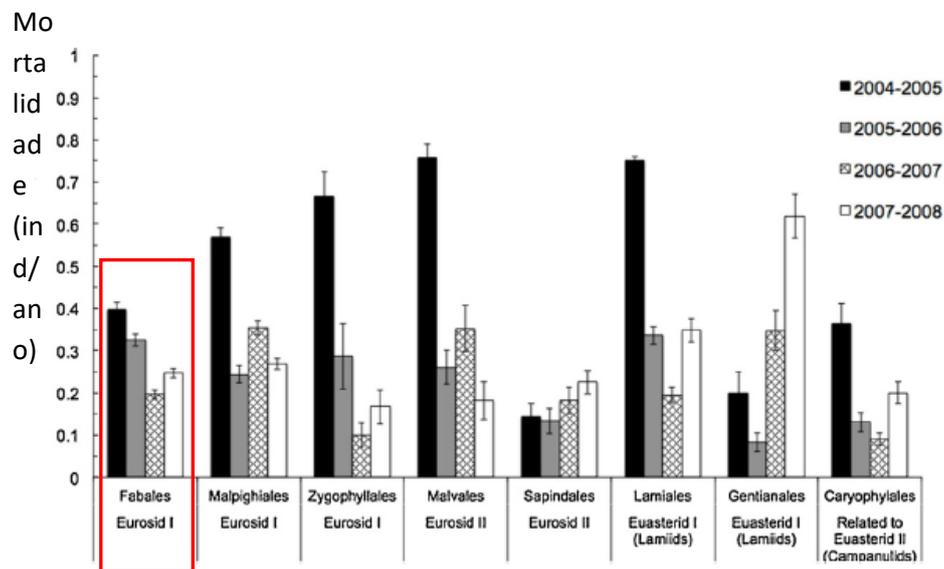


Onde: Ramos com diferentes cores representa ordens diferentes; o azul claro indica a ordem Fabales. Em cada árvore, as figuras das pontas indicam espécies de árvores (pequenos círculos) ou arbustos (pequenos triângulos) registrados em outubro de 2004. Os círculos ao lado de cada clado representam a contribuição relativa.

Fonte: Maza-Vilalobos et al. (2020), adaptado pela autora.

Em contrapartida, o equilíbrio dos filtros ecológicos e habitat pode diminuir a biodiversidade das espécies vegetais (CHAI et al., 2016; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Um ecossistema florestal em estágio sucessional avançado sujeito a anos chuvosos, pode ter redução no recrutamento de indivíduos de diferentes espécies (MARTINEZ-RAMOS et al., 2018), uma vez que se reduz a incidência da luz solar e, conseqüentemente, a capacidade competitiva das espécies (MAZA-VILLALOBOS et al., 2011). Ademais, o sombreamento do sub-bosque aumenta a predação de sementes, fato que diminui a regeneração das espécies (CUEVAS-REYES et al., 2006). Ambos os aspectos apresentam tendência de diminuir as riquezas das espécies. Nos estudos como Lott (2002) e Maza-Villalobos et al. (2020) em SDTF com tais características descritas, as espécies da família leguminosas foram substituídas por espécies com características de ambientes de florestas maduras (Figura 2).

Figura 2 – Variação temporal (2004–2008) na mortalidade anual taxonômica (média \pm 1 DP) de plantas dos oito clados mais abundantes registrados em comunidades regenerativas durante sucessão de um SDTF em Chamela-Cuixmala, oeste México.



Onde: caixa em vermelho indica a mortalidade do clado da família das leguminosas, DP: Desvio padrão.

Fonte: Maza-Villalobos et al. (2020), adaptado pela autora.

Espécies de características ditas pioneiras, resistentes a escassez hídrica e a exposição solar tendem a diminuir em virtude da alta precipitação (VILLALOBOS et al., 2020). Os mesmos autores observaram que em anos chuvosos as espécies que

tiveram incremento nos anos secos, tiveram maior taxa de mortalidade. A alta precipitação e, conseqüentemente, maior sombreamento, pode limitar a sobrevivência das espécies pioneiras (MARTINEZ-RAMOS et al., 2018). Portanto, ressaltam-se as características abióticas como filtros ecológicos, ocorrendo uma tendência de as diferentes espécies se desenvolverem e permanecerem em ambientes que apresentam essas características favoráveis (LETCHER et al., 2015). Além disso, diante das mudanças climáticas, as espécies podem responder em curto prazo aos distúrbios de forma imprevisível, por esse motivo é de suma importância compreender seu papel funcional em respostas a seca e excesso de chuva, para assim formular ações e programas que possam contribuir com a conservação dos ecossistemas.

3.3 DINÂMICA DA SERAPILHEIRA

Em ecossistemas florestais, o processo de ciclagem de nutrientes é de suma importância para seu funcionamento (VITOUSEK, 1982; VITOUSEK; HOWARTH, 1991). Os nutrientes entram no sistema por meio da precipitação atmosférica, intemperismo de rochas, lixiviação das copas e dos troncos das árvores, fixação biológica simbiótica e não simbiótica do nitrogênio, mineralização da matéria orgânica e pela queda de resíduos senescentes das partes das plantas (VITOUSEK, 1982; VITOUSEK; HOWARTH, 1991; CIANCIARUSO et al., 2006). O material vegetal senescente forma a camada de serapilheira no solo dos ecossistemas florestais composta por todo material orgânico vegetal, sejam de folhas, galhos, cascas, órgãos reprodutores e materiais de plantas e animais não identificados (miscelânea) (CIANCIARUSO et al., 2006; CORREIA; ANDRADE, 2008). Neste contexto, a serapilheira reflete a entrada e saída de nutrientes e carbono no solo, em que se destaca como bom indicador ecológico, pois permite estudar a produtividade dos ecossistemas e a dinâmica dos nutrientes em florestas nativas ou plantadas (EWEEL, 1976; OLIVEIRA et al., 2019).

Vários estudos têm utilizado a os dois tipos de serapilheira como indicadores ecológicos: serapilheira acumulada sobre o piso florestal e serapilheira depositada ou aportada. A serapilheira acumulada é formada pelo material presente na superfície do solo da floresta, em um determinado período (POGGIANI; SCHUMACHER, 2000). A quantificação é realizada usando um gabarito com dimensões conhecidas alocado sobre o solo. Já a serapilheira depositada é

quantificada pelos materiais acumulados dentro do coletor em um determinado número de dias (POGGIANI; SCHUMACHER, 2000). Ambas, podem ser divididas em diferentes frações como: folhas, ramos, cascas, galhos, sementes, frutos e miscelânea (FORTES et al., 2008).

Diferenças na quantidade de serapilheira depositada e acumulada são usadas para calcular a taxa instantânea de decomposição da serapilheira, conhecido como índice K (POEWERS, 2009; CAMPOS; MERINO, 2016). Esse índice permite avaliar a intensidade dos fluxos de energia (CAMPOS; MERINO, 2016), bem como basear estudos da qualidade e degradabilidade da serapilheira entre ecossistema (SIDIQUE et al., 2008).

Os fatores ambientais interferem na produção e decomposição da serapilheira (FERNANDES et al., 2006; ARAUJO et al., 2019). Estudos observaram que maior deposição da serapilheira ocorre ao final dos períodos mais secos do ano, em virtude do déficit hídrico e senescência foliar (GODINHO et al., 2013; ARAUJO et al., 2019; SOUZA et al., 2019). Vários fatores podem interferir na deposição e transformação da serapilheira, tais como: luminosidade, umidade, temperatura, altitude, precipitação, deciduidade, herbivoria, estágio sucessional que se encontra o fragmento vegetal e tipo de vegetação (CASTANHO, 2005; FERNANDES et al., 2006). Araujo et al. (2019) relata que a produção total de serapilheira em SDTF varia de 3 a 8 Mg ha⁻¹ ano⁻¹ e que a fração folha representa cerca de 60% do material aportado. Além disso, é observado que a precipitação correlaciona positivamente com a produção inter e intra-anual, bem como a estrutura da vegetação explica a variação da serapilheira depositada (OLIVEIRA-FILHO et al., 2013; SOUZA et al., 2019).

Outro aspecto relevante, para a decomposição da serapilheira é a quantidade e a diversidade de compostos primários e secundários na serapilheira. Entre os parâmetros químicos a relação C/N é bem utilizada como indicador da taxa de decomposição (VIVANCO; AUSTIN, 2006). Relação estreita de C/N (abaixo de 20) indica que ocorre a mineralização de N, em que o N é disponibilizado para plantas por meio dos microorganismos do solo, bem como a relação alta (superior a 30) indica a imobilização do N mineral (SIQUEIRA; FRANCO 1988). Valores entre 20 e 30 indicam que ocorre equilíbrio entre os processos de imobilização e mineralização. Logo, material aportado com alta relação C/N apresenta taxa de decomposição menor e, conseqüentemente, menor ciclagem de nutriente (CAMPO; MERINO, 2016).

Entretanto, estudos mostram que a serapilheira com alta quantidade de N a taxa de decomposição e a disponibilidade de nutriente nos ecossistemas florestais são reduzidas (HOOBIE, 2015; ZUH et al, 2015). O N induz a formação de compostos secundários que impedem a ação de microorganismos na decomposição da serapilheira (NOMMIK; VAHTRAS, 1982; LEWIS et al., 2014), inibindo as enzimas oxidativas envolvidas na degradação da lignina (HOBBIE et al., 2012) e estimulando a produção de resíduos microbianos resistentes a deterioração (COTRUFO et al., 2013). Contudo, há poucos estudos que buscam entender esses processos, dessa forma não são claras as razões e mecanismos dos efeitos negativos de N na decomposição da serapilheira (HOOBIE, 2015).

A qualidade da serapilheira em relação aos teores de C solúvel, celulose, lignina, polifenóis e taninos são indicadores eficiente à degradabilidade da serapilheira (BERGG, 1984; NOMMIK; VAHTRAS, 1982; KASPARI et al., 2009; LEWIS et al., 2014). Teores de C solúvel reagem positivamente à decomposição da serapilheira, pois permitem a atividade microbiana bem como a disponibilidade dos nutrientes (BERGG, 1984). Entretanto, os compostos (celulose, lignina, hemicelulose e polifenóis) tornam as paredes celulares impermeáveis e dificultam a decomposição da serapilheira, em consequência do bloqueio de microorganismos (HOBBIE, 2015; CAMPOS; MERINO, 2016). Assim, conhecer a qualidade do material aportado permite compreender o papel funcional das espécies na ciclagem de nutriente bem como na formação da matéria orgânica no solo.

Neste contexto, para estudos de ciclagem de nutrientes e decomposição em SDTF é imprescindível relacionar fatores físicos e químicos da serapilheira com as condições edafoclimáticas (HOBBIE, 2015; ZUH et al., 2015). As variáveis climáticas, edáficas, as características químicas das espécies e estrutura do dossel da floresta influenciam nos processos do ciclo dos nutrientes (SCHUMACHER, 2004; MACHADO, 2011). Logo, destacam-se estudos que buscam minimizar a falta de entendimento da dinâmica florestal e os fatores que atuam diretamente ou indiretamente diante as constantes perturbações sofridas, sejam pela ação antrópica, seja pelas mudanças climáticas (SCHUMACHER, 2004; MACHADO, 2011; ARAUJO et al., 2019).

3.4 FIXAÇÃO BIOLÓGICA DO NITROGÊNIO NA FAMÍLIA FABACEAE

A família Fabaceae, conhecida popularmente como leguminosa, é a terceira

maior família das angiospermas, que compreende 19.325 espécies, distribuídas em 727 gêneros (STEHMANN et al., 2009; ADAMS et al., 2010; FORZZA et al., 2012). No Brasil, é a família com maior número de espécies em que abrange 222 gêneros (15 endêmicos) e contém 2.807 espécies, destas, 1.508 espécies são endêmicas do território brasileiro (BFG 2015). No Espírito Santo, estudos apontam que a Fabaceae é a terceira maior família com 384 espécies, distribuídas em 114 gêneros (DUTRA et al., 2015; SILVA, 2016). Morfologicamente é caracterizada por apresentar folhas compostas, com pulvino, ovário monocarpelar, presença de uma pétala adaxial diferenciada e seu fruto tipo legume, denominando-as como leguminosas (CHAPPILL, 1995; SILVA 2016) (Figura 3).

Figura 3 – Características morfológicas da família Fabaceae (leguminosa). A) Flor da espécie *Apuleia leiocarpa*. B) Fruto do tipo legume da família Fabaceae. C) Folhas compostas e legume da família Fabaceae.



Fonte: LPWG (2017), adaptado pela autora.

As leguminosas são consideradas cosmopolitas pela sua distribuição e representatividade nas diversas fitofisionomias mundiais (DRYFLOR, 2016; LPWG, 2017). Sua ocorrência inclui principalmente regiões tropicais (DRYFLOR, 2016), subtropicais, temperadas, mediterrâneas e regiões de deserto com alta amplitude de temperatura (YAHARA et al., 2013). Em regiões com florestas neotropicais é destacada por ser a família de maior riqueza de espécies lenhosas (LEWIS et al., 2005). Logo, estudos atestam sua ampla distribuição em quase todos habitats do mundo (YAHARA et al., 2013; DRYFLOR, 2016; LPWG 2017) exceto no Ártico e na Antártica, e relativamente ausente na Nova Zelândia (SCHRIRE et al., 2005; ADAMS et al., 2010). Em virtude disso, as pesquisas sobre esta família é de suma importância no ponto de vista ecológico e também econômico (ADAMS et al., 2010; BATTERMAN et al., 2013; SHEFFER et al., 2015).

Estudos filogenéticos comprovam o monofiletismo das leguminosas (MARCHIORI, 1997; LEWIS et al., 2005). A divisão clássica em subfamília (*Caesalpinioideae*, *Mimosoideae* e *Papilionoideae*) (BENTHAM, 1859) é comumente utilizada, por outro lado, essas subfamílias já foram consideradas famílias independentes por Cronquist (1968) e Takhtajan (1969). Em virtude de estudos filogenéticos e moleculares a taxonomia da Fabaceae vem sofrendo alterações (LPWG, 2013) e uma nova classificação para as subfamílias foram atualmente apresentadas (LPWG, 2017). A antiga subfamília *Mimosoideae* é monofilética, porém recentemente foi incluída em uma linhagem que abrange espécies da subfamília *Caesalpinioideae*. Dessa forma, a subfamília *Mimosoideae* é reconhecida como um grupo informal chamado clado *Mimosoidea* dentro da subfamília *Caesalpinioideae* (LPWG, 2017) em que representam 30% das espécies de leguminosas presentes no Brasil (BFG, 2015).

Atualmente, sabe-se da necessidade de maiores estudos para melhor classificação da leguminosa em relação ao clado *Mimosoidea* (LPWG, 2017), entretanto, de acordo com as alterações taxonômicas atuais é assumido que a família Fabaceae apresenta seis subfamílias: *Cercidoideae*, *Detarioideae*, *Duparquetioideae*, *Dialioideae*, *Caesalpinioideae* e *Papilionoideae* (*Fabaideae*) (LPWG 2017) (Tabela 1). Contudo, os diferentes ecossistemas florestais do Brasil não contemplam as espécies das novas subfamílias *Cercidoideae*, *Detarioideae*, *Duparquetioideae* e *Dialioideae* (LPWG, 2017).

Tabela 1 – Características das novas subfamílias da família Fabaceae.

CARAC.	Subfamílias					
	<i>Cercidoideae</i>	<i>Detarioideae</i>	<i>Duparquetioideae</i>	<i>Dialioideae</i>	<i>Caesalpinioideae</i>	<i>Papilionoideae</i>
Espécie	335	760	1	85	4400	1400
Gênero	12	84	1	17	148	503
Nódulo	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presença variável	Presença variável
Ocorrência	Clima tropical Temperado e quente hemisfério norte	Tropical e Subtropical (África do Sul)	Tropical úmido da África Ocidental e Central	Sul, Centro e Norte da América, Nova Guiné e Ilhas do Pacífico	Tropical (úmidas e secas) e Zona temperada	Cosmopolita

Fonte: LPWG (2017), adaptado pela autora.

As leguminosas são apontadas como peças-chave no processo de restauração e na sucessão de ecossistemas secundários em florestas tropicais, uma vez que podem ser fonte primária de N (BATTERMAN, et al., 2013; SIDDIQUE et al.,

2008; HOBBIÉ, 2015). Determinadas espécies da família são capazes fixar N atmosférico e realizar fixação biológica do nitrogênio (FBN), em que permitem a promoção do restabelecimento vegetal e a dinâmica dos ecossistemas nos primeiros anos de sucessão (SIDDIQUE et al., 2008; MENGE et al., 2009; BATTERMAN et al., 2013; HEINEMAN et al., 2016).

A FBN caracteriza-se por meio da associação das bactérias, como o gênero *Rhizobium* e espécies de leguminosas, na qual formam estruturas denominadas nódulos radiculares, que quando ativos fixam N (MARCHIORI, 1997; GALLOWAY et al., 2004; COLETTA, 2010). Ademais, estudos relatam que o P é fator limitante da FBN em florestas tropicais, dado que esses ecossistemas possuem solos antigos com pouca disponibilidade de P (ADAMS et al., 2010; HOBBIÉ, 2015). Logo, o P é o nutriente crucial para suprir os processos que fornecem N para a comunidade vegetal, bem como para a FBN nas leguminosas (MENGE et al., 2009; ADAMS et al., 2010; HOBBIÉ, 2015).

Nem todas as espécies de leguminosas são capazes de realizar FBN (SPRENT et al., 2005; ADAMS et al., 2010). Estas variações são correlacionadas com a evolução taxonômica da família Fabaceae em que é explicada como uma adaptação evolutiva, que é presente nos grupos mais evoluídos da família (ADAMS et al., 2010). De acordo com a divisão clássica proposta por Bentham (1859), a família *Caesalpinioideae* é o grupo que apresentam menor porcentagem de espécies que nodulam (24%) (SPRENT et al., 2001). Entretanto, as subfamílias *Mimosoideae* e *Faboideae* resguardam o maior número de espécies nodulíferas, em que as espécies estudadas, 87% e 96%, respectivamente, eram capazes de nodular e fixar N (BINKLEY; GIARDINA, 1997; MOREIRA; SPRENT, 2001).

À vista disso, a associação com os microorganismos favoreceu a permanência e a evolução das espécies nos ecossistemas tropicais, uma vez que supriram a demanda de N (MARCHIORI, 1997). Portanto, as leguminosas afetam de forma significativa o ciclo de N e a dinâmica florestal, tornando-as essenciais para ecossistemas secundários de floresta tropical (MENGE et al., 2009; SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013).

As espécies leguminosas são muito importantes em ecossistemas Neotropicais. Em uma pesquisa em SDTF realizada no Brasil, foi observado que a FBN, por meio da análise de ^{15}N , foi menor em ecossistemas mais jovens (16 e 38 anos) do que ecossistema maduro (50 anos) (SOUZA et al., 2012). Contudo, é esperado que a taxa de FBN sejam maiores em florestas tropicais mais jovens, uma

vez que são submetidas a uma magnitude de desequilíbrio naturais (BATTERMAN et al., 2013) e necessitam de nutrientes limitantes (N e P), escassos nos solos tropicais. A ausência de FBN pode ser atribuída a diversas limitações ambientais, como a ausência das bactérias nativas no solo específicas à FBN, bem como quando o solo já contempla quantidades de N suficiente, resultando a ausência da FBN (LIMA et al., 2009; SOUZA et al., 2012). Diante a falta da clareza em relação ao processo de FBN, é indicado mais pesquisas para testar a FBN em SDTF, uma vez que apresentam alta dominância de espécies fixadoras de N e não há conhecimento do seu papel funcional no processo.

A taxa de fixação de nitrogênio é facultativa diante a necessidade do ecossistema. A representatividade de leguminosas em florestas tropicais permanecem ao longo da sucessão, mas ativam ou desativam FBN dependendo do balanço de N no ecossistema (BATTERMAN et al., 2013). Os mesmos autores tiveram resultados positivos na teoria que a taxa de FBN deve diminuir ao longo do tempo. A análise do isótopo ^{15}N em folhas maduras em florestas com diferentes idades indicaram que a FBN foi de 71% em florestas até 12 anos e 23% em florestas com 80 anos, e quando uma floresta de 300 anos teve um desequilíbrio natural, houve uma tendência em aumentar a dominância de espécie fixadora e, conseqüentemente, aumento da FBN para recuperar seu equilíbrio (BATTERMAN et al., 2013). A dinâmica observada, por meio dessa análise ^{15}N , indica a importância da metodologia como caminho para entender como as espécies fixadoras podem controlar a FBN quando necessário (BATTERMAN et al., 2013), e as vias que o N possui nos ecossistemas tropicais.

3.5 ANÁLISE ISOTÓPICA DE ^{15}N E ^{13}C EM ESTUDOS AMBIENTAIS

O nitrogênio possui dois isótopos estáveis na atmosfera, o ^{14}N que corresponde a cerca de 99,6337% do N, e o ^{15}N que corresponde aproximadamente a 0,3663% (JUNK; SVEC, 1958). Na atmosfera esses dois isótopos apresentam porcentagens constantes, que por meio da razão da concentração ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) em comparação a um padrão (ar atmosférico para o N) é determinada a abundância isotópica de determinado material (TRIVELIN et al., 1973). O N_2 atmosférico (0,3663% ^{15}N) é usado como o padrão nas análises de ^{15}N (MARIOTTI, 1983). O isótopo ^{15}N é utilizado como ferramenta para avaliar as vias que o N pode passar no seu ciclo, em que os caminhos dos dois isótopos são marcados, estimando as taxas

de transformação. Assim, o ciclo do N é pesquisado na área agrônômica e florestal, via análises isotópicas, por duas maneiras: o enriquecimento de ^{15}N (diluição isotópica) e a abundância natural de ^{15}N (popularmente chamada de $\delta^{15}\text{N}$ ‰).

A diluição isotópica refere-se a técnica em que se utilizam compostos com razões isotópicas conhecidas que são diferentes do natural (adubos nitrogenados artificialmente enriquecidos) em que depois avaliam a composição do sistema (PEOPLES et al., 1989; PEOPLES et al., 2015). Essa técnica é utilizada principalmente em pesquisas que envolvem a área agrônômica e permite avaliar a contribuição da FBN, bem como avaliar as vias do N incorporado (BOARETTO et al., 2007; FENILLI et al., 2007). Ao avaliar a FBN é possível mensurar os benefícios da fixação referente ao crescimento e dinâmica das espécies, seja com a finalidade de estimar a produção agroflorestal ou estimar a produtividade primária de ecossistemas de restauração e recuperação de áreas degradadas.

Por sua vez, o método abundância natural ^{15}N é a técnica que utiliza a diferença natural da abundância de ^{15}N entre o solo para a planta e o N_2 atmosférico (SHEARER; KOHL, 1986; PEOPLES et al., 1989). Em cada etapa do ciclo de N (fixação, nitrificação, imobilização e desnitrificação) há um valor específico, logo é possível reconhecer a variação de ^{15}N entre o ambiente e os vegetais. Para esta mensuração é utilizada uma planta não fixadora como referência, por ter como fonte de N basicamente o solo. Neste caso quando as leguminosas fazem a FBN, a abundância de ^{15}N tende a diminuir em virtude da diluição do N do solo pelo N_2 atmosférico (PEOPLES et al., 1989). Assim, quando as leguminosas fixam N do ar, elas apresentam assinatura isotópica variando entre 0 e 2‰ (HÖGGER, 1997). Neste contexto, a utilização dessa técnica em pesquisas voltadas para ambientes nativos ou agrônômicos apresentam informações de suma importância a respeito das fontes de N utilizadas pelas plantas.

É importante relatar que existe complexidade no método de abundância de ^{15}N em relação a interpretação dos seus valores (PEOPLES et al., 2015). Diversos estudos realizados encontraram dificuldades em analisar seus resultados ao utilizar o método de abundância de ^{15}N (FREY et al., 2003; HOOBIE; HOBBIIE 2006; SIERRA et al., 2009). Entretanto, é importante ressaltar que esse método apresenta vantagem em causar menor impacto ao ecossistema quando comparação ao método de enriquecimento, sendo assim mais indicado para pesquisas em ecossistemas nativos (HE et al., 2009). Contudo, são poucos os estudos realizados em ecossistemas nativos (PEOPLES et al., 2015), principalmente em relação a

ecossistemas de SDTF (SOUZA et al., 2012). As técnicas de isótopos são comuns em pesquisas de sistemas agroflorestais/plantios mistos (PEOPLES et al., 2015), assim ressalta-se a necessidade das pesquisas em SDTF para entender o papel funcional das leguminosas na FBN e os fatores que implicam esse processo.

A utilização da abundância natural de ^{15}N auxilia na caracterização da serapilheira e o retorno dos nutrientes ao solo (YANG et al., 2018; ZHANG et al., 2018). Pesquisas isotópicas em serapilheira permitem entender como funciona a decomposição e formação da MO, tal como a qualidade da serapilheira (quantidade de lignina) influencia na ciclagem do material aportado (ZHANG et al., 2018). Tais pesquisas são relevantes, pois possibilitam entender por completo a dinâmica do N da planta acima e abaixo do solo, e as frações solúveis de N no solo, por meio da mudança da composição de ^{15}N nesses materiais. Assim, as análises isotópicas em materiais florestais, permitem minimizar a lacuna do conhecimento sobre as rotas dos nutrientes e produtividade florestal.

Outro aspecto relevante são os estudos que buscam mensurar a eficiência intrínseca do uso de água. A eficiência da planta na utilização hídrica pode ser inferida utilizando o método da abundância ^{14}C dos tecidos vegetais (SEIBT et al., 2008). A eficiência do uso da água aliado com o desempenho das espécies no ecossistema pode apontar os traços das espécies a tolerância à seca, em que se destaca a importância do método ^{14}C nos estudos da dinâmica florestal (ARANDA et al., 2012).

Plantas com alto uso da água apresentam valores ^{14}C menos negativo, porém variação temporal da condutância do mesófilo pode interferir nos valores da abundância, em virtude da sensibilidade da planta a mudanças nas condições ambientais na aquisição de CO_2 (SEIBT et al., 2008; CRAVEN et al., 2012). Estudos avaliam a abundância ^{14}C foliar para investigar as respostas dos vegetais à precipitação, seca sazonal e nutrientes do solo nos ecossistemas (COVARDE et al., 2010; DIEFENDORF et al., 2010). Também é crescente estudos na relação do uso dos recursos hídricos das plantas à variação de crescimento da árvore, precipitação, CO_2 e temperatura ao longo dos anos, utilizando o método da abundância ^{14}C na madeira (BRIENEN et al., 2011; CRAVEN et al., 2012).

As abordagens isotópicas ajudam no conhecimento dos traços funcionais das espécies na comunidade florestal. Pesquisas referentes a abundância ^{15}N e ^{14}C nos tecidos vegetais permitem compreender como e quais fatores (sazonalidade, papel funcional das espécies, taxa de decomposição, microrganismo solo, etc.) interferem

na ciclagem/dinâmica dos nutrientes nos solos tropicais (PEOPLES et al., 2015; YANG et al., 2018; ZHANG et al., 2018) tal como uma espécie é plástica ao recurso hídrico e sua dinâmica mediante as mudanças do clima (CRAVEN et al., 2012). Além disso, permitem entender o papel funcional das espécies no crescimento das outras espécies da comunidade florestal (SIDDIQUE et al., 2008; SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013; CRAVEN et al., 2012). Portanto, esses estudos são apontados como essenciais para desenvolver medidas que possam contribuir na produtividade e dinâmica florestal e ajudar a propor soluções futuras para ecossistemas nativos frente aos possíveis distúrbios previstos.

REFERÊNCIAS

- ABER, J. MCDOWELL, W., NADELHOFFER, K., MAGILL, A., BERNTSON, G., KAMAKEA, M., ... & FERNANDEZ, I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. **BioScience**, v. 48, n.11, p. 921-934, 1998.
- ADAMS, M. A.; SIMON, J.; PFAUTSCH, S. Woody legumes: a (re) view from the South. **Tree Physiology**, v. 30, n. 9, p. 1072-1082, 2010.
- ADAMS, M. A.; SIMON, J.; PFAUTSCH, S. Woody legumes: a (re) view from the South. **Tree Physiology**, v. 30, n. 9, p. 1072-1082, 2010.
- AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J.; OLIVERAS, I.; RIFAI, S.; FAUSET, S.; ADU-BREDU, S.; AFFUM-BAFFOE, K.; ... & KRAFT, N. J. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. **Ecology letters**, v. 22, n. 5, p. 855-865, 2019.
- ALI, A.; LIN, S. L.; HE, J. K.; KONG, F. M.; YU, J. H.; JIANG, H. S. Climatic water availability is the main limiting factor of biotic attributes across large-scale elevational gradients in tropical forests. **Science of The Total Environment**, v. 647, p. 1211-1221, 2019.
- ALLEN, K.; DUPUY, J. M.; GEI, M. G.; HULSHOF, C.; MEDVIGY, D.; PIZANO, C., ... & WARING, B. G. Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 023001, 2017.
- ARATO, H. D.; MARTINS, S. V.; FERRARI, S. H. S. Produção e decomposição de serapilheira em um sistema agroflorestal implantado para recuperação de área degradada em Viçosa-MG. **Revista Árvore**, v. 27, n. 5, p. 715-721, 2003.
- ARAÚJO, V. F. P.; BARBOSA, M. R. V.; ARAÚJO, J. P.; VASCONCELLOS, A. Spatial-temporal variation in litterfall in seasonally dry tropical forests in Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, n. AHEAD, 2019.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, VÍCTOR et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**, v. 92, n. 1, p. 326-340, 2017.
- BASTIN, J. F.; FINEGOLD, Y.; GARCIA, C.; MOLLICONE, D.; REZENDE, M.; ROUTH, D.; CROWTHER, T. W. The global tree restoration potential. **Science**, v. 365, n. 6448, p. 76-79, 2019.
- BATTERMAN, S. A.; HEDIN, L. O.; VAN BREUGEL, M.; RANSIJN, J.; CRAVEN, D. J.; HALL, J. S. Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. **Nature**, v. 502, n. 7470, p. 224-227, 2013.
- BEER, C.; REICHSTEIN, M.; TOMELLERI, E.; CIAIS, P.; JUNG, M.; CARVALHAIS, N.; BONDEAU, A. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834-838, 2010.

BENECKE, C. A. G.; JOKELA, E. J.; MARTIN, T. A. Timothy A. Modeling the effects of stand development, site quality, and silviculture on leaf area index, litterfall, and forest floor accumulations in loblolly and slash pine plantations. **Forest Science**, v. 58, n. 5, p. 457-471, 2012.

BENTHAM, G. Notes on Mimoseae, with a short synopsis of species (Plathymenia e Piptadenia). **Hooker's journ. Bot**, v.4, n. 30-31, p.333-41,1841.

BERG, M. P., et al. Effects of air pollutant-temperature interactions on mineral-N dynamics and cation leaching in replicate forest soil transplantation experiments. **Biogeochemistry**, v. 39, n. 3, p. 295-326,1997.

BFG – The Brazil Flora Group. Growing knowledge: An overview, 2015.

BINKLEY, D.; SENOCK, R.; BIRD, S.; COLE, T. G. Twenty years of stand development in pure and mixed stands of Eucalyptus saligna and nitrogen-fixing Facaltaria moluccana. **Forest Ecology and Management**, v. 182, n. 1-3, p. 93-102, 2005.

BONAL, D.; BURBAN, B.; STAHL, C.; WAGNER, F.; HÉRAULT, B. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of forest science**, v. 73, n. 1, p. 27-44, 2016.

BROWN, S.; LUGO, A. E. Effects of forest clearing and succession on the carbon and nitrogen content of soils in Puerto Rico and US Virgin Islands. **Plant and Soil**, v. 124, n. 1, p. 53-64, 1990.

CAMPO, J.; MERINO, A. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. **Global change biology**, v. 22, n. 5, p. 1942-1956, 2016.

CASTANHO, C. T. **Fatores determinantes no processo de decomposição em florestas no Estado de São Paulo**. 2005. 100 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto; Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2005

CECCON, E.; SANCHÉZ, S.; CAMPO-ALVES, J. Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. **Plant Ecology**, v.170, n. 2, p. 12-26, 2004.

CIANCIARUSO, M. C. et al. Produção de serapilheira e decomposição do material foliar em um cerradão na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, Brasil. **Acta Botânica Brasilica**, v. 20, p. 49-59, jun. 2006

CHAI, Y.; YUE, M.; LIU, X.; GUO, Y.; WANG, M.; XU, J.; ZHANG, C.; CHEN, Y.; ZHANG, L.; ZHANG, R. Patterns of taxonomic, phylogenetic diversity during a long-term succession of forest on the Loess Plateau, China: insights into assembly process. **Scientific reports**, v. 6, p. 27087, 2016.

CHAPIN III, F. S.; EVINER, V. T. Biogeochemistry of terrestrial net primary production. **Treatise on geochemistry**, v. 8, p. 682, 2002.

CHAPPILL, J. A. Cladistic analysis of the Leguminosae: the development of an explicit phylogenetic hypothesis. **Advances in legume systematics: part seven. Phylogeny**. Kew: Royal Botanic Gardens, Kew, p. 1-9, 1995.

- CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi de Ciências Naturais**, v. 7, p. 195-218, 2009.
- CHEN, H.; LI, D.; ZHAO, J.; XIAO, K.; WANG, K. Effects of nitrogen addition on activities of soil nitrogen acquisition enzymes: A meta-analysis. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 252, p. 126-131, 2018.
- CHENG, Y. et al. Nitrogen deposition affects both net and gross soil nitrogen transformations in forest ecosystems: A review. **Environmental pollution**, v. 244, p. 608-616, 2018.
- CORRE, M. D. et al. Impact of elevated N input on soil N cycling and losses in old-growth lowland and montane forests in Panama. **Ecology**, v.91, n.6, p.1715-1729, 2010.
- CORREIA, M. E. F.; ANDRADE, A. G. Formação de serapilheira e ciclagem de nutrientes. **Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais**. Porto Alegre: Gênese, p.197-225, 1999.
- COSTA, A. C. L. et al. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 579-591, 2010.
- COTRUFO, M. F.; WALLENSTEIN, M. D.; BOOT, C. M.; DENEFF, K.; PAUL, E. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? **Global Change Biology**, v. 19, n. 4, p. 988-995, 2013.
- CRONQUIST, A. The evolution and classification of flowering plants. **New York: New York Botanical Garden**, 1988
- CRUTZEN, P. J. The role of NO and NO₂ in the chemistry of the troposphere and stratosphere. **Annual review of earth and planetary sciences** v.7, n. 1 p. 443-472, 1979.
- CUEVAS-REYES, P.; QUESADA, M.; OYAMA, K. Abundance and Leaf Damage Caused by Gall-Inducing Insects in a Mexican Tropical Dry Forest 1. **Biotropica: The Journal of Biology and Conservation**, v. 38, n. 1, p. 107-115, 2006.
- DIAS NETO, O. C.; SCHIAVINI, I.; LOPES, S. F.; VALE, V. S.; GUSSON, A. E.; OLIVEIRA, A. P. Estrutura fitossociológica e grupos ecológicos em fragmento de floresta estacional semidecidual, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia**, v. 60, n. 4, p. 1087-1100, 2009.
- DO ESPÍRITO-SANTO, M. M.; OLÍVIO-LEITE, L.; DE SIQUEIRA NEVES, F.; FERREIRA-NUNES, Y. R.; ZAZÁ-BORGES, M. A.; DOLABELA-FALCÃO, L. A.; REINALDO-LEITE. Tropical dry forests of northern Minas Gerais, Brazil: diversity, conservation status, and natural regeneration. In: **Tropical Dry Forests in the Americas**. CRC Press. p. 87-100, 2013.
- DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**. v. 353, p.1383–1387. 2016.

- DUCEY, M. J.; ZARIN, D. J.; VASCONCELOS, S. S.; ARAÚJO, M. M. Biomass equations for forest regrowth in the eastern Amazon using randomized branch sampling. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 2, p. 349-360, 2009
- DUTRA, V. F.; ALVES-ARAÚJO, A.; CARRIJO, T. T. Angiosperm checklist of Espírito Santo: using electronic tools to improve the knowledge of an Atlantic Forest biodiversity hotspot. **Rodriguesia**, v. 66. n. 4, p.1145-1152, 2015.
- EAMUS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology & Evolution**, v.14, n. 1, p.11-16 1999.
- EICKENSCHIEDT, N.; BRUMME, R.; VELDKAMP, E. Direct contribution of nitrogen deposition to nitrous oxide emissions in a temperate beech and spruce forest—a 15N tracer study. **Biogeosciences**, v. 8, n. 3, p. 621-635, 2011.
- ENGELBRECHT, B. M. J.; KURSAR, T. A.; TYREE, M. T. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. **Trees**, v. 19, n. 3, p. 312-321, 2005.
- ESQUIVEL-MUELBERT, Adriane et al. Compositional response of Amazon forests to climate change. **Global change biology**, v. 25, n. 1, p. 39-56, 2019.
- FANG, Y. et al. Nitrogen transformations in forest soils and its responses to atmospheric nitrogen deposition: a review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 24, n.7, p.1523-1531, 2004.
- FAO, 2015. Global Forest Resources Assessment, 2015.
- FAUSET, S. et al. Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana. **Ecology letters**, v. 15, n. 10, p. 1120-1129, 2012.
- FEELEY, K.J.; DAVIES, S.J.; PEREZ, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. Directional changes in the species composition of a tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 4, p. 871-882, 2011,
- FENILLI, T. A. B.; REICHARDT, K.; BACCHI, O. O. S.; TRIVELIN, P. C. O.; DOURADONETO, D. The 15N isotope to evaluate fertilizer nitrogen absorption efficiency by the coffee plant. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 79, n. 4, p. 767-776, 2007.
- FERNANDES, M. M. et al. Aporte e decomposição de serapilheira em áreas de floresta secundária, plantio de Sabiá (*Mimosa caesalpiniaefolia* Benth.) e Andiroba (*Carapa guianensi* Saubl.) na FLONA Mário Xavier, RJ. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 16, n. 2, p. 163-175, abr./jun. 2006.
- FORTES, F. O. et al. Plano amostral para coleta de serapilheira na Floresta Ombrófila Mista do Rio Grande do Sul. **Ciência Rural**, v. 38, n. 9, 2008.
- FREY, S. D.; SIX, J.; ELLIOTT, E. T. Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil–litter interface. **Soil biology and Biochemistry**, v. 35, n. 7, p. 1001-1004, 2003.
- GALLOWAY, J. N., 2003. The global nitrogen cycle. In: Schlesinger, W.H. (Ed.), *Treatise on Geochemistry*. **Elsevier**, Amsterdam, p. 557-583, 2003.
- GALLOWAY, J. N. et al. Nitrogen cycles: past, present, and future. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 70, p. 153 – 226, 2004.

- GEI, M. et al. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 7, p. 1104-1111, 2018.
- GERHARDT, K.; HYTTEBORN, H. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests- an introduction. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, p. 361-364. 1992.
- GODINHO, T. O.; CALDEIRA, M. V. W.; CALIMAN, J. P.; PREZOTTI, L. C.; WATZLAWICK, L. F.; AZEVEDO, H. C. A.; ROCHA, J. H. T. Biomassa, macronutrientes e carbono orgânico na serapilheira depositada em trecho de floresta Estacional Semidecidual Submontana, ES. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 41, p. 131-144, 2013.
- GONZÁLEZ-CARO, S.; UMAÑA, M. N.; ÁLVAREZ, E.; STEVENSON, P. R.; SWENSON, N. G.; Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. **Journal of Plant Ecology**, v. 7, n. 2, p. 145-153, 2014.
- GRAHAM, E. A. et al. Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.100, n. 2, p.572-576. 2003.
- HALL, S. J.; MATSON, P. A. Nutrient status of tropical rain forests influences soil N dynamics after N additions. **Ecological Monographs**, v.73, n.1, p. 107-129, 2003.
- HE, X. et al. Use of ¹⁵N stable isotope to quantify nitrogen transfer between mycorrhizal plants. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 3, p. 107-118, 2009.
- HEINEMAN, K. D.; TURNER, B. L.; DALLING, J. W. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. **New Phytologist**, v. 211, n. 2, p. 440-454, 2016.
- HOBBIE, S. E.; EDDY, W. C.; BUYARSKI, C. R.; ADAIR, E. C.; OGDahl, M. L.; WEISENHORN, P. Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of nitrogen enrichment. **Ecological monographs**, v. 82, n. 3, p. 389-405, 2012.
- HOBBIE, S. E. Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 6, p. 357-363, 2015.
- HOBBIE, J. E.; HOBBIE, E. A. ¹⁵N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. **Ecology**, v. 87, n. 4, p. 816-822, 2006.
- HÖGBERG, P. Tansley review No 95 - N-15 natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, London, v. 137, n. 2, p. 179-203. 1997.
- IPCC, C.C. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014.
- JARAMILLO, V. J.; MARTÍNEZ-YRÍZAR, A.; SANFORD, R. L. Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. In: **Seasonally dry tropical forests**. Island Press, Washington, DC, p. 109-128. 2011.
- JAKOVAC, C. C. et al. Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 67-77, 2015.

- JEFTS, S. et al. Decadal responses in soil N dynamics at the Bear Brook Watershed in Maine, USA. **Forest Ecology and Management**, v.18, n.1-3, p.189-205, 2004.
- JUNK, G.; SVEC, H. V. The absolute abundance of the nitrogen isotopes in the atmosphere and compressed gas from various sources. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, New York, v. 14, p. 234–243, 1958.
- KALÁCSKA, M.; CALVO-ALVARADO, J. C; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of succession. **Tree Physiology**, v. 25, n. 6, p. 733-744, 2005.
- KASPARI, M.; YANOVIK, S.P. Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. **Ecology**, v. 90, n. 12, p. 3342-3351, 2009.
- LETCHER, S. G. et al. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 5, p. 1276-1290, 2015.
- LEGUME PHYLOGENY WORKING GROUP, et al. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. 2017.
- LEWIS, G.P.; SCHIRE, B.; MACKINDER, B.; LOCK, M. Legumes of the World. **The Royal Botanic Gardens**, p.577, 2005.
- LEWIS, D. B.; CASTELLANO, M.J.; KAYE, J. P. Forest succession, soil carbon accumulation, and rapid nitrogen storage in poorly remineralized soil organic matter. **Ecology**, v. 95, n. 10, p. 2687-2693, 2015.
- LEWIS, D. B.; CASTELLANO, M.J.; KAYE, J. P. Forest succession, soil carbon accumulation, and rapid nitrogen storage in poorly remineralized soil organic matter. **Ecology**, v. 95, n. 10, p. 2687-2693, 201
- LI, D. et al. Soil nitric oxide emissions from two subtropical humid forests in south China. **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**. v.112, n. D23, 2007.
- LIEBERMAN, D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. **Journal of Ecology**, v. 70, p. 791-806, 1982.
- LIMA, A. S. et al. Nitrogen-fixing bacteria communities occurring in soils under different uses in the Western Amazon Region as indicated by nodulation of siratro (*Macroptilium atropurpureum*). **Plant and Soil**, v. 319, n. 1-2, p. 127-145, 2009.
- LOTT, E. J. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. **Historia natural de Chamela**, p. 99-136, 2002.
- LU, X. et al. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. **Global Change Biology**, v.16, n. 10, p. 2688-2700 2010.
- MADANI, N. et al. Future global productivity will be affected by plant trait response to climate. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 1-10, 2018.
- MALHI, Y.; ARAGAO, L. E. O. C.; GALBRAITH, D.; HUNTINGFORD, C.; FISHER, R.; ZELAZOWSKI, P.; SITCH, S.; MCSWEENEY, C.; MEIR, P. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 49, p. 20610-20615, 2006.

- MARCHIORI, J. N. C. **Dendrologia das angiospermas. Leguminosas**. Ed. UFSM, 1997.
- MARIOTTI, A. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ¹⁵N abundance measurements. **Nature**, London, v. 303, p. 685-687, 1983.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A. et al. Seasonally Dry Tropical Forests. **Cambridge University Press**, p. 326-345, 1995.
- MENGE, D. N. L.; HEDIN, L. O. Nitrogen fixation in different biogeochemical niches along a 120 000-year chronosequence in New Zealand. **Ecology**, v. 90, n. 8, p. 2190-2201, 2009.
- MILES, L.; NEWTON, A. C.; DEFRIES, R. S.; RAVILIOUS, C.; MAY, I.; BLYTH, S.; GORDON, J. E. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006
- MOONEN, P. C. J.; VERBIST, B.; BOSELA, F. B.; NORRGROVE, L.; DONDEYNE, S.; VAN MEERBEEK, K.; MUYS, B. Disentangling how management affects biomass stock and productivity of tropical secondary forests fallows. **Science of the Total Environment**, v. 659, p. 101-114, 2019.
- MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. (Ecology of tropical dry forest. **Annual Review. Ecology Systematic**, v. 17, p. 67-88, 1986.
- NOMMIK, H.; VAHTRAS, K. Retention and fixation of ammonium and ammonia in soils. **Nitrogen in agricultural soils**, n. nitrogeninagriscs, p. 123-171, 1982.
- NORDEN, N.; ANGARITA, H. A.; BONGERS, F.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; GRANZOW-DE LA CERDA, I.; VAN BREUGEL, M.; FINEGAN, B. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 26, p. 8013-8018, 2015.
- OLIVEIRA, Carlos Delano Cardoso et al. Overstory trees in excess: A threat to restoration success in Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v. 449, p. 117453, 2019.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CARDOSO, D.; SCHRIRE, B. D.; LEWIS, G. P.; PENNINGTON, R. T.; BRUMMER, T. J.; ROTELLA, J.; LAVIN, M. Stability structures tropical woody plant diversity more than seasonality: Insights into the ecology of high legume-succulent-plant biodiversity. **South African Journal of Botany**, v. 89, p. 42-57, 2013.
- OPLER, P.A.; BAKER, H.G.; FRANKIE, G.W. Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. **Biotropica**, p. 40-46, 1980.
- PACALA, S.; SOCOLOW, R. Stabilization wedges: solving the climate problem for the next 50 years with current technologies. **Science**, v. 305, n. 5686, p. 968-972, 2004.
- PACIFICI, M.; VISCONTI, P.; BUTCHART, S. H.; WATSON, J. E.; CASSOLA, F. M. RONDININI, C. Species' traits influenced their response to recent climate change. **Nature Climate Change**, v. 7, n. 3, p. 205-208, 2017.

PENNINGTON, T. R.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261-273, 2000.

PEOPLES, Mark B. et al. Can differences in ¹⁵N natural abundance be used to quantify the transfer of nitrogen from legumes to neighbouring non-legume plant species? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 87, p. 97-109, 2015.

PEOPLES, M.B.; FAIZAH, A.W.; RERKASEM B.; HERRIDGE, D.F. **Methods for evaluating nitrogen fixation by nodulated legumes in the field**. 1989

POORTER, L. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211, 2016.

POORTER, L.; MARKESTEIJN, L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 321-331, 2008.

POWERS, J. S.; MONTGOMERY, R. A.; ADAIR, E. C.; BREARLEY, F. Q.; DEWALT, S. J.; CASTANHO, C. T.; GONZÁLEZ-ITURBE, J. A. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 4, p. 801-811, 2009.

QUESADA, Mauricio et al. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 6, p. 1014-1024, 2009.

QUIGLEY, M. F.; PLATT, W. J. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. **Ecological Monographs**, v. 73, n. 1, p. 87-106, 2003.

SASHA, C. R.; CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R. Controls over leaf litter and soil nitrogen fixation in two lowland tropical rain forests. **Biotropica**, v. 39, n. 5, p. 585-592, 2007.

SAATCHI, S. S.; HOUGHTON, R. A.; DOS SANTOS A., R. C.; SOARES, J. V.; YU, Y. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. **Global change biology**, 2007, 13.4: 816-837.

SCHRIRE, B. D. et al. Biogeography of the Leguminosae. **Legumes of the World**, p. 21-54, 2005.

SCHUMACHER, M. V.; BRUN, E. J.; HERNANDES, J. I.; KÖNIG, F. G. Produção de serapilheira em uma floresta de *Araucária angustifolia* (Bertol.) Kuntze no município de Pinhal Grande-RS. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 28, p.29-37, 2004.

SILVA, L. A. **A tribo Mimoseaebronn. (Leguminosae) no Espírito Santo**. 2016. 117 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Tropical) – Centro Universitário Norte do Espírito Santo, ES. São Mateus, 2016.

SHEARER, G.; KOHL, D. H. N₂-fixation in field settings: estimations based on natural ¹⁵N abundance. **Functional Plant Biology**, v. 13, n. 6, p. 699-756, 1986.

SHEFFER, E.; BATTERMAN, S. A.; LEVIN, S. A.; HEDIN, L. O. Biome-scale nitrogen fixation strategies selected by climatic constraints on nitrogen cycle. **Nature Plants**, v. 1, n. 12, p. 15182, 2015.

- SIDDIQUE, I. et al. Dominance of legume trees alters nutrient relations in mixed species forest restoration plantings within seven years. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 88, n. 1, p. 89-101, mar. 2008.
- SOUZA, L. Q.; FREITAS, A. D. S.; SAMPAIO, E. V. D. S. B.; MOURA, P. M.; MENEZES, R. S. C. How much nitrogen is fixed by biological symbiosis in tropical dry forests? 1. Trees and shrubs. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 2, n. 94, p. 171-179, 2012.
- SPRENT, J. I. Nodulated legume trees. In: WERNER, D.; NEWTON, W.E. (Ed.). **Nitrogen fixation in agriculture, forestry and the environment**. Heidelberg: Springer.p. 113-141, 2005.
- SPRENT, J. I. **Nodulation in legumes**. Kew: The Cromwell Press. p. 146, 2001.
- STEHMANN, J. R.; FORZZA, R. C.; SALINO, A.; SOBRAL, M. DA COSTA, D. P.; KAMINO, L. H. Y. **Plantas da floresta atlântica**. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2009.
- STYGER, E.; RAKOTONDRAMASY, H. M.; PFEFFER, M. J.; FERNANDES, E. C.; BATES, D. M. Influence of slash-and-burn farming practices on fallow succession and land degradation in the rainforest region of Madagascar. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 119, n. 3-4, p. 257-269, 2007.
- TAKHTAJAN, A. **Flowering plants - Origin and Dispersal**. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1969. 310 p.
- TAYLOR, C.; GOMES, M.; ZAPPI, D. *Psychotria*. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2017. Disponível em: 81 <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB14228>>. Acesso em 20 out 2019.
- VASCONCELOS, S. S.; ZARIN, D. J.; ARAÚJO, M. M.; SOUZA M. I. Aboveground net primary productivity in tropical forest regrowth increases following wetter dry-seasons. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 82-87, 2012.
- VELOSO, H. P. 1992. Sistema fitogeográfico. Pp. 9-38 In Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Rio de Janeiro (Manuais Técnicos em Geociências, 1).
- VENTEREA, R. T. et al. Nitrogen oxide gas emissions from temperate forest soils receiving long-term nitrogen inputs. **Global Change Biology**, v. 9, n. 3: p. 346-357, 2003.
- VIDAL, M. M.; PIVELLO, V. R.; MEIRELLES, S. T.; METZGER, J. P. Produção de serapilheira em floresta Atlântica secundária numa paisagem fragmentada (Ibiúna, SP): importância da borda e tamanho dos fragmentos. **Revista brasileira de Botânica**, v. 30, n. 3, p. 521-532, 2007.
- VIVANCO, L.; AUSTIN, A. T. Intrinsic effects of species on leaf litter and root decomposition: a comparison of temperate grasses from North and South America. **Oecologia**, v.150, n.1, p. 97-107, 2006
- VIEIRA, S. et al. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. **Oecologia**, v.140, n.3, p. 468-479, 2004.

VITAL, A. R. T.; GUERRINI, I. A.; FRANKEN, W. K.; FONSECA, R. C. B. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. **Revista Árvore**, v. 28, n. 6, p. 793-800, 2004.

VITOUSEK, P. M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **The American Naturalist**, v. 119, n. 4, p. 553-572, 1982.

VITOUSEK, P. M.; HOWARTH, R. W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? **Biogeochemistry**, v. 13, n. 2, p. 87-115, 1991.

VILLALOBOS, S.M.; ACKERLY, D. D.; OYAMA, K.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Phylogenetic trajectories during secondary succession in a Neotropical dry forest: Assembly processes, ENSO effects and the role of legumes. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 43, p. 125513, 2020.

ZANG, Z. Efficiency enhancement of ZnO/Cu₂O solar cells with well oriented and micrometer grain sized Cu₂O films. **Applied Physics Letters**, v. 112, n. 4, p. 042106, 2018.

ZHOU, Z.; WANG, C.; ZHENG, M.; JIANG, L.; LUO, Y. Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 115, p. 433-441, 2017.

ZHU, X.; ZHANG, W.; CHEN, H.; MO, J. Impacts of nitrogen deposition on soil nitrogen cycle in forest ecosystems: A review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 35, n. 3, p. 35-43, 2015.

ZHU, X.; ZHANG, W.; CHEN, H.; MO, J. Impacts of nitrogen deposition on soil nitrogen cycle in forest ecosystems: A review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 35, n. 3, p. 35-43, 2015.

CAPÍTULO I

**O DESEMPENHO DE LEGUMINOSAS ARBÓREAS É MELHOR DO QUE
OUTRAS ESPÉCIES APÓS MEIO SÉCULO DE SUCESSÃO EM UMA FLORESTA
TROPICAL SAZONALMENTE SECA?**

O desempenho de leguminosas arbóreas é melhor do que outras espécies após meio século de sucessão em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca?

RESUMO

Embora muitos estudos investiguem a ecologia de florestas tropicais sazonalmente secas (SDTF), poucos estudos acompanham o desempenho e os traços funcionais das espécies ao longo dos anos mediante a restrição hídrica. Foi avaliado os padrões de abundância e dominância, diâmetro médio, área basal, densidade da madeira e mortalidade das espécies de três grupos funcionais, (leguminosas fixadoras de nitrogênio, leguminosas não fixadoras e não leguminosas) e abundância dos isótopos de ^{13}C e ^{15}N nas espécies e grupos funcionais leguminosas e não leguminosa, em fragmento secundário do bioma Mata Atlântica no Brasil. Foram utilizadas 11 parcelas (20 x 20 m) no fragmento. O desempenho das espécies foi avaliado nos anos de 2013 e 2019, medindo o diâmetro na altura do peito (DAP) igual ou superior a 5 cm, identificação das espécies, taxa de mortalidade e crescimento. Além disso, foi realizado análise isotópica de ^{13}C e ^{15}N nas folhas maduras dos diferentes grupos para investigar os traços presentes em relação à sazonalidade hídrica imposta na comunidade. Variáveis dos grupos funcionais foram correlacionadas com variáveis medidas em nível de parcela. Embora o desempenho semelhante, foi observado que o grupo funcional de leguminosas fixadoras e leguminosas não fixadoras tiveram melhor sobrevivência em relação ao grupo de não leguminosas, em que a maioria dos indivíduos mortos eram do grupo de não leguminosas com classe de diâmetro entre 5-20cm. Os grupos de leguminosas eram representados por árvores maiores, enquanto as não leguminosas eram abundantes nas classes menores. Além disso, leguminosas, foi observado que o desempenho dos grupos funcionais se encaixa com a teoria facultativa da FBN em SDTF ao longo da sucessão. O grupo de leguminosas apresentam maiores teores de C nas folhas e menor abundância de ^{13}C , em que sugere melhor resistência à seca e mais eficiência na utilização da água em relação ao grupo de não leguminosas. Embora não significativo as leguminosas apresentaram maiores teores de N nas folhas e menor abundância de ^{15}N . Mais estudos devem ser realizados para avaliar os traços funcionais das espécies em frente as mudanças climáticas previstas para compreender melhor a dinâmica de SDTF.

Palavras-chave: Fabaceae, Grupo funcional, restrição hídrica, fixação biológica de nitrogênio e eficiência de água.

Are legumes trees performing better than other species after half a century of succession in a Seasonally Dry Tropical Forest?

ABSTRACT

Although many studies investigate the ecology of seasonally dry tropical forests (SDTF), few studies follow the performance and functional traits of species over the years under water restriction. The patterns of abundance and dominance, mean diameter, basal area, wood density and mortality of species from three functional groups (nitrogen-fixing legumes, non-fixing legumes and non-legumes) and abundance of ^{13}C and ^{15}N isotopes were evaluated. In leguminous and non-leguminous species and functional groups, in a secondary fragment of the Atlantic Forest biome in Brazil. Eleven plots (20 x 20 m) were used in the fragment. Species performance was evaluated in 2013 and 2019, measuring diameter at breast height (DBH) equal to or greater than 5 cm, species identification, mortality and growth rate. In addition, isotopic analysis of ^{13}C and ^{15}N was carried out in the green leaves of the different groups to investigate the traits present in relation to the water seasonality imposed on the community. Functional group variables were correlated with variables measured at the plot level. Although the performance was similar, it was observed that the functional group of fixing legumes and non-fixing legumes had better survival compared to the non-legumes group, in which most of the dead individuals were from the non-legumes group with diameter class between 5-20cm. Legume groups were represented by larger trees, while non-legumes were abundant in smaller classes. In addition, in legumes, it was observed that the performance of the functional groups fits with the facultative theory of FBN in SDTF along the succession. The legume group has higher contents of C in the leaves and lower abundance of ^{13}C , which suggests better resistance to drought and more efficiency in the use of water in relation to the non-legume group. Although not significant, the legumes presented higher N contents in leaves and lower ^{15}N abundance. More studies should be carried out to assess the functional traits of the species in the face of predicted climate change to better understand the dynamics of SDTF.

Keywords: Fabaceae, Functional group, water restriction, biological nitrogen fixation and water efficiency.

1. INTRODUÇÃO

Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF) ocorrem em áreas disjuntas e espalhadas pela região tropical (PENNINGTON, 2018) e têm relevância ecológica em função dos níveis de endemismo de plantas e animais (CAMPOS, MERINO et al., 2016). Aproximadamente, 42% das florestas tropicais do globo são classificadas como SDTF (MURPHY; LUGO, 1986; CAMPOS; MERINO, 2016) e compreende cerca 1.059.106 km² (MILES et al., 2006). A precipitação anual varia de 700 a 2.000 mm nessas florestas, com duas estações climáticas bem definidas, sendo uma chuvosa (verão) e outra seca (inverno) (MAIA et al., 2020). O rigor do período seco é caracterizado pela precipitação média menor que 30 mm no mês e temperatura do ar abaixo de 12°C (INMET 2020).

O clima funciona como filtro ecológicos sobre a diversidade das espécies (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019; MAIA et al., 2020). Entretanto, mudanças interanuais e sazonais na disponibilidade de água têm sido intensificadas em muitos locais com SDTF, tais como o sudeste brasileiro (ZILLI et al., 2017) levando a uma provável intensificação dos filtros ecológicos sobre a vegetação. Um desafio é entender os fatores que afetam a dinâmica vegetacional e que interferem no desempenho das espécies arbóreas e grupos funcionais (MENGE; CHAZDON., 2015; MULEDI et al., 2020; SOUZA et al., 2020).

O sucesso das espécies e grupos funcionais durante a sucessão primária e secundária depende de uma complexa interação entre habilidades de coexistência, taxa demográfica e características funcionais (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019; MAIA et al., 2020; SOUZA et al., 2020). Os traços funcionais e a plasticidade ao evento de estresse ambiental são fatores relevantes para a permanência das espécies no ecossistema (FRANDESCANTONIO et al., 2020; MAIA et al., 2020). A persistência das espécies aos eventos de estresses é determinada pelo traço funcional que confere seu sucesso no habitat, uma vez que pode aumentar sua abundância e dominância naquela comunidade (CRAVEN et al., 2013; FRANDESCANTONIO et al., 2020).

Os efeitos do clima sobre as espécies são bem discutidos na literatura, entretanto poucos estudos buscam avaliar os traços funcionais das espécies no

ecossistema de SDTF ao longo do tempo (ALLEN et al., 2017; MULEDI et al., 2020). A abundância natural do ^{13}C nos tecidos vegetais é frequentemente usada como um indicador empregado para comparar a eficiência do uso da água entre espécies de árvores (SEIBT et al., 2008), bem como a resposta das espécies a seca (CRAVEN et al., 2013). Além disso, os padrões de crescimento em diâmetro e área basal, a mortalidade e sobrevivência das espécies e grupos funcionais entre um determinado período fornecem um indicativo sobre o desempenho no ecossistema (VASCONCELOS et al., 2013; MULEDI et al., 2020).

A família Fabaceae, popularmente conhecida como leguminosas, se destaca pela elevada adaptação aos ambientes típicos de SDTF (MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Essa vantagem de colonizar ambientes quentes e secos está também associada com a capacidade de fixar nitrogênio na maioria das espécies (MENGE; CHAZDON., 2015; GEI et al., 2018), em função da interação com micorrizas, características fenotípicas e deciduidade das folhas, raízes e sementes (VARGAS et al 2015; LEIGH et al, 2017). As leguminosas dominam os ecossistemas neotropicais com alta incidência de radiação solar e predominância de solos pobres e sujeitos a seca (LI et al 2015; ADAMS et al., 2016). O desempenho do grupo das leguminosas capazes de se associar com bactérias fixadoras de nitrogênio poderia ser menos afetado pelas variações interanuais do clima do que de outros grupos, tais como as leguminosas incapazes de fixar nitrogênio simbioticamente e das espécies não leguminosas.

Assim, mudanças nos padrões de abundância e dominância, diâmetro médio, área basal, mortalidade das espécies e grupos funcionais foram investigadas entre duas ocasiões de medição com intervalo de seis anos, em que a precipitação anual variou entre 500 e 1.800 mm ao ano. Além disso, os teores de N e C, e a abundância natural do ^{15}N e ^{13}C foram acessadas nas folhas das principais espécies do ecossistema para avaliar traços funcionais relacionados a fixação biológica do N e a eficiência do uso da água. As perguntas do estudo foram: 1) O desempenho do grupo de leguminosas fixadoras de nitrogênio é melhor, entre os anos de medição com ampla restrição hídrica, do que os grupos de leguminosas não fixadoras e não leguminosas? A estratégia do uso da água e a fixação biológica de N é um traço que favorece o desempenho das espécies fixadoras de nitrogênio?

2. MATERIAL E MÉTODOS

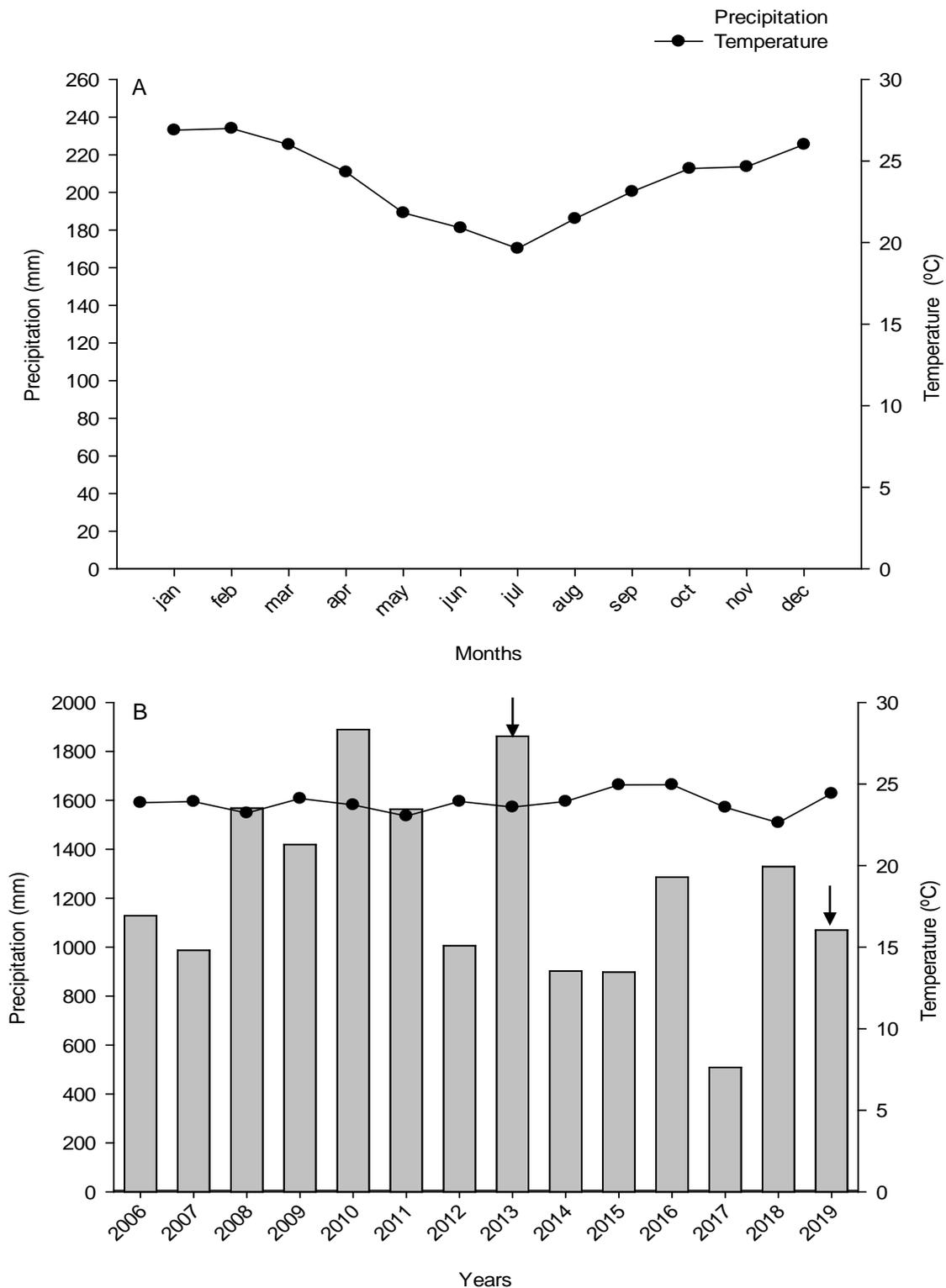
2.1 ÁREA DE ESTUDO

O presente estudo foi desenvolvido em um fragmento florestal de 107 hectares que compõe a Reserva Legal do Polo de Educação Ambiental do Instituto Federal do Espírito Santo Ifes – Campus de Alegre (PEAMA) (20°44"05" a 20°45"51" S e 41°25"50" a 41°29"44" W), município de Alegre, no sul do estado do Espírito Santo. A altitude varia entre 120 e 660 m em relação ao nível do mar no fragmento. A precipitação média anual é sazonalmente bem definida, tendo precipitação abaixo de 50 mm nos meses secos de maio a setembro (Figura 1.1A). No fragmento estudado as variações interanuais na precipitação ao longo de 10 anos foram de 707mm a 1.888mm (INMET, 2020), a partir de dados obtidos em uma estação meteorológica próximo a área de estudo, localizada no Ifes – Campus Alegre (1.1B). A temperatura do ar média mensal e anual foi pouco alterada.

Até 1970, esse fragmento florestal sofria intervenção em distintas atividades agropecuárias, em especial para produção de café e bovinocultura, além do corte seletivo de indivíduos arbóreos. Uma separação espacial desses históricos de perturbação na área do fragmento é apresentada por Paschoa et al. (2019), usando informações levantadas com antigos moradores e antigos funcionários e por imagens de satélites feitas entre as décadas de 60 e 70. Desde a finalização dos impactos direto, esse fragmento vem sendo mantido protegido, dado a existência da Reserva Florestal do Polo de Educação Ambiental da Mata Atlântica do IFES Campus Alegre (PEAMA/IFES).

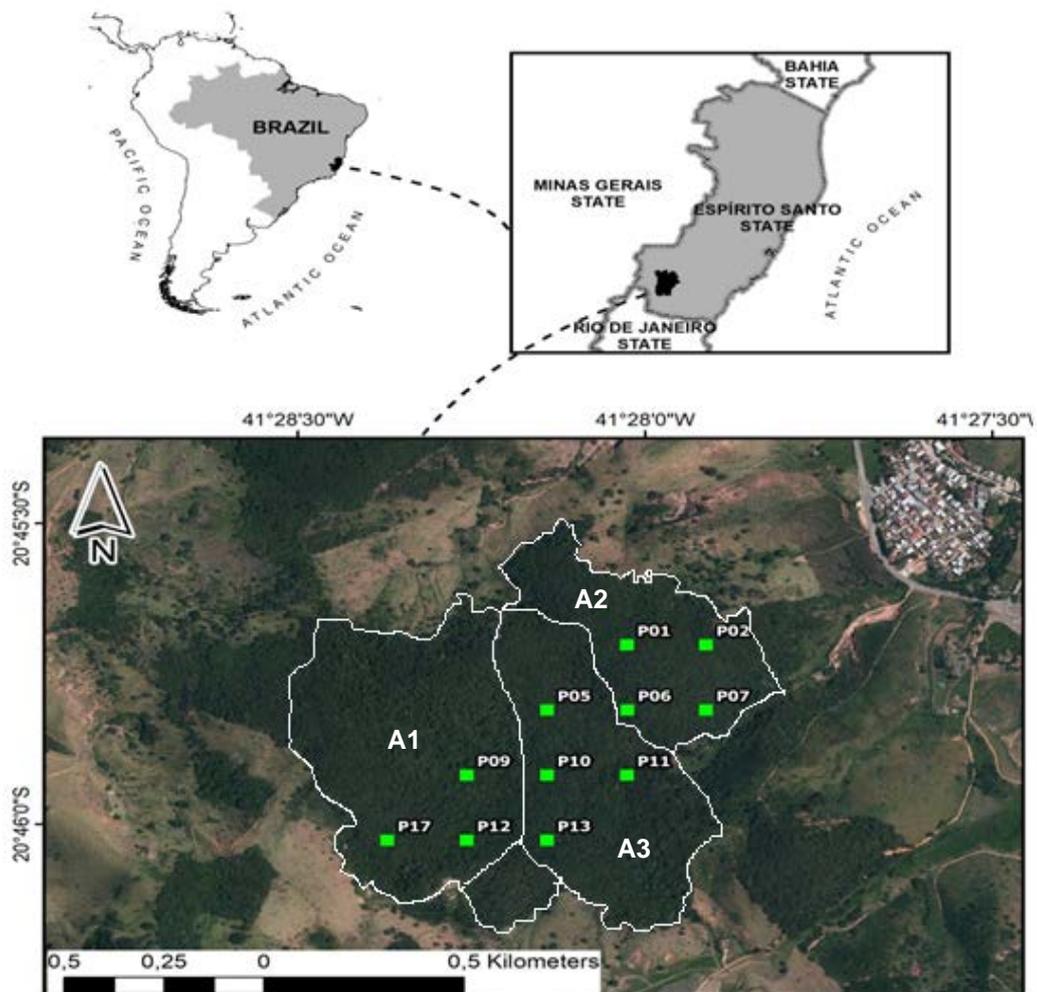
Nos anos de 2013 e 2014 foram instaladas 19 parcelas de 400 m² de área (20 x 20 m) distribuídas sistematicamente a cada 200 m por toda área do fragmento e em cada parcela, foram realizados o levantamento florístico e fitossociológico da vegetação arbórea (dap ≥5cm) (PASCHOA et al., 2019). No ano de 2019, 11 dessas parcelas instaladas por Paschoa et al. (2019) foram reavaliadas (Figura 1.2). As 11 parcelas foram selecionadas pois representam bem o local/vegetação da área de estudo e atendeu o esforço amostral para esse estudo. O tipo de solo predominante no fragmento florestal é o Latossolo, com valores médios de 56% de areia e 34% de argila, pH do solo de 5,2, P disponível de 2,5 mg dm⁻³ (Paschoa 2016).

Figura 1.1 – Precipitação (mm) e temperatura do ar (°C) no fragmento florestal do PEAMA, município de Alegre, sul do Espírito Santo.



Em que: A) Precipitação média mensal e temperatura média mensal do ar, no período de 2006 a 2019. B) Precipitação total anual e temperatura média anual do ar, no período de 2006 a 2019. As setas indicam os anos de coleta de dados. Fonte: INMET (2020), adaptado.

Figura 1.2 – Esquema de localização das três áreas com históricos de uso diferentes e as respectivas parcelas utilizadas no estudo (representadas pelo quadrado) no fragmento secundário de SDTF em Alegre- ES.



Em que: A1: Área com histórico de uso corte seletivo da madeira; A2 = Área com histórico de uso de cultivo de café; A3 = Histórico de uso de pastagem. Fonte: Neves et al (2021), adaptado autora.

2.2 LEVANTAMENTO DAS ESPÉCIES E GRUPOS FUNCIONAIS

Todas as espécies lenhosas que possuíam DAP igual ou superior a 5 cm foram identificadas e medidas em cada uma das 11 parcelas nos anos de 2013 e 2019. Os indivíduos mensurados naquela ocasião foram identificados com plaquetas numeradas e presas aos fustes. No ano de 2019, foram mensurados novamente todos os indivíduos nas 11 parcelas selecionadas, onde também foram medidos e

identificados os novos indivíduos que atingiram o DAP igual ou superior a 5 cm, considerados como recrutamento. Da mesma forma, os indivíduos ausentes na segunda avaliação foram considerados como mortalidade.

Foi realizada a classificação em gênero e espécie utilizando bibliografia especializada, chaves dendrológicas e realizando consultas em coleções de herbários da região. O material coletado foi depositado no Herbário Capixaba (CAP), associado à Universidade Federal do Espírito Santo - Setorial Centro de Ciências Agrárias e Engenharias - Jerônimo Monteiro, Espírito Santo. As espécies foram classificadas em famílias de acordo com o Grupo Filogenético das Angiospermas IV (APG IV, 2016). As espécies fixadoras de N são espécies da família Fabaceae (leguminosa). Contudo, nem todas as espécies de leguminosas são capazes de fixar N. Portanto, atribuímos espécies como fixadoras ou não, com pesquisas em trabalhos científicos e sites segundo estudo de Menge e Chazdon (2015).

2.3 ABUNDÂNCIA ISOTÓPICA

Foi determinada abundância ^{13}C para verificar a eficiência intrínseca do uso da água, bem como o teor de C nas folhas das espécies arbóreas e dos grupos funcionais de leguminosas e não leguminosas. Foram selecionadas quatro espécies de leguminosas (três espécies com capacidade conhecida de fixar nitrogênio e uma espécie com capacidade de fixar N desconhecida) e três espécies de não leguminosa que possuíam maior Índice de Valor de Importância no estudo de Paschoa et al. (2019), para serem utilizadas como espécies referência. Cinco indivíduos de cada espécie foram selecionados no fragmento (com diâmetros diferentes) e coletadas folhas maduras do meio da copa de cada árvore.

A coleta foi realizada no meio da estação chuvosa (fevereiro-2020). Posteriormente, as folhas foram secas em estufa a 60°C e trituradas. Além disso, foi determinado abundância de ^{15}N para verificar a fixação biológica de N e o teor de N nas mesmas espécies. Os valores de ^{13}C e ^{15}N (COPLIN et al., 2011) e os teores de C e N foram determinados com espectrômetro de massa de razão isotópica HIDRA 20-20 conectado a um analisador automático ANCA-GLS (ANCA-GLS, SERCON CO., KREWE, REINO UNIDO). Aproximadamente, 10 mg de folhas foram usadas para cada análise. As precisões das medidas isotópicas foram de 0,0001% x (13 C) e 0,0001% x (15 N) (HOGBERG et al., 1997).

2.4 ANÁLISE DE DADOS

Para o desempenho das espécies foram considerados os seguintes atributos estruturais: área basal (m^2), média do DAP (cm) e mortalidade (%). Tais atributos foram calculados separadamente para leguminosas fixadoras de N, leguminosas não fixadoras e não leguminosas. O desempenho dos grupos funcionais foi avaliado usando valores médios e desvio padrão.

Para a descrição da riqueza e diversidade dos três grupos funcionais na comunidade, foram avaliadas em relação ao número de indivíduos e unidades amostrais utilizando as curvas de rarefação e extrapolação individuais. As riquezas foram construídas usando o primeiro número de Hill (riqueza de espécies, $q=0$) e as diversidades utilizando o exponencial de Shannon (diversidade $q=1$) (CHAO et al., 2014). Extrapolações foram feitas a partir dos dados de abundância, considerando entre duas e três vezes o tamanho total da amostra por tipo do ambiente (COLWELL et al., 2012). A rarefação/extrapolação com base nos indivíduos e unidades amostrais foram calculadas usando o pacote *iNEXT* (HSIEH; MA; CHAO, 2016). A rarefação foi estimada como a média de 100 execuções de bootstrapping replicadas para estimar intervalos de confiança de 95%. Sempre que os intervalos de confiança de 95% não se sobrepuseram, o número de espécies diferiu significativamente em $p < 0,05$ (COLWELL et al., 2012). As análises foram realizadas no software R.3.2.2 (R-Core-Team, 2020).

A distribuição normal das variáveis analisadas nas folhas maduras (^{13}C , C, ^{15}N e N) foram avaliadas usando o teste de Shapiro-Wilk, e a homogeneidade da variância pelo teste de Lvene utilizando o pacote "car" (FOX; WEISBERG, 2019). Para comparar as propriedades de C e N e a composição isotópica entre as espécies foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis, seguido pelo teste post hoc Dunn realizado com o pacote 'dunn.test' (DINNO, 2017). Para verificar diferenças entre os grupos funcionais foi realizado o teste Mann-Whitney (teste Wilcoxon) para os dados não normais e teste T para os dados normais. Ademais, foi realizada Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando o pacote "FactoMineR" (LÊ et al., 2008), para identificar possíveis agrupamentos das espécies e de grupos funcionais, desconsiderando as variáveis das variáveis (abundância de C, N, concentração de N, C e densidade da madeira) com correlação de Spearman $> 0,90$ e reduzida importância ecológica. Estas etapas analíticas foram realizadas no software R.3.2.2 (R-Core-Team, 2020).

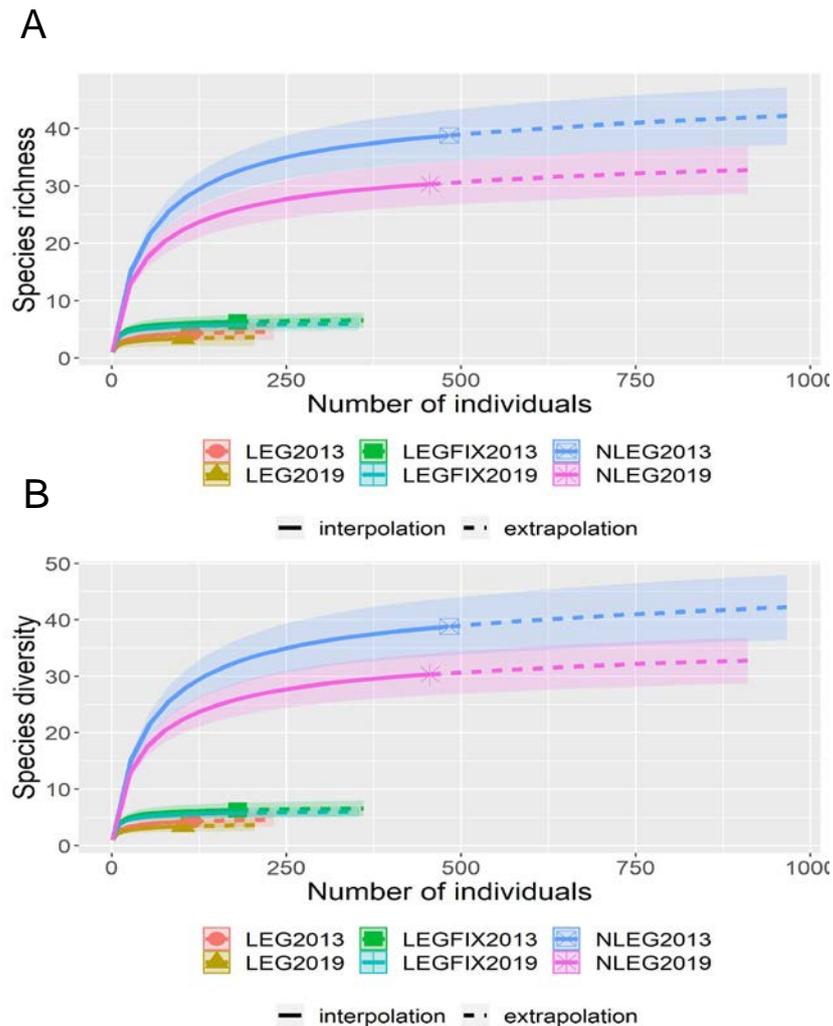
3. RESULTADOS

3.1. RIQUEZA, DIVERSIDADE, ABUNDÂNCIA E DOMINANCIA

Foram mensurados nas 11 parcelas 953 indivíduos (vivos e mortos) durante a coleta de 2019. As famílias que se destacaram com maior riqueza no fragmento foram Fabaceae, Meliaceae e Rubiaceae. 58% em 2019 da abundância do fragmento florestal são representadas pelas espécies: *Pseudopiptadenia contorta*, *Parapiptadenia pterosperma*, *Dalbergia nigra* (leguminosas fixadoras); *Apuleia leiocarpa* (leguminosas não fixadora); *Alseis pickelii*, *Trichilia casaretti*, *Erythroxylum pulchrum*, *Astronium concinnum*, *Actinostemon concolor* e *Astronium graveolens* (não leguminosas). As espécies que dominaram o fragmento foram *Pseudopiptadenia contorta*, *Parapiptadenia pterosperma*, *Apuleia leiocarpa*, *Trichilia casaretti*, *Dalbergia nigra* e *Alseis pickelii*, nas quais representam 49% e 53% do total da área basal em 2013 e 2019, respectivamente.

Ao analisar a riqueza entre as leguminosas fixadoras, leguminosas não fixadoras e espécies não leguminosas nas duas ocasiões, foi observado que para todos os grupos foi maior no ano de 2013 em relação ao ano 2019, com destaque para o grupo de não leguminosas (Figura 1.3 A). O mesmo padrão foi observado para a diversidade entre os grupos funcionais entre as duas ocasiões das medições, (Figura 1.3B).

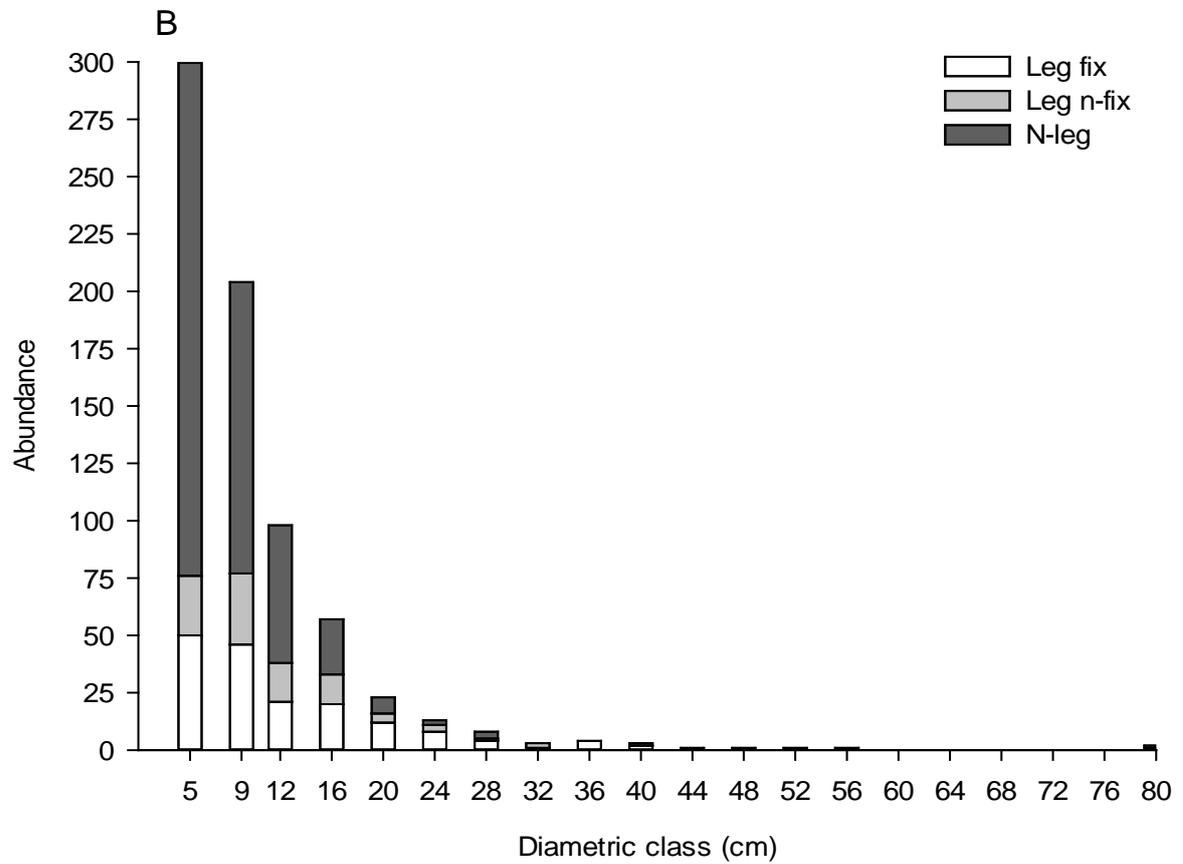
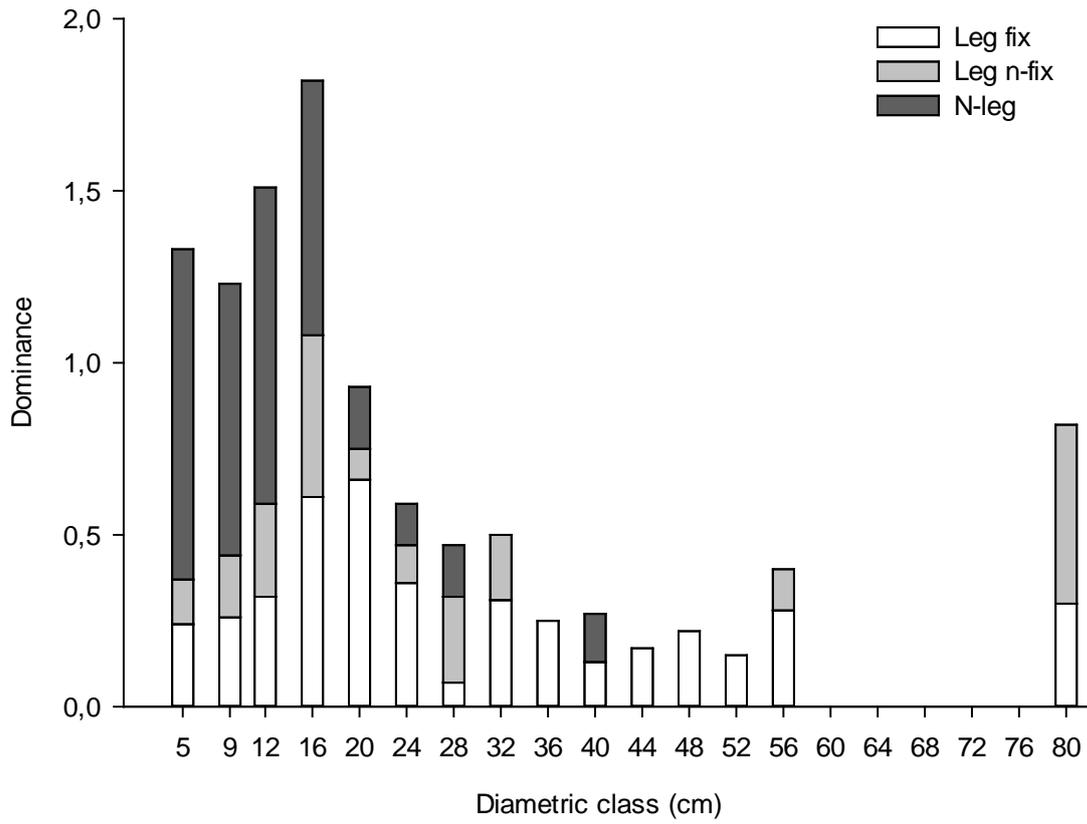
Figura 1.3 – Riqueza e diversidade dos diferentes grupos funcionais em 2013 e 2019 no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que A: Curvas de rarefação (linha sólida) e extrapolação (linhas tracejadas) da riqueza de espécies dos diferentes grupos funcionais em 2013 e 2019. B: Curvas de rarefação (linha sólida) e extrapolação (linhas tracejadas) da diversidade dos diferentes grupos funcionais em 2013 e 2019. LEG: Leguminosas; LEGFIX: Leguminosas fixadoras; NLEG: Não Leguminosas: Fonte: a autora

As não leguminosas dominam as árvores de menor classe de diâmetro, bem como apresentam maior abundância (Figura 1.4 A e B). Entretanto, as árvores de maior classe de diâmetro são representadas por espécies de leguminosas e principalmente por leguminosas fixadoras, com menor abundância em ambas as medições (Figura 1.4 A).

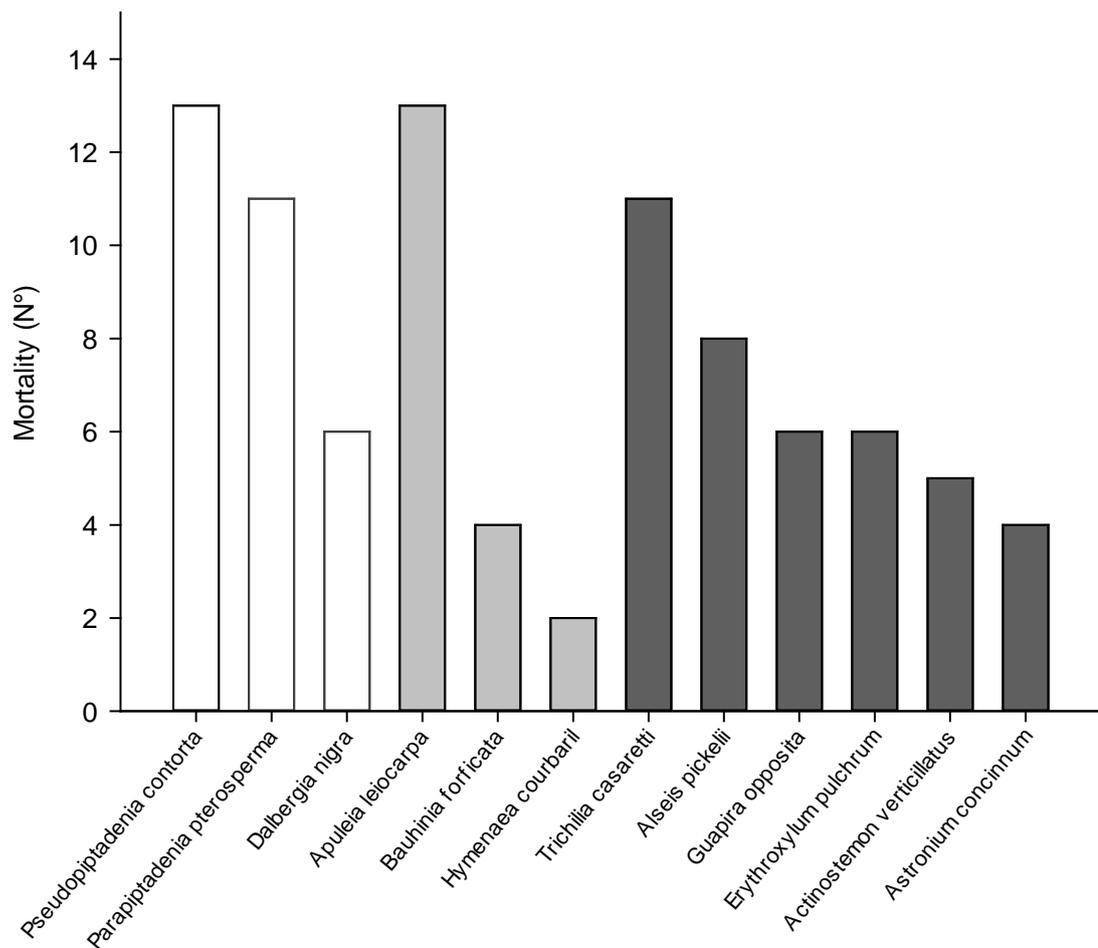
Figura 1.4–Dominância e abundância dos grupos funcionais (A) Dominancia dos grupos de leguminosas fixadora, leguminosa não fixadora e não leguminosasfuncionais do porte abóreo. (B) Abundância dos grupos de leguminosas fixadora, leguminosa não fixadora e não leguminosasfuncionais do porte abóreo. (B)



Fonte: a autora

Foi contabilizado 179 indivíduos mortos no intervalo de seis anos entre medições. Isso representa 18% do número total de indivíduos e 19% da área basal total. 99% dos indivíduos foram distribuídos nas classes de DAP entre 5 e 20 cm. Além disso, 64% eram espécies não leguminosa. Entretanto, a mortalidade em cada grupo funcional foi similar, variando de 22 a 25%. As espécies com maiores quantidades de indivíduos mortos foram *Pseudopiptadenia contorta*, *Apuleia leiocarpa*, *Trichilia casaretti*, *Erythroxylum pulchrum* e *Guapira opposita* em que representam 40% dos indivíduos mortos (Figura 1.4 B).

Figura 1.5–Números de mortos das espécies dos diferentes grupos funcionais no fragmento estudado. Em que barras brancas são espécies do grupo de leguminosas fixadoras, barras cinzas claras são espécies do grupo leguminosas não fixadoras e cinza escuro são espécies do grupo não leguminosas.



Fonte: a autora

3.2. DESEMPENHO DOS GRUPOS FUNCIONAIS

O grupo de leguminosas fixadoras, leguminosas não fixadoras e não leguminosas representaram 23%, 13% e 64% do número de espécie do ecossistema, respectivamente. Leguminosas fixadoras apresentaram maior média de DAP e de área basal no estudo (Tabela 1.1). As maiores árvores no ambiente estudado foram representadas pelos grupos funcionais leguminosas fixadoras e não leguminosas, onde as leguminosas fixadoras tiveram o incremento na média do DAP 3,5 vezes mais que as não leguminosas (3,82 versus 1,10). Nessa classe diamétrica a maior mortalidade foi das não leguminosas, representando 64,80% dos indivíduos mortos.

Tabela 1.1–Características dos grupos funcionais leguminosas, fixadoras, leguminosas e não leguminosas no estudo fitossociológico do ano 2019 e 2013 no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.

Variables	2013			2019		
	Leg fix	Leg-Nfix	N-leg	Leg fix	Leg-Nfix	N-leg
DBH (cm)	14,80(±4,73)	11,96(±3,02)	9,25(±0,86)	14,66(±4,95)	12,44(±3,19)	9,45(±0,96)
Increment rate DBH	x	x	x	-0,07	0,24	0,1
BA (m² ha⁻¹)	11,26(±0,±4)	3,77(±0,01)	9,45 (±0,01)	11,48(±0,06)	3,55(±0,01)	10,52(±0,01)
Increment DBH	x	x	x	0,11	-0,11	0,56
N° ind. Total	180	112	464	177	102	455
Mortality rate (%)	x	x	x	20,6	13,4	64,8

Em que: DBH é diâmetro da altura do peito, AB é área basal. Fonte: a autora

3.3. CARBONO E NITROGÊNIO NA FOLHAS DE ESPÉCIES E DOS GRUPOS FUNCIONAIS

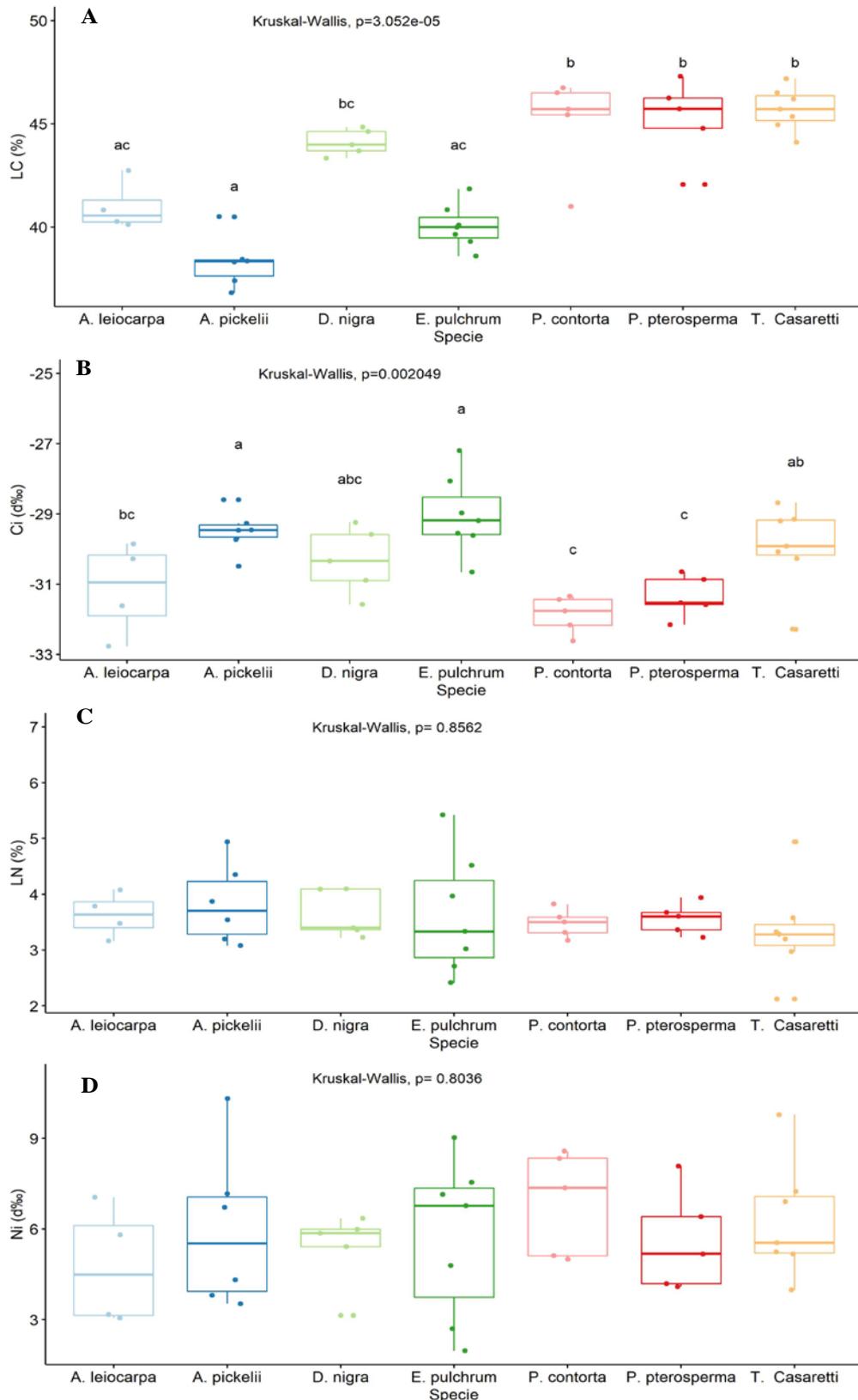
O teor de C e valores de ¹³C variaram significativamente entre as espécies (Figura 1.5 A e B). As espécies capazes de fixar nitrogênio (*Parapiptadenia pterosperma* e *Pseudopiptadenia contorta*) apresentaram teores mais altos de C em comparação as espécies não fixadoras tais como *Alseis pickelli*, *Erythroxylum pulchrum* e *Apuleia leiocarpa*. A espécie com maiores teores de C foi *Pseudopiptadenia contorta*, que além de fixar N é uma espécie abundante no

fragmento estudado. A espécie que apresentou os menores teores de C, foi um representante da família Rubiaceae (*Alseis pickelli*) (Figura 1.5 A). Os valores de ^{13}C foram, em geral, mais negativos nas espécies fixadoras de N do que nas espécies não fixadoras de N (Figura 5 B). As espécies capazes de fixar nitrogênio (*Parapiptadenia pterosperma* e *Pseudopiptadenia contorta*) apresentaram ^{13}C mais negativo em comparação as espécies não fixadoras tais como *Erythroxylum pulchrum*, *Trichilia casaretti* e *Alseis pickelli*.

O teor de N e valores de ^{15}N não variaram significativamente entre as espécies (Figura 1.5 C e D). Embora não tenha diferença, as espécies capazes de fixar nitrogênio (*Pseudopiptadenia contorta* e *Parapiptadenia pterosperma*) apresentaram teores mais altos de N em comparação as espécies não fixadoras tais como *Trichilia casaretti* e *Erythroxylum pulchrum*. A espécie com maior teor de N foi *Parapiptadenia pterosperma*, que além de fixar N é uma espécie abundante no fragmento estudado. A espécie que apresentou o menor teor de N foi *Trichilia casaretti* (Figura 1.5 C). Os valores de ^{15}N foram maiores nas espécies *Pseudopiptadenia contorta* (Figura 1.5 D).

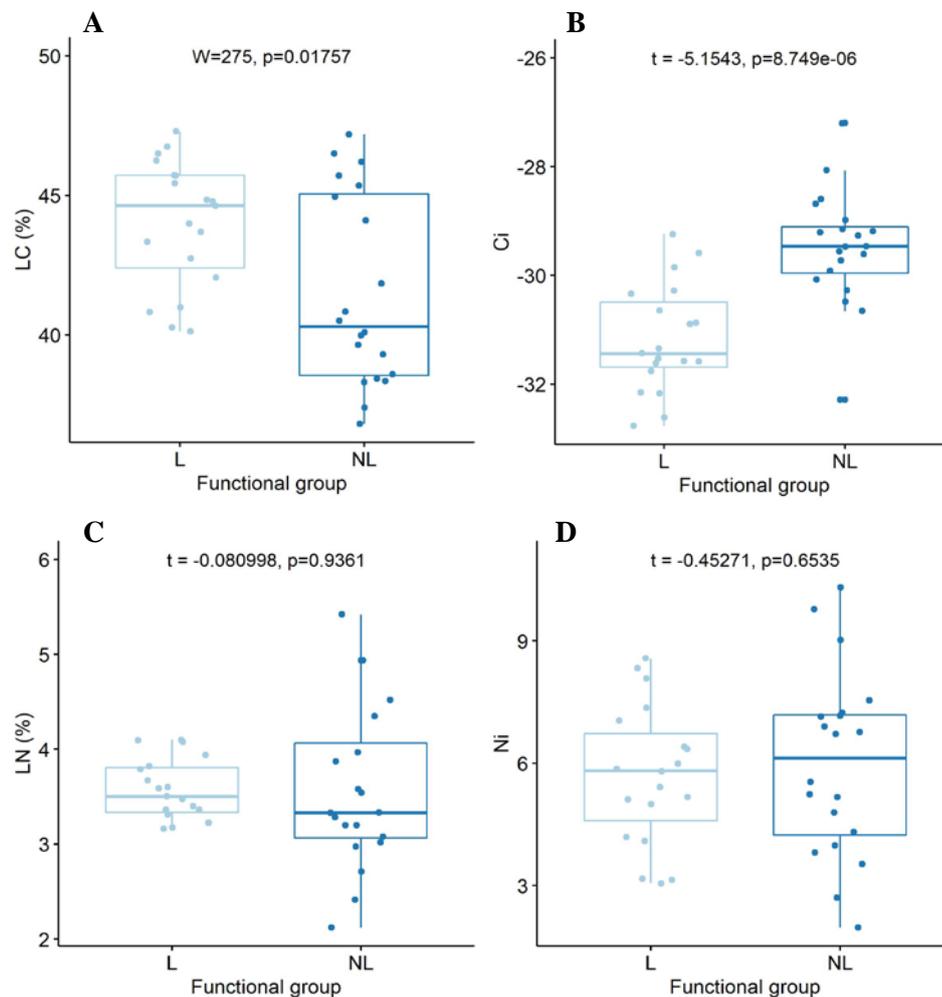
O teor de C e valores de ^{13}C variaram significativamente entre os grupos funcionais, porém não foram significativos para teor de N e valores de ^{15}N . O grupo das leguminosas apresentaram média significativa no teor de C em relação as não leguminosas (ranqueando 40,98 a 45,21 %) (Figura 1.6 A). Para valor de ^{13}C as não leguminosas apresentaram maior média (valores menos negativos ranqueando -29,03 a -29,94) que o grupo das leguminosas (Figura 1.6 B). Embora não significativo, o teor de N foi a mais elevada nas leguminosas (ranqueando de 3,41 a 3,60%) (Figura 1.6 C). O grupo de não leguminosas apresentou maior abundância de ^{15}N (ranqueando de 5,71 a 6,26) (Figura 1.6 D).

Figura 1.6 – Teores de C (%) e abundância ^{13}C (‰) das espécies no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que: A) O teor de C das folhas maduras das diferentes espécies. B) Abundância ^{13}C das folhas maduras das diferentes espécies. C) Teor de N das folhas maduras das diferentes espécies. D) Abundância ^{15}N das folhas maduras das diferentes espécies. Fonte: a autora.

Figura 1.7–Teor de C e N (%) e abundância ^{13}C e ^{15}N dos grupos funcionais no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



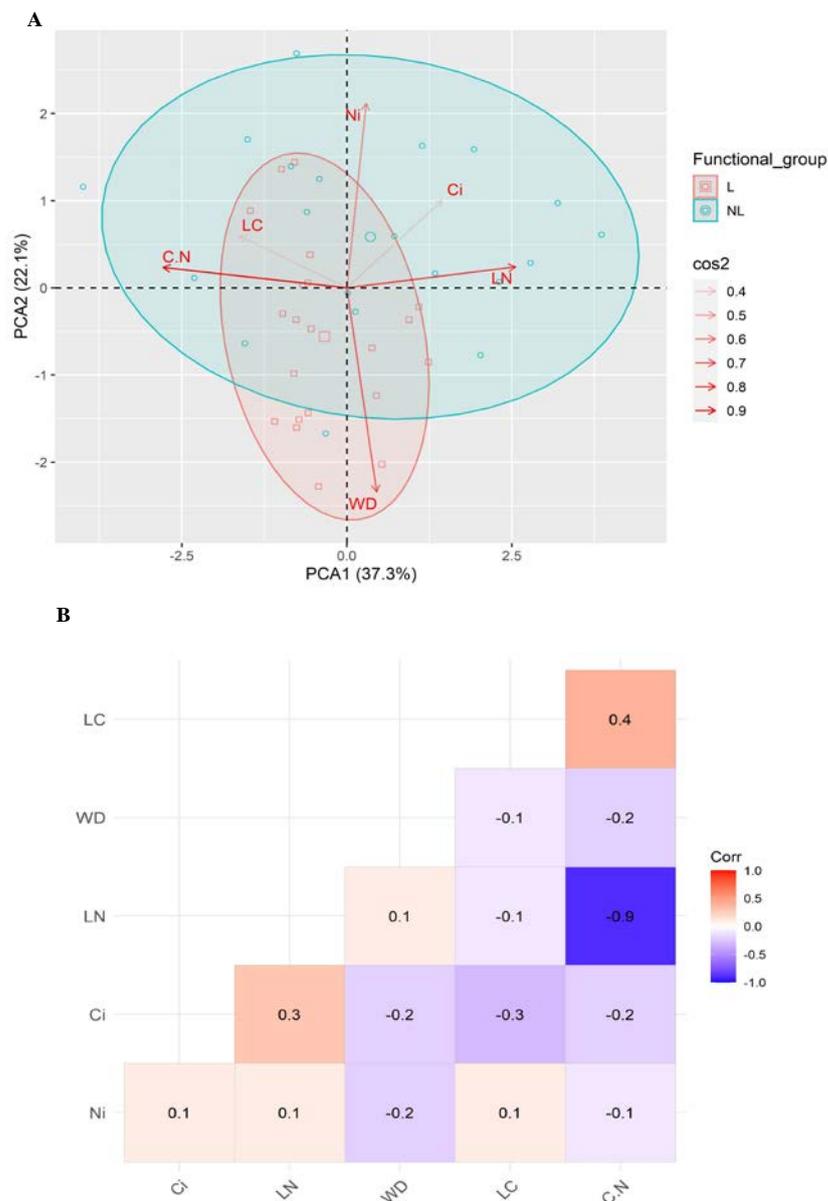
Em que: A) Teor de C das folhas maduras. B) Abundância de ^{13}C das folhas maduras. C) Teor de N das folhas maduras D) abundância de ^{15}N das folhas maduras dos grupos funcionais não leguminosa (NL) e leguminosa (L). Fonte: a autora.

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 59,5% das variáveis em relação aos grupos funcionais (Figura 1.6A). O primeiro eixo explicou 37,3% da variância e correlacionou positivamente com abundância de ^{13}C e ^{15}N , teor de N (explicando o agrupamento das espécies do grupo não leguminosa) e densidade da madeira (explicando o agrupamento das espécies leguminosas). Correlacionou negativamente para relação C:N (explicando o agrupamento das espécies do grupo não leguminosas) e teor de C (explicando o agrupamento das leguminosas).

O segundo eixo explicou 22,1% da variância e correlacionou positivamente com o teor de C (explicando o agrupamento das espécies leguminosas) e relação C:N. Correlacionou negativamente para abundância ^{13}C , ^{15}N e teor de N (explicando

o agrupamento das espécies não leguminosas). Para a correlação entre as variáveis estudadas foi observado correlação positiva entre teor de C e a relação C:N e entre a abundância da ^{13}C e teor de N. Também foi observado correlação negativa entre o teor de N e relação C:N (Figura 1.6B). Tais variáveis podem ajudar explicar a distribuição e desempenho das espécies no fragmento estudado.

Figura 1.8 – Análise de Componentes Principais (PCA) e correlação para variáveis das espécies para diferentes grupos funcional de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que: A) Análise de Componentes Principais (PCA) para as variáveis do grupo de leguminosa (L) e Não leguminosas (NL). Para a análise disponível: Densidade da madeira (WD), teor de C (LC) e N (LN), relação C:N, Abundância de ^{13}C (Ci) e ^{15}N (Ni). B) Correlação de Pearson entre as variáveis. Fonte: a autora.

4. DISCUSSÃO

4.1. AS LEGUMINOSAS TÊM MELHOR SOBREVIVÊNCIA E DOMINAM OS FRAGMENTOS SECUNDÁRIOS DE SDTF

As leguminosas comumente possuem maior sobrevivência em ecossistemas secundários de SDTF (MULEDI et al., 2020). Foi observado que a maioria dos indivíduos mortos eram do grupo de não leguminosas de pequena classe de diâmetro, nas quais são classificadas de crescimento rápido (dados não amostrados) e com menor densidade da madeira. Cerca de 58,10% dos indivíduos mortos são classificados no estágio sucessional pioneiros/secundária inicial, em que caracteriza como espécie investe no crescimento. Desse valor, 43,23% foram indivíduos não leguminosas, 20,19% leguminosas não fixadora e 36,53% leguminosa fixadora.

Estudos apontam que espécies de crescimento rápido e de menor densidade são menos resistentes a sazonalidade hídrica, menor umidade do solo, bem como são menos eficientes ao uso de água, uma vez que são menos conservadoras aos recursos, assim apresentam desvantagem em ambientes com limitação de hídrica (REICH 2014; BONAL et al., 2015; AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019; MAIA et al., 2020). A mortalidade e sobrevivência das espécies podem ser vistas como resultado dos traços funcionais de cada indivíduo em resposta as restrições ambientais que são expostas (RUGER et al., 2018; MULEDI et al., 2020). Neste contexto, é sugerido que a sazonalidade hídrica (nos anos de 2014, 2015 e 2017) pode ter contribuído para a taxa da mortalidade dos indivíduos, uma vez que afetam os processos de ciclagem de nutrientes, umidade do solo, taxa de decomposição, mineralização e disponibilidades dos nutrientes, fixação de N bem como o sequestro e estoque de C (CAMPO; MERINO, 2016; SOUZA et al., 2019) em que afeta o desempenho das espécies e conseqüentemente a funcionalidade do ecossistema (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019; MAIA et al., 2020).

O desempenho das espécies pode modificar a riqueza e diversidade dos grupos funcionais dos ecossistemas secundários de SDTF (MENGE, CHAZDON, 2016; MULEDI et al., 2020). Foi observado pequena mudanças na diversidade e riqueza das espécies, principalmente no grupo de não leguminosa com diferença

significativa para a riqueza. As alterações observadas entre as coletas podem ser explicadas pela menor sobrevivência do grupo das não leguminosas e conseqüentemente com maior número de indivíduos mortos (MENGE, 2015; MENGE, CHAZDON, 2016). Provavelmente, os grupos das leguminosas apresentam traços funcionais que permitiram sua permanência nas condições ambientais da comunidade e a sazonalidade hídrica imposta em relação as não leguminosas (ADAMS et al., 2016; GEI et al., 2018), mas que seria necessária uma análise do desempenho das espécies com mais coletas entre os anos, num maior período, para compreender melhor essa dinâmica das espécies.

Estudos sugerem que a disponibilidade hídrica altera a dinâmica do ecossistema em consequência da funcionalidade das espécies sobreviventes (MENGE, CHAZDON, 2016; MAIA et al., 2020; SOUZA et al., 2020). Assim, acredita-se que os traços funcionais presentes nas espécies de leguminosas fixadoras e não fixadoras permitem maior sobrevivência comparado o grupo de não leguminosas no ambiente estudado. Além disso, o aumento da sazonalidade hídrica pode filtrar as espécies dos grupos funcionais em SDTF, pois exerce o controle na dinâmica da comunidade, uma vez que a capacidade de sobrevivência/plasticidade de cada espécie pode influenciar na composição florística (ENGELBRECHT et al., 2007; MATIAS et al., 2012).

As espécies de leguminosas fixadoras de N são importantes no início da sucessão ecológica das florestas tropicais (BATTERMAN et al., 2013; MENGE, CHAZDON, 2016), bem como nas florestas sazonais (SOUZA et al., 2012; SOUZA et al., 2019). A dominância das leguminosas fixadoras e não fixadoras sugere que essas espécies foram os primeiros indivíduos a recrutar o ambiente estudado (MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Isso acontece geralmente no estágio inicial porque as espécies de colonização ocupam locais abertos, com pouco sombreamento, e prevalecem nestes ambientes escassos de recursos, como nutriente, água, grande exposição solar e temperatura, portanto facilita o recrutamento de novas espécies (GEI et al., 2018; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020).

Nas florestas neotropicais as espécies de leguminosas colonizam áreas abandonadas por serem geralmente mais tolerantes à seca, eficientes no uso da água (GEI et al., 2018) e por interagir melhor com a fixação biológica de N (FBN) (MENGE, CHAZDON, 2016). Quando as características ambientais mudam, possibilitam a entrada de espécies mais exigentes nas quais apresentam nichos

diferentes do que as residentes, porém os novos filtros ecológicos desfavorecem a taxa de crescimento das primeiras espécies sucessionais, conseqüentemente muda a funcionalidade florestal (LI et al., 2015; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Neste contexto, é importante ressaltar que as leguminosas no presente estudo tiveram papel facilitador por contribuir para o desenvolvimento de outras espécies (BATTERMAN et al., 2013; MENGE, CHAZDON, 2016; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Contudo, mediante as flutuações da precipitação estes grupos podem dominar os ecossistemas florestais em virtude dos seus traços funcionais que as permitem apresentarem maior tolerância à seca (MAZA-VILLALOBOS et al., 2020; SOUZA et al., 2020).

A sobrevivência das espécies em ecossistemas perturbados/escassez hídrica, está intimamente ligada aos traços funcionais presentes em cada espécie, tal como características morfológicas e fisiológicas (VITARELLI et al., 2016). A maioria das leguminosas do fragmento estudado são espécies decíduas e de folhas compostas como *Pseudopiptadenia contorta*, *Parapiptadenia pterosperma*, *Dalbergia nigra* e *Apuleia leiocarpa* que possuem traços que podem correlacionar com características morfológicas/fisiológicas das plantas como capacidade fotossintética, condutância estomática (ISHIDA et al., 2010) e teor de nutrientes (GEI et al., 2018), trocas gasosas, dissipação de calor e controle da temperatura (LEIGH et al., 2017). Assim, os traços funcionais presentes as fazem eficientes ao uso do recurso hídrico mediante as flutuações da precipitação entre os anos.

4.2 DESEMPENHO DOS GRUPOS FUNCIONAIS DE DIFERENTES CLASSES DE DIÂMETRO SE ENCAIXA COM A TEORIA FACULTATIVA DA FIXAÇÃO BIOLÓGICA DE N (FBN) E COM SUAS CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS

As leguminosas apresentam maior taxa de incremento em DAP em comparação ao grupo de não leguminosas em virtude dos seus traços funcionais (REICH, 2014; LI et al., 2015; ADAMS et al., 2016). Esse grupo possui características de crescimento rápido e investem na utilização dos recursos naturais principalmente no início da sucessão, em que favorece inicialmente sua abundância e dominância (MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Dessa forma, o grupo de leguminosas fixadoras

de N e não fixadoras apresentam características estruturais que destacam em relação ao grupo de não leguminosas (BATTERMAN et al., 2013; MULEDI et al., 2020). À medida que as florestas envelhecem há uma tendência da diminuição do recrutamento das leguminosas, principalmente das espécies fixadoras de N, tornando-se menos abundantes nos indivíduos de menor classe de diâmetro em floresta de estágio médio e avançado, porém dominam as árvores de maior classe (SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013; MENGE, CHAZDON, 2016).

As características estruturais dos grupos funcionais são indicadas como instrumentos para analisar o desempenho das espécies e compreender como interagem nos suprimentos dos recursos do ecossistema (CHAVES et al., 2009; MULEDI et al., 2020). Entretanto, por meio dos resultados observados é importante salientar que a dinâmica funcional pode apresentar interferência da taxa de precipitação do local (BECKNELL et al., 2012) bem como das características do solo em resposta a sazonalidade hídrica (CAMPOS, MERINO 2016; MAIA et al., 2020). Assim, espera-se que o desempenho demográfico de SDTF pode surgir de estratégias individuais de alocação de recursos em respostas as restrições do clima bem como do solo do ecossistema.

Os traços funcionais das espécies fixadoras de N podem explicar a estrutura e o desempenho das espécies em diferentes classes de diâmetro. Árvores de maior DAP foram representadas por espécies com capacidade de fixar N (*Pseudopiptadenia contorta*, *Parapiptadenia pterosperma*, *Dalbergia nigra* e *Senegalia sp.*). A capacidade de fixar N permite essas espécies colonizar ambientes secos com solos com restrição de recursos (GEI et al., 2018; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Embora não tenha descrito as características nutricionais do local, é sugerido que no início da sucessão os solos desses ecossistemas são mais limitados de nutrientes e principalmente de N e P (BATTERMAN et al., 2013; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020).

Essa evidência é baseada nas características de fertilidade das florestas neotropicais em diversos estudos, nas quais afirmam que tal limitação dura décadas e justifica o domínio das leguminosas fixadoras (DAVIDSON et al., 2004; BATTERMAN et al., 2013; MENGE, CHAZDON, 2016). O fragmento secundário estudado apresenta histórico de uso de atividades agropecuárias, nas quais, se mal planejadas, afetam as características nutricionais do solo e limita a fertilidade e resiliência do ecossistema. Assim, as leguminosas, por meio da fixação de N

compensam a restrição de N no solo e favorecem o processo de sucessão em locais com recursos limitados (DRYFLOR et al., 2016; TAYLOR et al., 2017).

Neste contexto, acredita-se que inicialmente o fragmento do estudo apresentava limitações em que favoreceu o estabelecimento das leguminosas fixadoras (SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013). Essas espécies são importantes nos primeiros anos de sucessão, principalmente pela capacidade de fixar N entre outros traços funcionais (BATTERMAN et al., 2013; MENGE, CHAZDON, 2016; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020). Entretanto, é esperado que limitações nutricionais ao longo dos anos foram minimizadas explicando o desempenho e estrutura dos grupos funcionais que foi observado no ecossistema. Portanto, de acordo com os resultados (maior área basal das leguminosas fixadoras de N se encaixa na tendência da FBN facultativa nos ecossistemas tropicais, em que as espécies fixadoras fixam N de acordo com a necessidade do ecossistema) (BARRON et al., 2011; BATTERMAN et al., 2013; MENGE, CHAZDON, 2016).

A densidade da madeira é traço importante para sobrevivência e para a eficiência do uso do recurso hídrico. Estudos observaram que espécies que apresentam maior densidade são consideradas mais resistentes ao estresse hídrico, pois o movimento da água ao longo do tronco é mais lento evitando a perda de água na estrutura da planta (CHAVES et al., 2009; REICH, 2014). No presente estudo foi observado que o grupo de leguminosas fixadoras e leguminosas não fixadoras apresentam densidade maior que o grupo de não leguminosa. Chaves et al. (2009) propõem relação da densidade ao uso da água e conseqüentemente a resistência a seca, em que afirmam que a alta densidade da madeira está associada a um potencial mais lento para movimentação da água, entretanto com propriedades mecânicas mais fortes e flexíveis ao estresse hídrico. Assim, espécies com maior densidade da madeira apresentam maior plasticidade aos eventos secos e pode ter beneficiado o desempenho das espécies do presente estudo.

Outro aspecto importante é a relação entre órgãos vegetais (folha, tronco e raiz) e a economia dos recursos, em que resulta em eficiência e aptidão de um grupo funcional à escassez hídrica (ISHIDA et al. 2010; REICH, 2014). Estudos indicam que os mecanismos de economia de grupos funcionais estão acoplado e influenciam no desempenho das espécies (ISHIDA et al. 2010; REICH, 2014). É possível observar, que o grupo de leguminosas também apresentou maior número de espécies que perdem as folhas no período seco (dados não amostrados).

Espécies decíduas perdem suas folhas e conseqüentemente apresentam baixa taxa de transpiração, características que evita a perda de água, tal como maior área foliar e maior biomassa produzida (HESCHEL, RIGINOS 2005; MATIAS et al., 2012), característica que também foi observada no presente estudo, ademais as mesmas podem apresentar maior conteúdo de N e P nas folhas (CORDELL et al. 2001; WRIGHT et al. 2004; HEINEMAN et al., 2016). Acredita-se que os seguintes traços funcionais podem estar influenciando no desempenho das espécies nesta comunidade florestal. Portanto, os traços ajudam explicar as diferenças de crescimento e sobrevivência entre o gradiente de precipitação ocorrido e podem explicar o desempenho dos grupos funcionais mediante as mudanças do clima (REICH, 2014; MULEDI et al., 2020; MAIA et al., 2020).

4.3 LEGUMINOSAS APRESENTAM MAIOR TEOR DE C E MENOR ABUNDÂNCIA DE ^{13}C NAS FOLHAS

Espécies de leguminosas fixadoras apresentam maior teor de C nas folhas do que as espécies não leguminosas. No estudo as folhas das espécies fixadoras de N tiveram teores de C significativa (com valores mais longe do zero). Relações positivas entre teores de N foliar e C tem sido amplamente relatado em leguminosas, entretanto esse traço pode variar de espécie para espécie (WRIGHT et al., 2004; ADANS et al., 2016). Em geral, as leguminosas apresentam maiores teores de N pela vantagem de realizar a fixação biológica de N (CORDELL et al. 2001; WRIGHT et al. 2004).

O grupo fixador de N teve maior teor de C do que o grupo não fixador, fato que pode ser explicado pelos traços funcionais presentes nas espécies que compõem cada grupo (ADANS et al., 2016; GEI et al., 2018). As leguminosas fixadoras apresentam folhas compostas e decíduas, características que evitam a perda de água, além disso apresentam maior taxa de fotossíntese e conseqüentemente alta assimilação de C (FU et al., 2012; SOUZA et al., 2015). Outro aspecto é que as leguminosas apresentam folíolos na estrutura foliar que permitem que tenham maior área foliar e que consigam realizar trocas gasosas mesmo em períodos secos (GEI et al., 2018) e apresentam folhas pinadas ou bipinadas permitem reduzir a transpiração, dissipar calor e controlar temperatura foliar das plantas, atributos que são encontradas em espécies de leguminosas (LEIGH et al, 2017)

A abundância de ^{13}C é indicativo da eficiência do uso da água e indica a resistência dos indivíduos à seca (CRAVEN et al., 2013). Valores mais próximo de zero de ^{13}C indica maior eficiência e resistência ao uso da água (SEIBT et al., 2008, CRAVEN et al., 2013). No presente estudo observa-se que as fixadoras de N apresentaram menor abundância de ^{13}C (abundância longe do zero) em comparação ao grupo de não leguminosas (abundância próximo de zero). Esse traço funcional pode favorecer a permanência/crescimento das leguminosas em ecossistema sazonalmente seco, uma vez que investem na biomassa e uso de C no período chuvoso. Contudo, é importante salientar que as espécies fixadoras podem apresentar outros traços como fixação biológica de N, traços morfológicos e fisiológicos que as tornam mais resistentes à sazonalidade hídrica (VARGAS et al., 2015; LEIGH et al., 2017; GEI et al., 2018). Assim, é sugerido mais estudos que buscam entender a eficiência do uso da água das espécies como a atividade estomática do xilema, fixação de N e estudo de raízes para entender as vantagens em relação a limitação hídrica em SDTF.

Grupos funcionais podem aclimatar mediante a escassez hídrica imposta ao ambiente. Estudo observou que as espécies podem aclimatar com a escassez hídrica imposta ao longo do tempo (CRAVEN et al., 2012). A aclimação das espécies não pode ser ignorada no estudo, uma vez que as características do micro-habitat afetam características morfofisiológicas (ISLAM et al., 2018). Avaliando as respostas hidráulicas quanto à variabilidade climática de curto e longo prazo, Oladi et al. (2014) e Islam et al. (2018) observaram que a menor precipitação influência de forma negativa no crescimento do anel, entretanto tem influência positiva na densidade de vasos no xilema. O aumento do número de vasos condutores, concomitante com menor crescimento do caule, pode ser uma estratégia da espécie para garantir o abastecimento de água até a copa, com a menor disponibilidade hídrica (OLADI et al., 2014). Ambientes com sazonalidade hídrica tem aumento na evapotranspiração (RITA et al., 2016; RAHMAN et al., 2017) e por consequência, aumento do déficit de umidade no solo, transformando o ambiente mais seco. Neste cenário, as espécies buscam aumentar a densidade dos vasos para obter maior eficiência hidráulica (FONTI et al., 2007; VENEGAS-GONZÁLEZ et al., 2015).

Espécies de crescimento rápido são menos eficientes ao uso da água em ecossistemas Tropicais Sazonalmente Secos. É observado a correlação negativa do crescimento da madeira e a abundância de ^{13}C em plantas (NICROTA et al., 2010; CRAVEN et al., 2012). Espécies de crescimento rápido exposto ao estresse hídrico

apresentam eficiência intrínseca do uso da água baixa e as de crescimento lento tinham maior eficiência, que está associado com estratégia de tolerância ao estresse (BONAL et al., 2007). No presente estudo as espécies do grupo fixadoras de N são classificadas como pioneiras e apresentam alta taxa de crescimento como *Pseudopiptadenia contorta*, *Parapiptadenia pterosperma* e *Dalbergia nigra*. Contudo, a eficiência do uso da água não é único fator (traço presente na planta) que melhoram o desempenho. A relação inversa entre o conteúdo de C e abundância ^{13}C relatado no estudo sugere que as espécies com baixa eficiência intrínseca do uso da água apresentam maior segurança hidráulica ao alocar mais recursos para estruturas ricas em C (MARTINEZ-CABRERA et al. 2009; SWENSON; ENQUIST 2007).

4.4 OS GRUPOS FUNCIONAIS APRESENTAM MENOR TEOR DE N E ABUNDÂNCIA DE ^{15}N SEMELHANTES NAS FOLHAS

Em SDTF as leguminosas podem tornar a fixação biológica de N facultativa (MENGE; LEVIN et al., 2016; TAYLOR et al., 2017). Em ecossistemas tropicais ativação e desativação da fixação de N dependem das necessidades das plantas/solo (HEDIN et al., 2009; BATTERMAN et al., 2013; MENGE; LEVIN et al., 2016). A facultativa fixação de N nas espécies fixadoras na área de estudo pode ser explicada pela idade avançada da sucessão (>50 anos) (SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013), A taxa de crescimento reduzida das árvores, a disponibilidade de N no solo, bem como de mais nutrientes, densidade da madeira, e taxa de decomposição podem interferir nos inputs dos nutrientes (SIDDIQUE et al., 2008; MACHADO et al., 2021; CAMPOS; MERINO et al., 2016), uma vez que a comunidade pode não demandar N e P, desativando a fixação de N (SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013). Assim, acredita-se que características do micro-habitat podem ter fortes efeitos sobre a dinâmica de N na comunidade estudada

A fixação biológica de N em SDTF, pode ser mediada pelas características do solo conforme relatado por Sande et al. (2018), Guo et al., (2020) e Machado et al., (2021). Comunidades em solos rico em N e P apresentam maiores quantidades/teores desses nutrientes nos tecidos vegetais, uma vez que utilizam com menor eficiência (CHAVES et al., 2010; HEINEMAN et al., 2016). Neste contexto, é sugerido que os atributos do solo da comunidade estudada pode ser preditor da entrada de N e P (HOOBIE et al., 2015; SANDE et al., 2018; MACHADO et al.,

2021), visto que pode controlar a disponibilidade dos nutrientes para as plantas. Assim, é necessário na comunidade estudos dos microrganismos do solo bem como pesquisas sobre a fixação de N nesta comunidade para compreender melhor sua dinâmica.

A não detecção da fixação biológica do N poder ser atribuída a diversos fatores. A presença de microrganismo compatível com a associação com o vegetal, presença de leguminosas, quando o solo florestal já contempla quantidades de N suficiente, idade das plantas e estágio sucessional do ecossistema podem interferir na taxa de fixação de N (SIDDIQUE et al., 2008; SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013; MENGE; LEVIN et al., 2016). A similaridade dos valores da abundância natural de ^{15}N nas folhas maduras das diferentes espécies, grupos funcionais e tamanhos de indivíduos indica que as espécies acessam as mesmas fontes de nitrogênio. Além disso, os valores encontrados de 5,6 e 5,9 ‰ são mais próximos dos valores observados nos solos tropicais com 6,0 e 6,2 ‰ (SIDDIQUE et al., 2008). A análise do isótopo ^{15}N em folhas maduras em florestas com diferentes idades indicaram que N fixado anual foi de 62,64 kg ha⁻¹ em florestas até 16 anos e 52,48 kg ha⁻¹ em florestas com 40 anos, e para floresta de mais de 50 anos teve decréscimo para 9,82 kg ha⁻¹ de N fixado (SOUZA et al., 2012). Assim, é sugerido os resultados encontrados pode ser associado com a idade da comunidade, porém são necessários maiores estudos que certifiquem a taxa de fixação dos grupos em diferentes estações ao longo do ano

5. CONCLUSÃO

Com os resultados encontrados no trabalho, é sugerido que as características abióticas (destaque para a precipitação) exposta aos ecossistemas, podem afetar funcionalidade deles, uma vez que determinadas espécies/grupo funcional pode ter maior sobrevivência/desempenho com as características do micro-habitat. É sugerido que as leguminosas fixadoras de N podem apresentar características que as destacam no desempenho da comunidade ao longo das duas medições, comparadas com os outros grupos funcionais. Entretanto, para maior compreensão do desempenho dos grupos funcionais é sugerido maior período de estudo no fragmento. Além disso, as leguminosas dominam os indivíduos de maior classe de diâmetro, indicando que foram os primeiros indivíduos da comunidade, quando o ambiente apresentava maior incidência solar e menos recursos para desenvolvimento de espécies mais exigentes. Os valores de ^{13}C nas folhas maduras das leguminosas fixadoras pode fundamentar o seu desempenho, bem como sua abundância e dominância em SDTF indicando que apresentam traços funcionais que caracteriza maior resistência ao estresse hídrico.

REFERÊNCIAS

- AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J.; OLIVERAS, I.; RIFAI, S.; FAUSET, S.; ADU-BREDU, S.; AFFUM-BAFFOE, K.; ... KRAFT, N. J. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. **Ecology letters**, v. 22, n. 5, p. 855-865, 2019.
- ADAMS, M. A.; SIMON, J.; PFAUTSCH, S. Woody legumes: a (re) view from the South. **Tree Physiology**, v. 30, n. 9, p. 1072-1082, 2016.
- ALLEN, K.; DUPUY, J. M.; GEI, M. G.; HULSHOF, C.; MEDVIGY, D.; PIZANO, C., ... WARING, B. G. WILL seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 2, p. 023001, 2017.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 1-20, 2016.
- BARRON, A. R.; PURVES, D. W.; HEDIN, L. O. Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. **Oecologia**, v. 165, n. 2, p. 511-520, 2011.
- BECKNELL, J. M.; KUCEK, L. K.; POWERS, J. S. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 88-95, 2012.
- BONAL, D.; BURBAN, B.; STAHL, C.; WAGNER, F.; HÉRAULT, B. The response of tropical rainforests to drought—lessons from recent research and future prospects. **Annals of forest science**, v. 73, n. 1, p. 27-44, 2016.
- CRAVEN, D. HALL, J. S.; ASHTON, M. S.; BERLYN, G. P. Water-use efficiency and whole-plant performance of nine tropical tree species at two sites with contrasting water availability in Panama. **Trees**, v. 27, n. 3, p. 639-653, 2013.
- CHAVES, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global change biology**, v.20, n. 10, p. 3177-3190. 2009.
- CHAO, A.; GOTELLI, N. J.; HSIEH, T. C.; SANDER, E. L.; MA, K. H.; COLWELL, R. K.; ELLISON, A. M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological monographs**, v. 84, n. 1, p. 45-67, 2014. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- COLWELL, R. K.; CHAO, A.; GOTELLI, N. J.; LIN, S. Y.; MAO, C. X.; CHAZDON, R. L.; LONGINO, J. T. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of plant ecology**, v. 5, n. 1, p. 3-21, 2012. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>.
- CAMPO, J.; MERINO, A. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. **Global change biology**, v. 22, n. 5, p. 1942-1956, 2016.
- CORDELL, S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; VITOUSEK, P. M. Regulation of leaf life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two

- extremes of a long chronosequence in Hawaii. **Oecologia**, v. 127, n. 2, p. 198-206, 2001.
- DAVIDSON, E. A., REIS DE CARVALHO, C. J., VIEIRA, I. C., FIGUEIREDO, R. D. O., MOUTINHO, P., YOKO ISHIDA, F., ... & TUMA SABÁ, R. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. **Ecological applications**, v. 14, n. sp4, p. 150-163, 2004.
- DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**. v. 353, p.1383–1387. 2016.
- ENGELBRECHT, B. M. J.; COMITA, L. S.; CONDIT, R.; KURSAR, T.A.; TYREE, M.T.; TURNER, B.L.; HUBBELL, S. P. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. **Nature**, v. 447, n. 7140, p. 80-82, 2007.
- FONTI, P.; SOLOMONOFF, N.; GARCÍA-GONZÁLEZ, I. Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation. **New Phytologist**, v. 173, n. 3, p. 562-570, 2007.
- FOX, J.; WEISBERG, S. **An R companion to applied regression**. Sage publications, 2018.
- FRANCESCANTONIO, D.; VILLAGRA, M.; GOLDSTEIN, G.; CAMPANELLO, P. I. Drought and frost resistance vary between evergreen and deciduous Atlantic Forest canopy trees. **Functional Plant Biology**, v. 47, n. 9, p. 779-791, 2020.
- FU, P. L.; JIANG, Y. J.; WANG, A. Y.; BRODRIBB, T. J.; ZHANG, J. L.; ZHU, S. D.; CAO, K. F. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. **Annals of botany**, v. 110, n. 1, p. 189-199, 2012.
- GEI, M.; ROZENDAAL, D. M.; POORTER, L.; BONGERS, F.; SPRENT, J. I.; GARNER, M. D., ... POWERS, J. S. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 7, p. 1104-1111, 2018.
- HEINEMAN, K. D.; TURNER, B. L.; DALLING, J. W. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. **New Phytologist**, v. 211, n. 2, p. 440-454, 2016.
- HESCHEL, M. S.; RIGINOS, C. Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). **American journal of botany**, v. 92, n. 1, p. 37-44, 2005.
- HOBBIE, S. E. Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 6, p. 357-363, 2015.
- HÖGBERG, P. Tansley review. No 95 - N-15 natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, London, v. 137, n. 2, p. 179-203. 1997
- HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version, v. 2, n. 8, p. 1-18, 2016. <https://cran.r-project.org/web/packages/iNEXT/iNEXT.pdf>
- INMET (2020). Instituto Nacional de meteorologia. Web site. [online]: <https://www.gov.br/agricultura/pt->

<br/assuntos/inmet?r=estacoes/estacoesAutomaticas>.

ISHIDA, A.; HARAYAMA, H.; YAZAKI, K.; LADPALA, P.; SASRISANG, A.; KAEWPAKASIT, K.; PANUTHAI, S.; STAPORN, D.; MAEDA, T.; GAMO, M.; DILOKSUMPUN, S.; PUANGCHIT, L.; ISHIZUKA, M. Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand. **Tree Physiology**, v. 30, n. 8, p. 935-945, 2010.

ISLAM, M.; RAHMAN, M.; BRÄUNING, A. Long-term wood anatomical time series of two ecologically contrasting tropical tree species reveal differential hydraulic adjustment to climatic stress. **Agricultural and forest meteorology**, v. 265, p. 412-423, 2019.

LÊ, S.; JOSSE, J.; HUSSON, F. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. **Journal of statistical software**, v. 25, n. 1, p. 1-18, 2008.

LEIGH, A.; SEVANTO, S.; CLOSE, J.; NICOTRA, A. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 2, p. 237-248, 2017.

LI, S.; CADOTTE, M. W.; MEINERS, S. J.; HUA, Z.; JIANG, L.; SHU, W. Species colonisation, not competitive exclusion, drives community overdispersion over long-term succession. **Ecology Letters**, v. 18, n. 9, p. 964-973, 2015.

MAIA, V. A.; DE AGUIAR-CAMPOS, N.; DE SOUZA, C. R.; FAGUNDES, N. C. A.; SANTOS, A. B. M.; PAIS, A. D. J. R.; ... & DOS SANTOS, R. M. Temporal shifts on tree species niches: how do they affect species dynamics and community diversity? **Plant Ecology**, v. 221, n. 1, p. 25-39, 2020.

MATÍAS, L. et al. Evidence for plant traits driving specific drought resistance. A community field experiment. **Environmental and Experimental Botany**, v. 81, p. 55-61, 2012.

MARTÍNEZ-CABRERA, H. I., JONES, C. S., ESPINO, S.; SCHENK, H. J. Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 8, p. 1388-1398, 2009.

MAZA-VILLALOBOS, S.; ACKERLY, D. D.; OYAMA, K.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Phylogenetic trajectories during secondary succession in a Neotropical dry forest: Assembly processes, ENSO effects and the role of legumes. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 43, p. 125513, 2020.

MENGE, D. N. L.; CHAZDON, R. L. Higher survival drives the success of nitrogen-fixing trees through succession in Costa Rican rainforests. **New Phytologist**, v. 209, n. 3, p. 965-977, 2016.

MILES, L.; NEWTON, A. C.; DEFRIES, R. S.; RAVILIOUS, C.; MAY, I.; BLYTH, S.; GORDON, J. E. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

MULEDI, J.; BAUMAN, D.; JACOBS, A.; MEERTS, P.; SHUTCHA, M.; & DROUET, T. Tree growth, recruitment, and survival in a tropical dry woodland: The importance of soil and functional identity of the neighbourhood. **Forest Ecology and Management**, v. 460, p. 117894, 2020.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. (Ecology of tropical dry forest. Annual Review. **Ecology Systematic**, v. 17, p. 67-88, 1986.

NEVES, N. M. **Regeneração natural e ciclagem de nutrientes em fragmento de floresta estacional dominado por Fabaceae em Alegre, ES**. 2018. Dissertação (MesTRADO EM Ciências Florestais) –Universidade Federal do Espírito Santo, ES. Jerônimo Monteiro, 2018.

NEVES, N. M.; PAULA, R. R.; ARAUJO, E. A.; GORSANI, R. G.; ABREU K. M. P.; KUNZ, S. H. Contribution of legume and non-legume trees to litter dynamics and C-N-P inputs in a secondary seasonally dry tropical forest. **Iforest**, v. 0, p. 1-8, 2021

NICOTRA, A. B.; DAVIDSON, A. Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. **Functional Plant Biology**, v. 37, n. 2, p. 117-127, 2010.

OLADI, R.; BRÄUNING, A.; POURTAHMASI, K. “Plastic” and “static” behavior of vessel-anatomical features in Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in view of xylem hydraulic conductivity. **Trees**, v. 28, n. 2, p. 493-502, 2014.

PASCHOA, L. L.; ABREU, K. M. P. D.; SILVA, G. F. D.; DIAS, H. M.; MACHADO, L. A.; SILVA, R. D. D. Estágio sucessional de uma floresta estacional semidecidual secundária com distintos históricos de uso do solo no sul do Espírito Santo. **Rodriguesia**, 2019, v.70.

PENNINGTON, R. T.; LEHMANN, C. E. R.; ROWLAND, L. M. Tropical savannas and dry forests. **Current Biology**, v. 28, n. 9, p. R541-R545, 2018.

POORTER, L.; BONGERS, F.; AIDE, T. M.; ZAMBRANO, A. M. A.; BALVANERA, P.; BECKNELL, J. M., ... ROZENDAAL, D. M. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211, 2016.

RAHMAN, M.; ISLAM, M.; BRÄUNING, A. Local and regional climatic signals recorded in tree-rings of *Chukrasia tabularis* in Bangladesh. **Dendrochronologia**, v. 45, p. 1-11, 2017.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020. <https://www.R-project.org/>.

REICH, P. B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.

RITA, A.; BORGHETTI, M.; TODARO, L.; SARACINO, A. Interpreting the climatic effects on xylem functional traits in two Mediterranean oak species: the role of extreme climatic events. **Frontiers in plant science**, v. 7, p. 1126, 2016.

RÜGER, N.; COMITA, L. S.; CONDIT, R.; PURVES, D.; ROSENBAUM, B.; VISSER, M. D.; ... & WIRTH, C. Beyond the fast–slow continuum: demographic dimensions structuring a tropical tree community. **Ecology Letters**, v. 21, n. 7, p. 1075-1084, 2018.

SEIBT, U.; RAJABI, A.; GRIFFITHS, H.; BERRY, J. A. Carbon isotopes and water use efficiency: sense and sensitivity. **Oecologia**, v. 155, n. 3, p. 441-454, 2008.

- SIDDIQUE, I. et al. Dominance of legume trees alters nutrient relations in mixed species forest restoration plantings within seven years. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 88, n. 1, p. 89-101, mar. 2008.
- SOUZA, L. Q.; FREITAS, A. D. S.; SAMPAIO, E. V. D. S. B.; MOURA, P. M.; MENEZES, R. S. C. How much nitrogen is fixed by biological symbiosis in tropical dry forests? 1. Trees and shrubs. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 2, n. 94, p. 171-179, 2012.
- SOUZA, B. C.; OLIVEIRA, R. S.; ARAÚJO, F. S.; LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 66, n. 1, p. 021-032, 2015
- SOUZA, C. R.; SANTOS, A. B. M.; MAIA, V. A.; PAULA, G. G. P. D.; FAGUNDES, N. C. A.; COELHO, P. A.; SANTOS, R. M. D. Seasonally dry tropical forest temporal patterns are marked by floristic stability and structural changes. **CERNE**, v. 27, 2021.
- SOUZA, S. R.; VELOSO, M. D.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; SILVA, J. O., SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A.; E BRITO, B. G. S.; FERNANDES, G. W. Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 35, 2019.
- SWENSON, N. G.; ENQUIST, B. J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 3, p. 451-459, 2007.
- TAYLOR, C.; GOMES, M.; ZAPPI, D. *Psychotria*. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB14228>>. Acesso em 20 out 2019.
- VARGAS, G.; WERDEN, L. K.; POWERS, J. S. Explaining legume success in tropical dry forests based on seed germination niches: a new hypothesis. **Biotropica**, v. 47, n. 3, p. 277-280, 2015
- VASCONCELOS, S. S.; ZARIN, D. J.; ARAÚJO, M. M.; DE SOUZA, M. I. Aboveground net primary productivity in tropical forest regrowth increases following wetter dry-seasons. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 82-87, 2012.
- VENEGAS-GONZÁLEZ, A.; VON ARX, G.; CHAGAS, M. P.; FILHO, M. T. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species in response to intra-seasonal climate variability. **Trees**, v. 29, n. 2, p. 423-435, 2015.
- VITARELLI, N. C.; RIINA, R.; CASSINO, M. F.; MEIRA, R. M. S. A. Trichome-like emergences in Croton of Brazilian highland rock outcrops: Evidences for atmospheric water uptake. **Perspectives in plant ecology, evolution and systematics**, v. 22, p. 23-35, 2016.
- ZILLI, M. T., CARVALHO, L. M., LIEBMANN, B., & SILVA DIAS, M. A. A comprehensive analysis of trends in extreme precipitation over southeastern coast of Brazil. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 5, p. 2269-2279, 2017.
- WRIGHT, I. J. Reich, P. B.; Westoby, M.; Ackerly, D. D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; ... & Villar, R. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

CAPÍTULO II

TRAÇOS DAS LEGUMINOSAS NOS INPUTS DE NUTRIENTES E CARBONO NA DECOMPOSIÇÃO DA SERAPILHEIRA EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA

TRAÇOS DAS LEGUMINOSAS NO INPUTS DE NUTRIENTES E CARBONO NA DECOMPOSIÇÃO DA SERAPILHEIRA EM UMA FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA

RESUMO

Poucos estudos investigam os traços dos grupos funcionais (leguminosas e não leguminosas) em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF). Pouco se sabe sobre o papel dos grupos na dinâmica da serapilheira, nutrientes e decomposição. O objetivo do estudo foi quantificar a variação da produção mensal de serapilheira, os aportes sazonais de carbono, nitrogênio e fósforo na serapilheira foliar, bem como estimar o índice de cobertura de copa, as taxas de decomposição da serapilheira da comunidade e dos grupos funcionais em um fragmento de SDTF, após meio século de sucessão secundária. Em cada uma das 11 parcelas, foram instalados cinco coletores circulares (0,196 m² de área). As coletas foram realizadas mensalmente por dois anos (a partir de outubro de 2017 a setembro de 2019). Folhas de espécies leguminosas e não leguminosas foram separadas mensalmente e realizada as análises dos nutrientes a cada três meses (estações). A cobertura de copa foi estimada a partir de fotos hemisféricas. Diferenças entre a serapilheira acumulada no piso florestal e a serapilheira aportada (ano de 2019) foram usadas para estimar a taxa de decomposição. Foi estimada a taxa de decomposição para leguminosas e não leguminosas por meio do método de "Litterbag". O aporte da serapilheira foi maior nos meses de agosto e setembro, coincidindo com o final do período de menor precipitação nos dois anos. O índice de cobertura de copa acompanhou a queda das folhas sendo 1,5 menor durante o período seco em relação ao chuvoso, em média. As leguminosas aportaram 23%, 33% e 22% a mais de N, P e C, respectivamente do que as não leguminosas em média nos dois anos. O índice de decomposição anual da comunidade foi de 2,4. Assim, sugere-se que a precipitação interfere no aporte de serapilheira e índice de cobertura de copa em SDTF em consequência das quedas das folhas com déficit hídrico e que embora as leguminosas contribuam para os inputs de nutrientes é observado que o material das leguminosas apresentam lenta taxa decomposição comparada com o grupo de não leguminosas.

Palavras-chave: Fabaceae; Nitrogênio; Índice de Cobertura de Copa; Grupo funcional.

Traces of leguminous in nutrient inputs and carbon from litter decomposition in a seasonally dry tropical forest

ABSTRACT

Few studies investigate the traits of functional groups (legumes and non-legumes) in Seasonally Dry Tropical Forests (SDTF). Little is known about the role of groups in litter dynamics, nutrients and decomposition. The objective of the study was to quantify the variation of monthly litter production, the seasonal inputs of carbon, nitrogen and phosphorus in the leaf litter, as well as to estimate the canopy cover index, the litter decomposition rates of the community and of the functional groups in a fragment of SDTF, after half a century of secondary succession. In each of the 11 plots, five circular collectors (0.196 m² of area) were installed. Collections were carried out monthly for two years (from October 2017 to September 2019). Leaves of leguminous and non leguminous species were separated monthly and nutrient analyzes were performed every three months (seasons). Canopy coverage was estimated from hemispherical photos. Differences between litter accumulated on the forest floor and litter contributed (year 2019) were used to estimate the rate of decomposition. The decomposition rate for legumes and non-legumes was estimated using the "Litterbag" method. The litter contribution was higher in the months of August and September, coinciding with the end of the period of lowest rainfall in both years. The canopy coverage index followed the leaf fall, being 1.5 lower during the dry period in relation to the rainy season, on average. Legumes contributed 23%, 33% and 22% more N, P and C, respectively, than non-legumes on average in the two years. The community's annual decomposition index was 2.4. Thus, it is suggested that precipitation interferes with litter contribution and canopy coverage index in SDTF as a result of leaf fall with water deficit and that although legumes contribute to nutrient inputs, it is observed that the legume material presents slow decomposition rate compared to the non-legume group.

Keywords: Fabaceae; Nitrogen; Cup Coverage Index; Functional group.

1. INTRODUÇÃO

Grupos funcionais são formados por espécies que apresentam traços morfo-fisio-fenológico que impactam o funcionamento dos ecossistemas (VIOLLE et al., 2007; REICH 2014). O papel desses grupos na dinâmica florestal vem sendo amplamente debatido nas últimas décadas, especialmente sobre sua função nos ambientes com condições ambientais severas (GRIME et al., 1979; REICH 2014; AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). A produtividade e ciclagem de nutrientes são afetadas de acordo com os grupos funcionais predominantes nesses ambientes (CHAVES et al., 2010; WAGNER et al., 2016; MACHADO et al., 2021). Espécies com diferentes traços funcionais podem coexistir em condições ambientais severas de variadas formas (SOUZA et al., 2015; MAZA-VILLALOBOS et al., 2020).

As Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (SDTF) são ecossistemas que apresentam elevada sazonalidade climática e pouco se conhece a respeito dos traços funcionais das espécies que afetam o seu funcionamento (MAIA et al., 2020). A perda das espécies com determinado traço funcional pode trazer efeitos negativos aos serviços ecossistêmicos, uma vez que pode reduzir a produção da biomassa e alterar a decomposição da matéria orgânica, ciclagem de nutrientes, estoque e sequestro de Carbono (BECKNELL et al., 2012; WAGNER et al., 2016). Nestes ecossistemas estão presentes espécies perenes que no período seco apresentam alta longevidade foliar e transpiração, e espécies decíduas que perdem suas folhas e tem baixa taxa de transpiração numa estação seca desfavorável (CHABOT; HICKS 1982).

O fato de perder folhas, por sua vez, faz com que o material vegetativo dessas espécies domine a camada de serapilheira no solo (NEVES et al., 2021). Nesse sentido, a ciclagem de nutrientes via serapilheira exerce um importante papel no funcionamento florestal, sendo afetado por fatores bióticos e abióticos. Em SDTF, cerca de 40% da produtividade é em virtude da queda da serapilheira (CHAVES et al., 2010; MACHADO et al., 2021). As folhas são apontadas como o principal componente da serapilheira, com mais de 70% nas SDTF (SOUZA et al., 2019; NEVES et al., 2021). Assim, a serapilheira foliar se destaca como a principal via de

transferência de C, P e N acima do solo (OLIVEIRA et al., 2019; MACHADO et al., 2021), sendo importante atributo nestes ecossistemas.

Diversos fatores atuam nos inputs de nutrientes nos ecossistemas florestais. Características do solo, clima (precipitação e temperatura), micro-habitat, fitofisionomia, idade, estrutura e composição do ecossistema influenciam na dinâmica florestal (SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013; MAZAVILLALOBOS et al., 2020). Estudos apresentam o efeito da diversidade de espécies e características estruturais no ambiente (CHAVES et al., 2010; MARTINELLI et al., 2017; MACHADO et al., 2021) e na produção de serapilheira (HOOGMOED et al., 2014; WINBOURNE et al., 2018). Outro aspecto relevante é sazonalidade hídrica impostas nas SDTF, uma vez que afeta a fenologia das árvores, produção de serapilheira e alteram taxa de decomposição devido a atividade microbiana do solo (MALHI et al., 2015; NEVES et al., 2021). Portanto, estudos que elevam a quantidade de informações sobre a funcionalidade das espécies nos inputs dos nutrientes em relação a sazonalidade hídrica, bem como sobre o paradoxo existente da fixação de N ser facultativa no ecossistema, torna-se primordial para compreensão da dinâmica da vegetação em SDTF (BATTERMAN et al., 2013; HEDIN et al., 2009).

Neste contexto, a abundância e dominância das leguminosas com capacidade de fixar N pode afetar as propriedades do ecossistema nas SDTF (NEVES et al., 2021). As leguminosas, predominante nos ecossistemas tropicais, são pertencentes a família Fabaceae, que é um grupo funcional de elevada representatividade nas SDTF, principalmente nas fases iniciais de sucessão florestal (SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013), por serem etapas que apresentam alta radiação solar e déficit hídrico, além de solos pobres de nutrientes (LI et al., 2015; ADAMS et al., 2016). Assim, o aporte e decomposição dos nutrientes neste ecossistema podem ser influenciados pelo grupo funcional das leguminosas ao longo da sucessão (MAZAVILLALOBOS et al., 2020; MACHADO et al., 2021). Efeitos positivo na fixação de N na produção de serapilheira foi observado em alguns estudos (HOOGMOED et al., 2014; WINBOURNE et al., 2018), e as leguminosas tem apresentado características funcionais que garantem seu sucesso em ambientes secos, auxiliando na sucessão, produtividade e funcionamento das SDTF (LI et al 2015; ADAMS et al., 2016; GEI et al., 2018).

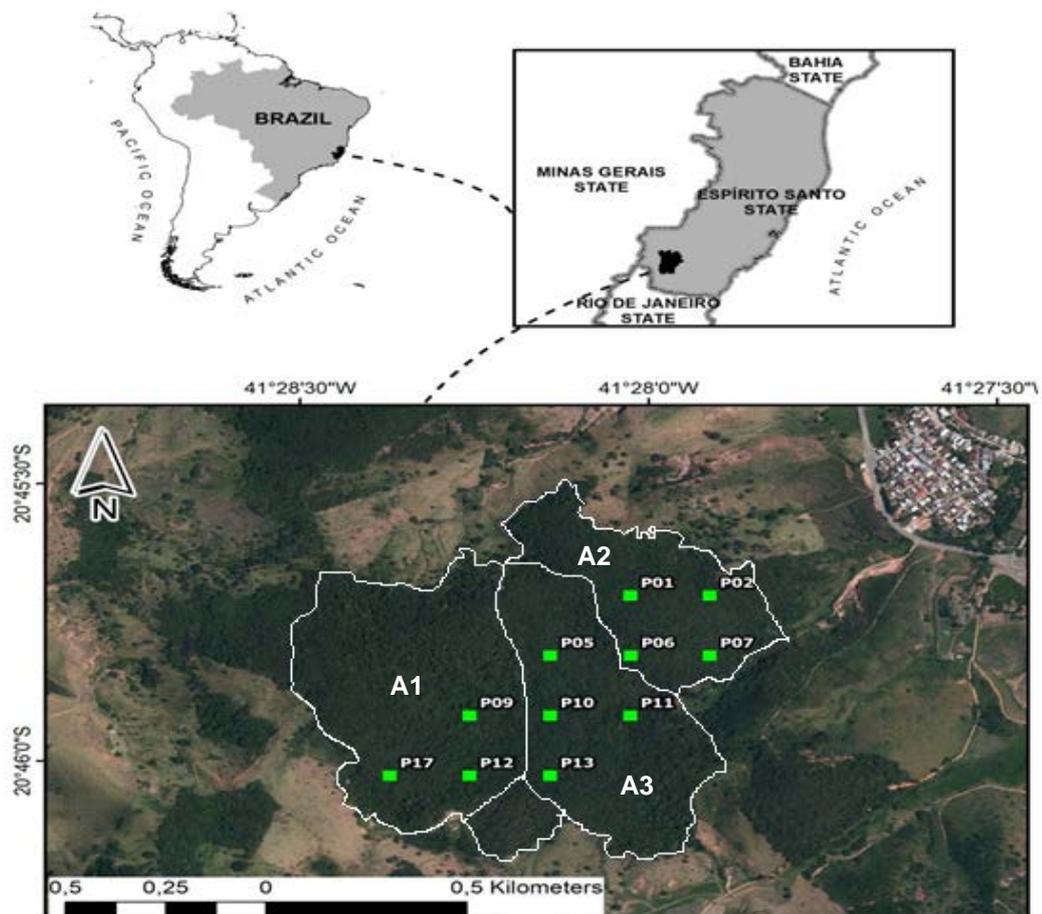
O conhecimento sobre os traços funcionais das espécies e a estrutura da vegetação que afetam o seu funcionamento (inputs e outputs dos nutrientes) em ambientes sazonais, pode auxiliar nas práticas de restauração. Estudos dos grupos/traços funcionais proporcionam melhor entendimento sobre inputs de nutrientes (N, P e C) no ecossistema e podem auxiliar na previsão de como os grupos contribuem na ciclagem dos nutrientes em nível de comunidade (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2019). Dessa forma, o presente estudo tem como objetivos investigar I) os padrões interanuais de produção e decomposição de serapilheira, e índice de cobertura de copa, II) os aportes sazonais de N, P e C no ecossistema pelos grupos funcionais e sua contribuição na decomposição da serapilheira em um fragmento secundário de SDTF após meio século de sucessão no sudeste do Brasil. As perguntas que norteiam são I) As leguminosas afetam a dinâmica da serapilheira e input de N, P e C e a taxa de decomposição em fragmentos secundários de SDTF? Acredita-se que as leguminosas podem afetar na dinâmica, decomposição e nos aportes de nutrientes em SDTF.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

A caracterização da área foi descrita no capítulo anterior, uma vez que foram utilizadas as mesmas unidades amostrais (Figura 2.1). Foram 11 parcelas (20 x 20m) distribuídas no fragmento, onde foram realizadas a coleta de serapilheira depositada, acumulada e índice de cobertura de copa e 6 parcelas para o estudo de decomposição foliar dos grupos funcionais.

Figura 2.1 – Esquema de localização das parcelas utilizadas no estudo (representadas pelo quadrado) no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que: Área 1 = Histórico de uso corte seletivo da madeira; Área 2 = Histórico de uso de cultivo de café; Área 3 = Histórico de uso de pastagem. Fonte: a autora

2.2 COLETA DE SERAPILHEIRA DEPOSITADA, DETERMINAÇÃO DE NUTRIENTES E EFEITOS DE DEGRADAÇÃO NOS GRUPOS FUNCIONAIS

A coleta da serapilheira teve início outubro do ano 2017 e finalizou em setembro de 2019. As coletas foram divididas no ano I (referente a coleta que iniciou em outubro de 2017 a setembro de 2018) e ano II (referente a coleta que iniciou em outubro de 2018 a setembro de 2019) (Figura 2.2 A). Nesse período, foi coletado a serapilheira depositada por meio de coletores circulares com área de aproximadamente 0,196 m² na altura de 50 cm do solo nas 11 parcelas, perfazendo 55 coletores no total (5 coletores em cada parcela), inseridos no estudo de Neves (2021) (Figura 2.2 B). Os coletores foram dispostos sistematicamente em zig-zag dentro de cada parcela (excluindo 5 m da borda da parcela, visando minimizar a influência da serapilheira das árvores externas). Estes foram confeccionados com tubos de PVC e tela de poliéster com malha extrafina (<0,5 mm). Após cada coleta, o material presente em cada coletor foi separado nas frações folhas e miscelânea, sendo seco em estufa com circulação forçada de ar (65 °C) até peso constante, e pesado para quantificar a produção total mensal e anual.

Posteriormente, a fração folhas foi separada entre árvores leguminosas (consistindo em uma mistura de folhas de espécies da família Fabaceae) e árvores não leguminosas (consistindo em uma mistura de folhas de todas as espécies não pertencentes à família Fabaceae) (Figura 2.2 C). A separação das folhas foi possível devido às diferenças no tamanho das folhas entre os grupos funcionais e por exsiccadas das espécies presentes na área. Após a separação, as diferentes frações foram secas a 60°C por três dias, com o material pesado em balança analítica. A massa de serapilheira contida em cada coletor foi estimada para uma escala de hectare.

Figura 2.2 – Coleta e triagem da serapilheira no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que: A) coleta da serapilheira depositada, B) coletor circular de serapilheira inserido no estudo, e C) Peneiras utilizadas para separação das folhas dos grupos de espécies. Fonte: a autora

Os teores de carbono, nitrogênio e fósforo foram determinados nas folhas para o conjunto de espécies leguminosas e não leguminosas. Para cada parcela, as folhas presentes nos coletores foram misturadas a cada três meses e moídas em moinho de facas do tipo willey com peneira de malha de 1 mm (20 mesh). Dessa forma as frações foliares foram analisadas por parcela a cada estação, sendo primavera (outubro – dezembro), verão (janeiro – março), outono (abril – junho) e inverno (julho – setembro) no período mencionado de 2017 a 2019.

Foram analisados os teores de N, P (Tedesco et al. 1995; Malavolta et al. 1989) e C (Kiehl 1985). O nitrogênio foi extraído por meio de digestão sulfúrica e determinado em destilador Kjeldahl, enquanto o fósforo foi extraído por meio de digestão nitroperclórica e determinado por espectrofotometria óptica. O carbono foi quantificado por meio do método da perda de massa seca por ignição. Inicialmente foi determinada a umidade da amostra após a secagem em estufa de circulação forçada a 65 °C e a 105 °C. A massa seca foi levada à mufla e aquecida até atingir a temperatura de 550 °C. A matéria orgânica total foi calculada conforme descrito em Kiehl (1985).

2.3 ÍNDICE DE COBERTURA DE COPA

O Índice de Cobertura de Copa (ICC) foi mensurado nas 11 parcelas em uma ocasião em cada estação do ano (primavera, verão, outono e inverno) no decorrer dos dois anos (início outubro do ano 2017 e finalizou em setembro de 2019). Para obtenção deste índice utilizou-se uma lente hemisférica “olho de peixe” acoplada a

um aparelho smartphone, conforme metodologia proposta por Tichý (2016). As leituras foram realizadas ao final de cada estação, preferencialmente durante o início da manhã. As fotografias foram feitas ao lado dos coletores de serapilheira instalado nas parcelas. As fotografias do dossel florestal foram tomadas tendo como referência a direção do norte magnético e respeitando o ângulo zênite (TICHÝ, 2016). O processamento da imagem foi feito no aplicativo GLAMA (Gap Light Analysis Mobile App).

2.4 SERAPILHEIRA ACUMULADA E CONSTANTE DECOMPOSIÇÃO

A serapilheira acumulada sobre o piso florestal foi coletada em todas as 11 parcelas. Em cada uma foram amostrados quatro pontos próximos aos coletores usados para o aporte de serapilheira, evitando locais com presença de formigueiros, rochas, trilhas de água e depressões do terreno. As amostras foram coletadas ao final do período chuvoso (abril/19) e seco (setembro/19) usando um gabarito de madeira (25 x 25 cm). Todo o material presente foi recuperado sendo, posteriormente, peneirado (malha de 2 mm) para remoção da maior parte do solo que poderia estar aderido ao material vegetal. Posteriormente foi colocado em estufa de circulação de ar a 65 °C, até atingirem massa constante, e pesado em balança analítica (0,001 g) para obtenção da massa seca. Esses dados da massa seca foram utilizados no cálculo do total de serapilheira acumulada sobre o piso da floresta por unidade de área (kg ha^{-1}). A estimativa indireta da taxa instantânea de decomposição (k), foi obtida para os semestres amostrados no acúmulo de serapilheira, conforme Olson (1963) (Equação 1). Para a decomposição de 50% do material foi calculado usando um fator de 0,693 dividido por k (Shanks e Olson, 1961) (Equação 2).

$$K = L / X_{ss} \quad (\text{Eq. 1})$$

$$T_{50\%} = 0,693 / K \quad (\text{Eq. 2})$$

Onde: K = é a constante de decomposição; L = produção semestral de serapilheira (kg ha^{-1}); e X_{ss} = é a média do acúmulo de serapilheira no solo (kg ha^{-1}).

2.5 DECOMPOSIÇÃO FOLIAR DOS GRUPOS FUNCIONAIS

Para o estudo da decomposição da serapilheira foliar dos grupos de leguminosas e não leguminosas, foi realizado o método de bolsas de decomposição (Litterbag) proposto por Bockock e Gilbert (1957). Foram confeccionadas 132 bolsas de decomposição, com medidas de 25 x 25 cm. O material vegetal foliar que foi utilizado para preenchimento das bolsas de decomposição foi obtido pela coleta descrita no estudo (referente a estação inverno do ano de 2019). O material foi submetido a secagem em estufa de circulação de ar a 65 °C por 72 horas e, após a secagem, foi acondicionado nas bolsas de decomposição, na proporção de 15 g de material/bolsa referente ao material do grupo de leguminosa e não leguminosa. Após o preparo das bolsas de decomposição, estas foram instaladas em seis parcelas, em que representavam visualmente características similares das demais. As bolsas foram instaladas sistematicamente sobre o piso florestal no centro de cada parcela na proporção de 12 bolsas/parcela (6 bolsas com material de leguminosa e 6 bolsas com material de não leguminosa).

Para determinação da constante de decomposição, as bolsas foram coletadas em 30, 60, 90, 150, 210 e 270 dias após sua instalação, sendo coletadas uma bolsa/parcela por cada divisão de grupo funcional, totalizando 12 bolsas/período. Após a cada coleta, as bolsas foram transportadas em sacolas plásticas até o Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal do Departamento de Ciências Florestais e da Madeira/CCAUE-UFES, onde passaram por um processo de limpeza, com o auxílio de pinça e pincel para a retirada de material como raízes, insetos, solo, ou outro material não proveniente da fração foliar. Em seguida, o material foi submetido a secagem em estufa de circulação de ar forçada a 65 °C, por 72 horas, e posterior foi pesado em balança analítica de precisão (0,001 g). Os valores de peso de massa para a estimativa indireta da taxa instantânea de decomposição (k), foi obtida conforme Olson (1963) (Equação 3):

$$X_t / X_0 = e^{-kt} \quad (\text{Eq. 3})$$

Onde: X_t = peso seco do material remanescente em cada período de coleta (g); X_0 = peso seco inicial do material (g); t = intervalo de tempo de decomposição (dias); e = base dos logaritmos naturais; k constante de decomposição.

2.6 ANÁLISE DOS DADOS

As parcelas são localizadas em uma floresta natural, que possuem variabilidade intrínseca na estrutura da floresta e nas condições ambientais. Para verificar a contribuição dos grupos funcionais para o fornecimento de serapilheira e nutrientes optou-se por usar o teste Man-Whitney Rank Sun para dados não normais. A normalidade foi avaliada usando o teste de Shapiro-Wilk, e a homogeneidade da variância pelo teste de Lavene ($p < 0,05$), no Sigmaplot 13.0 (Systat, 2014) usando um valor de limiar estatístico de $P = 0,05$.

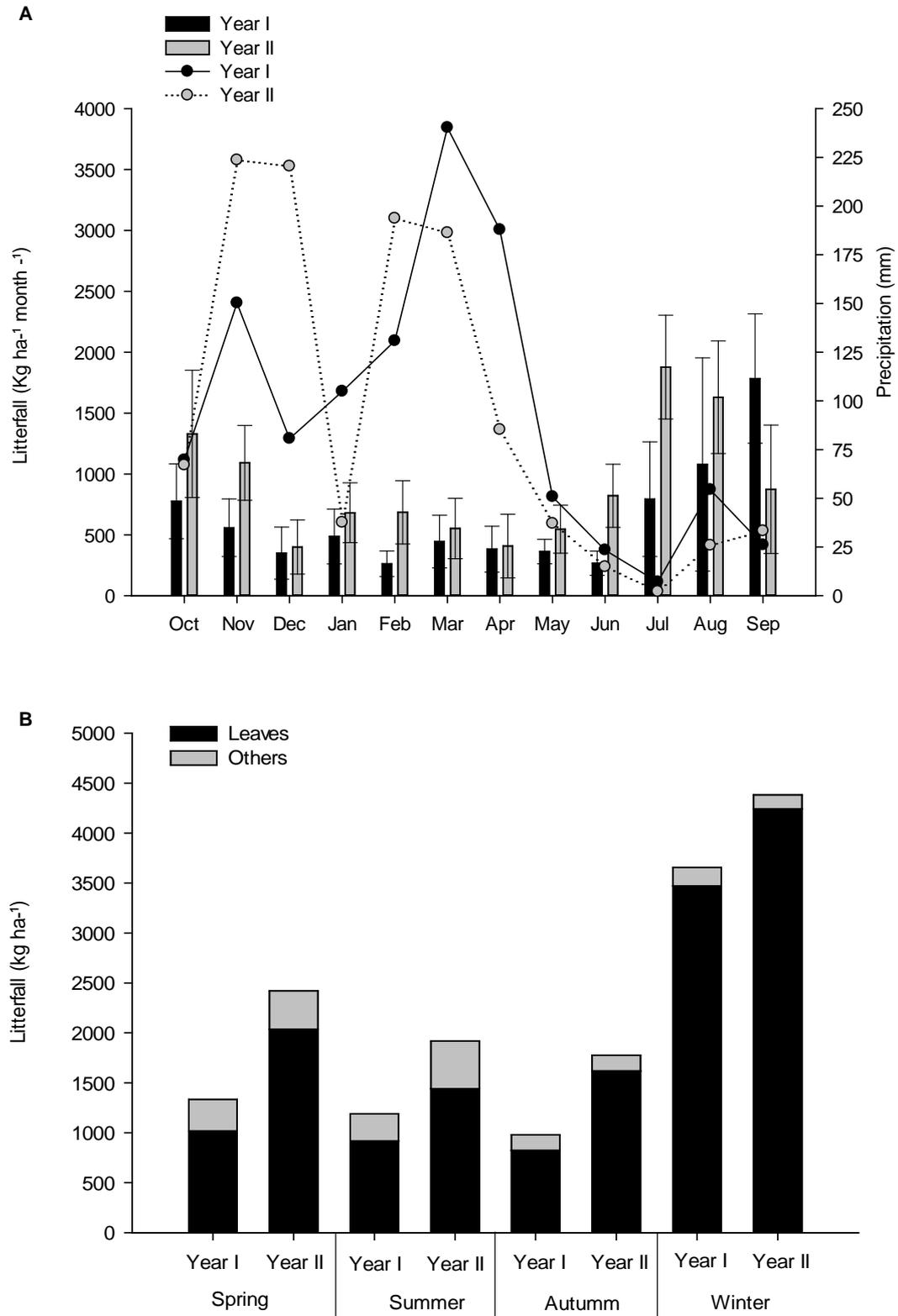
3. RESULTADOS

3.1. PADRÃO GERAL DA SERAPILHEIRA

As produções anuais de serapilheira aportada foram 7.169,7 e 10.496,7 kg ha⁻¹ nos anos I e II, com a produção de serapilheira na estação seca (abril a setembro) de 4.634,5 e 6.157,3 kg ha⁻¹, respectivamente. Neste período a produção foi 1,8, e 1,4 vezes maior que no período chuvoso em que houve pouca variação na produção, situando-se em torno de 500 kg ha⁻¹ mês⁻¹ e 800 kg ha⁻¹ mês⁻¹. A maior produção da serapilheira nos dois anos coincidiu com evento de seca na estação de inverno que ocorre no mês de julho, em que a precipitação foi menor que 10 mm (Figura 2.3A). A fração folha teve a maior contribuição no total da serapilheira depositada, em que contribui 88 e 89% do total da serapilheira ao longo de cada ano respectivamente (6.228,9 kg ha⁻¹ no ano I e 9.340,1 kg ha⁻¹ ano II). A fração miscelânea foi de 929,9 e 1.155,8 kg ha⁻¹ no verão nos respectivos anos (Figura 2.3B).

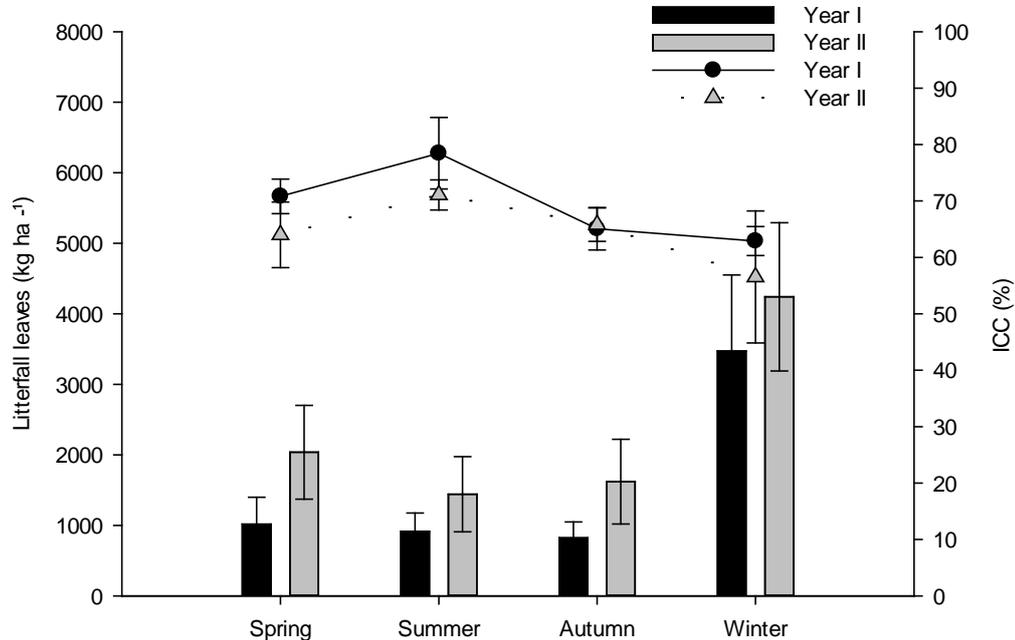
A produção sazonal de serapilheira foi padrão oposto as mudanças na cobertura do dossel e ao regime de precipitação ao longo dos anos (Figura 2.4). Os valores médios de índice de cobertura de copa foram no ano I 71%, 78%, e 65% e no ano II foram 64%, 71%, e 65% na primavera, verão e outono respectivamente. Porém, a cobertura do dossel diminuiu na estação inverno e teve os valores médios de 62% e 56% nos respectivos anos, em que a precipitação acumulada foi 40 e 20 mm. Assim, o índice de cobertura de copa foi 1,5 em média menor no inverno e coincide com o aumento de cerca de três vezes a mais na produção de serapilheira.

Figura 2.3 – Variação sazonal do aporte de serapilheira (média \pm DP, n = 11) ao longo de dois anos no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que: Barras verticais é a produção de serapilheira, e linhas é taxa de precipitação (linha solidada ano I e linha pontilhada ano II). A) Produção de serapilheira total no ano I (2018) e ano II (2019) e a precipitação mensal. B) Quantidade de folhas e miscelânias na serapilheira total depositada nos coletores ao longo das estações nos dois anos do estudo. Fonte: a autora.

Figura 2.4 – Variação sazonal do aporte de serapilheira foliar e do índice de cobertura (\pm DP, $n = 11$) nos dois anos no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Onde: Barra indicam a produção de folhas e as linhas o índice de cobertura copa. Fonte: a autora

A serapilheira acumulada no solo da floresta foi maior no período seco que no chuvoso, com 5.801,4 e 3.557,3 kg ha⁻¹, respectivamente, e a média anual foi de 9.358,8 kg ha⁻¹. A constante de decomposição variou de 0,47 e 1,22 nos períodos secos e chuvoso, respectivamente. O tempo médio de decomposição anual foi de 0,32 com 113 dias para decompor a metade da serapilheira acumulada no solo da floresta (Tabela 2.1).

Tabela 2.1 – Valores médios (\pm DP $n = 11$) de produção de serapilheira e serapilheira acumulada no solo da floresta, constante de decomposição e meia-vida estimada para serapilheira em parcelas experimentais na estação chuvosa e seca em 2019. Em que DP: Desvio padrão.

Variables	Dry season	Rain season	Total
	(apr-sep)	(oct-mar)	
Litterfall (kg ha ⁻¹)	6157,3(\pm 1209,4)	4339,4(\pm 1038,0)	10496,7(\pm 1204,2)
Litter	5801,5(\pm 3076,5)	3557,3(\pm 1139,3)	9358(\pm 1707,6)
Decomposition constant	1,0	1,2	2,2
T50%	0,6	0,6	0,3
Half life (days)	233,6	224,9	113,0

Fonte: a autora

3.2 CONTRIBUIÇÃO DOS GRUPOS FUNCIONAIS NA DINÂMICA DA SERAPILHEIRA E NOS INPUTS DE N, P E C

As entradas sazonais de serapilheira entre os grupos funcionais foram diferentes ao longo das estações nos dois anos (Tabela 2.2). Nos meses secos (abril a setembro) as leguminosas aportaram aproximadamente 2,5 vezes mais que as não leguminosas 2.291,6 kg ha⁻¹ (ano I) e 3290 kg ha⁻¹ (ano II) versus 2.003,4 kg ha⁻¹ (ano I) e 2.570,3 kg ha⁻¹ (ano II), respectivamente. As entradas anuais nos dois anos de serapilheira do grupo funcional de leguminosas foram no total 22% a mais e nos meses secos foi 23% a mais que as não leguminosas.

As entradas sazonais de N, C e P são frequentemente maiores nas folhas das leguminosas do que não leguminosa ao longo das estações nos dois anos. Houve diferença nas quantidades de nutrientes para os dois grupos, porém teve variação de significância entre as estações (Tabela 2.2). Foi observado que o grupo das leguminosas fornecem 11%, 52% e 18% a mais de N, P e C, respectivamente do que as não leguminosas no ano I e 31%, 22% e 25% a mais no ano II. Em geral, o segundo ano do presente estudo os grupos funcionais contribuíram mais nos inputs de N, P e C. A relação C/N variou 8,14 e 6,91 (primavera) 7,39 e 5,21 (verão) 6,95 e 6,35 (outono) 7,76 e 7,06 (inverno) média total nos respectivos anos.

Tabela 2.2 – Valores médios (\pm DP n = 11) de produção de serapilheira foliar e nutrientes para os grupos funcionais, em parcelas experimentais nas estações no ano I e ano II no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.

Year	Station (acc. precipitation)	Functional group	Litterfall leaves	N	C	P	C/N
			kg ha ⁻¹	kg ha ⁻¹	kg ha ⁻¹	kg ha ⁻¹	
I	Spring (267,8 mm)	Leg	530,6 (\pm 104,5) a	13,5(\pm 3,1) a	90,3(\pm 26,2) a	0,7(\pm 0,2) a	7,1
		N-leg	486,3(389,9) a	9,5(\pm 7,3) a	79,2(\pm 55,0) a	0,4(\pm 0,3) a	9,2
	Summer (475,8 mm)	Leg	619,8(253,8) a	14,2(\pm 3,1) a	116,9(\pm 78,9) a	0,7(\pm 0,2) a	8,1
		N-leg	296,7(\pm 191,3) b	6,4(\pm 7,3) b	40,9(\pm 28,3) b	0,3(\pm 0,2) b	6,7
	Autumn (262,0 mm)	Leg	527,1(\pm 223,9) a	5,9(\pm 4,3) a	70,5(\pm 34,1) a	0,4(\pm 0,2) a	6,8
		N-leg	297,0(\pm 159,9) b	11,9(\pm 3,1) b	38,9(\pm 20,4) b	0,2(\pm 0,1) b	7,1
	Winter (80,4 mm)	Leg	1706,8(\pm 969,5) a	30,4(\pm 14,7) a	196,9(\pm 80,1) a	0,5(\pm 0,3) a	6,8
		N-leg	1764,4(\pm 769,5) a	29,7(\pm 17,7) a	241,5(\pm 130,8) a	0,6(\pm 0,4) b	8,7

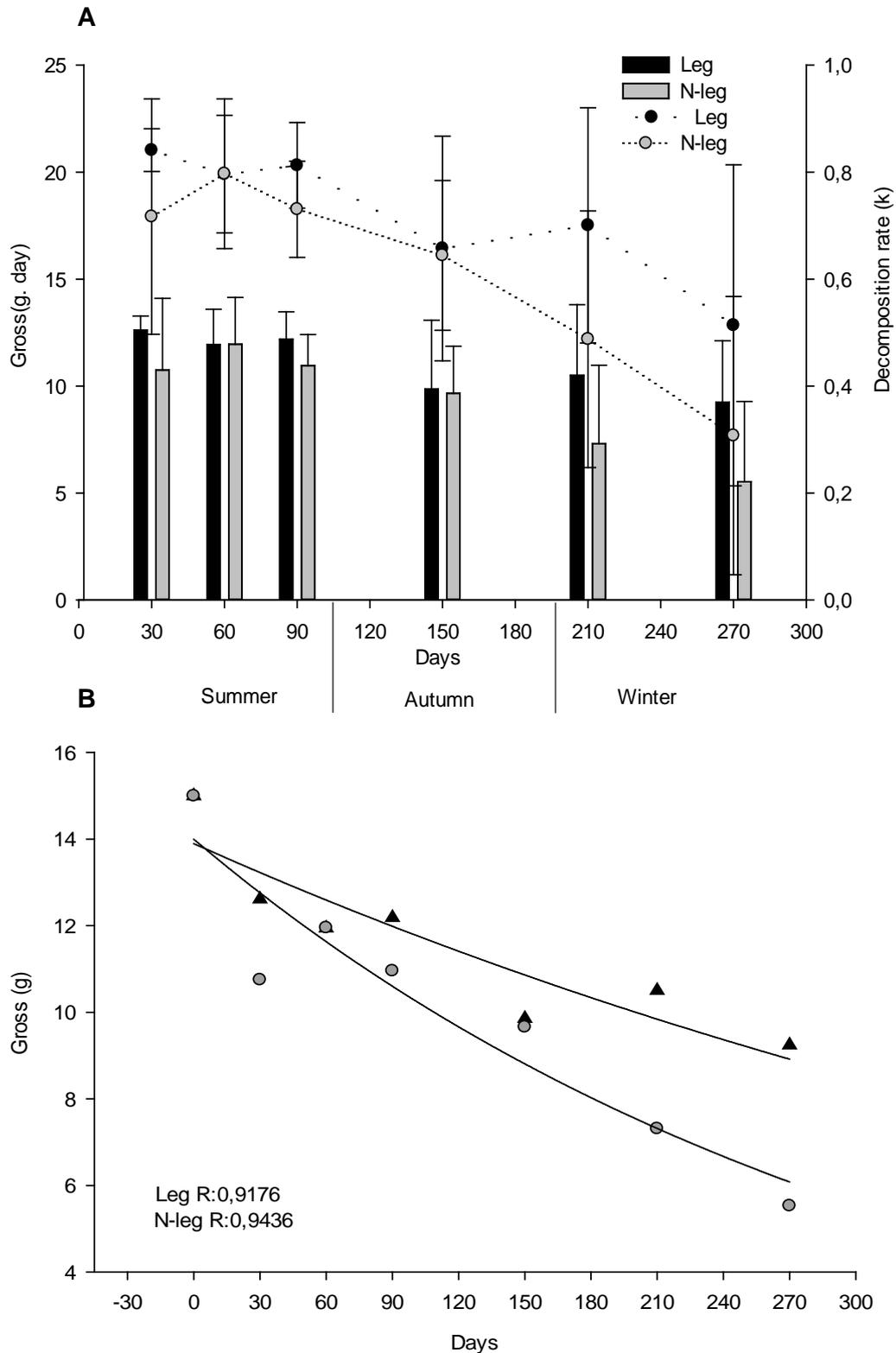
Year	Station (acc. precipitation)	Functional group	Litterfall leaves	N	C	P	C/N	
			kg ha ⁻¹	kg ha ⁻¹	kg ha ⁻¹	kg ha ⁻¹		
II	Spring (511,0 mm)	Leg	1032,5(±384,3) a	23,2 (±7,2) a	169,8(±146,9) a	0,7(±0,2) a	4,6	
		N-leg	1005,2(±577,1) a	18,8(±10,1) a	118,5(±75,8) a	0,5(±0,4) a	5,8	
	Summer (417,4 mm)	Leg	824,8(±209,5) a	18,8(±4,9) a	88,1(±36,2) a	0,6(±0,2) a	6,9	
		N-leg	617,3(±456,0) b	12,6(±9,5) b	73,9(±64,9) a	0,4(±0,3) b	6,9	
	Autumn (137,0 mm)	Leg	946,3(±522,3) a	19,3(±14,2) a	107,5(±83,4) a	0,4(±0,4) a	5,4	
		N-leg	673,8(±383,6) a	12,7(±7,5) a	94,2(±71,4) a	0,6(±0,2) a	7,2	
	Winter (61,0 mm)	Leg	2343,7(±982,8) a	39,8(±18,1) a	261,6(±133,6) a	1,3(±0,5) a	7,0	
		N-leg	1897,2(±699,0) a	32,8(±12,0) a	211,1(±63,2) a	0,9(±0,4) b	7,1	
	Total accumulated		Leg	8589,2	41,3	275,4	1,3	6,01
			N-Leg	6979,9	33,6	224,6	1,0	6,76

Onde: (C) carbono, (N) nitrogênio, (P) fósforo e relação C/N Letras diferentes indicam diferenças estatísticas (p < 0,05). Fonte: a autora

3.3 DECOMPOSIÇÃO DOS GRUPOS FUNCIONAIS

A decomposição do material do grupo de leguminosas foi maior (ranqueando K de 0,84 a 0,51) em relação ao grupo de não leguminosas (ranqueando K de 0,80 a 0,31) (Figura 2.5). O resultado indica que decomposição do material das leguminosas foi mais lenta que as não leguminosas. O índice k médio foi 0,72 e 0,61 para as leguminosas e não leguminosas respectivamente. O tempo médio para decomposição das folhas das leguminosas foi 1,37 com 501,04 dias para decompor o material e para as não leguminosas foi 0,87 com 319,04 dias para decompor o material.

Figura 2.5 – A: Variação sazonal da massa (g) foliar dos grupos funcionais de leguminosas e não leguminosas e índice de decomposição B: Variação da massa dos grupos funcionais (\pm DP, n = 6) no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que: A: Barra indicam a massa foliar e as linhas é o índice K. B: triângulo é referente material das leguminosas e círculos não leguminosas. Fonte: a autora

4. DISCUSSÃO

4.1 DINÂMICA DA SERAPILHEIRA E DA COBERTURA DE COPA

No estudo foi observado que o ano que teve maior produção de serapilheira (ano II) foi que apresentou menor taxa de precipitação no período do outono inverno, cerca de 70% menor que o ano I no período seco. Em SDTF a produção da serapilheira é influenciada pela precipitação em virtude da formação do dossel e senescência foliar (QUEIROZ et al., 2019). Estudos em SDTF destaca a sazonalidade hídrica como principal agente na produção de serapilheira e consequentemente na produtividade da floresta (ARAUJO et al., 2019; SOUZA et al., 2019), acerca disso é observado também influência na dinâmica do índice de cobertura de copa ao longo do presente estudo (ICC) (ZHENG et al., 2019; NEVES et al., 2021). De forma geral o ano II teve a maior produção de serapilheira total (10496,72 kg ha⁻¹) e menor ICC anual (64%) em relação ao ano I. Acredita-se que tais resultados são interligados à flutuação hídrica exercida ao longo do período de coleta. O ano II teve a primavera e verão com chuva mais abundante (511 mm e 417mm, respectivamente), além disso o período seco do ano I que antecede o período úmido do ano II foi com taxa de precipitação abundante (342 mm). A taxa de precipitação desse período pode ter favorecido a produção de folhas das copas das árvores e com a sazonalidade hídrica imposta no período seco do ano II (<200mm) intensificou a quedas das folhas em que houve maior quantidade de serapilheira depositada em relação ao ano I.

A produção de serapilheira e ICC ao longo das estações apresenta padrões antagônicos. Em ambos os anos o ICC apresentou padrão inverso a produção de serapilheira, em que os meses considerados úmidos (primavera-verão) apresentam maior ICC e menor produção de serapilheira. O inverno em que período de sazonalidade hídrica favoreceu a produção de serapilheira nos dois anos do estudo (ARAUJO et al., 2019; SOUZA et al., 2019; QUEIROZ et al., 2019). Foi observado que o inverno do ano II apresentou maior produção (4328,2 kg ha⁻¹) em virtude da menor precipitação acumulada (61mm) em comparação ao inverno do ano I (80,4mm). Aqui é sugerido que severidade da sazonalidade hídrica interfere nos padrões da produção da serapilheira em consequência da senescência foliar e que

podem atuar como filtro ecológico, uma vez que podem moldar a estrutura vegetal e os grupos funcionais por meio das disponibilidades de recursos naturais.

A resposta das espécies à sazonalidade hídrica em SDTF pode influenciar a dinâmica da serapilheira. A comunidade do estudo passa por período de mais de 5 meses de escassez de água nas estações outono e inverno (NEVES et al., 2021). Embora, os padrões da precipitação foram diferentes ao longo dos dois anos foi possível observar que as espécies responderam de forma similar à sazonalidade hídrica. Na comunidade mais de 61 % das espécies são classificadas como decíduas, nas quais contribuem para aporte da serapilheira no período de déficit hídrico. Essas espécies com a sazonalidade têm senescência foliar como traço funcional para evitar perda de água e consequentemente aumenta a produção de serapilheira e entrada de nutrientes (REICH et al., 2014; WAGNER et al., 2016). Os resultados obtidos colaboram com estudos que observaram padrões da serapilheira tendo interferência da fenologia foliar das espécies, riqueza e diversidade da comunidade (MACHADO et al., 2021; NEVES et al., 2021).

O grupo funcional de leguminosas apresentam traços funcionais que atuam na dinâmica da serapilheira (MACHADO et al., 2021; NEVES et al., 2021). Embora, seja diferente apenas para o verão nos dois anos foi observado o grupo funcional de leguminosas tiveram maior contribuição na produção de serapilheira que o grupo de não leguminosas. Esses resultados corroboram com estudos que afirmam que abundância de leguminosas podem influenciar a produção de serapilheira e maior quantidades de nutrientes em SDTF (MACHADO et al., 2021). Outros aspectos que atuam na produção de serapilheira e inputs de nutrientes é a densidade da madeira (MACHADO et al., 2021; VILLA et al., 2016). Espécies mais densas podem favorecer o fechamento mais rápido do dossel bem como maior produção de folhas e consequentemente com maiores inputs de nutrientes no ecossistema (ALONSO et al., 2015; VILLA et al., 2016). Assim, na comunidade estudada a abundância, dominância e densidade da madeira podem ser traços das leguminosas que apresentam importância na produtividade florestal, em virtude da sua interferência na dinâmica de serapilheira e na cobertura de copa (NEVES et al., 2021).

4.2. LEGUMINOSAS INFLUENCIAM OS APORTES DE SERAPILHEIRA E DECOMPOSIÇÃO EM SDTF

Ao longo dos dois anos as leguminosas apresentam maiores quantidades de nutrientes, entretanto as diferenças nas entradas de N, P e C podem ter sido afetadas pela precipitação acumulada (REED et al., 2007) e principalmente pela quantidade de serapilheira depositada (HEINEMAN et al., 2016). No primeiro ano de coleta os inputs de N, P e C teve a tendência de ser menor que o segundo ano e acredita-se que tais resultados é em virtude da menor taxa de precipitação do período seco que antecede as coletas deste ano com apenas 183 mm de precipitação (NEVES et al., 2021) seguido por período úmido com menor precipitação (743mm) em relação ao ano II (> 900mm) e o estudo de Neves et al., (2021) (1045mm). Sugere-se que a maior intensidade da sazonalidade hídrica acarreta menor produção de serapilheira ao longo das estações e conseqüentemente menor inputs dos nutrientes (WINBOURNE et al., 2018; MACHADO et al., 2021). Neste contexto, a precipitação interfere na produção de rebrota foliar e conseqüentemente nas quantidades de nutrientes da serapilheira dos grupos funcionais. Embora possa ter a influência da precipitação de um ano para o outro na produção da serapilheira, foi observado padrões semelhantes ao estudo de Neves et al. (2021), maior produção de serapilheira maior inputs de nutrientes ao longo das estações principalmente no inverno em que teve 3; 3,5; 1,8 vezes a mais em média de input de N, C e P, respectivamente.

A ciclagem e disponibilidade dos nutrientes são determinadas por diversos fatores em SDTF, como a demanda nutricional dos decompositores do solo. A taxa de decomposição foi maior do que observado por Neves et al. (2021) (2,4 versus 1,0), indicando que o processo de decomposição foi mais lento e pode ser indicativo que não há menor demanda do microrganismo, portanto fundamental as quantidades de N, P e C que foram encontradas neste estudo. Florestas com solos com maior disponibilidade de nutrientes apresentam serapilheira com maiores quantidades de nutrientes (CHAVES et al., 2010; HEINEMAN et al., 2016; MACHADO et al., 2021). Além disso, é sugerido que precipitação acumulada aliada com a demanda dos microrganismos do solo pode ter interferido na decomposição dos nutrientes no ambiente do estudo (BERG, 2014; MEDINA-SOUZA et al., 2019). Poucos estudos descrevem a ação dos decompositores na serapilheira e na

disponibilidade dos nutrientes, bem como para a qualidade do material aportado dos grupos funcionais (SIDDIQUE et al., 2008) assunto intrigante para pesquisas futuras acerca da funcionalidade de FDTs (GORA et al., 2018; SAYER et al., 2020).

O grupo funcional de leguminosas apresenta maiores quantidades de N, P e C que as não leguminosas. As espécies fixadoras de N, mesmo não fixando podem afetar os inputs dos nutrientes nos ecossistemas (MACHADO et al., 2021). O ecossistema estudado é dominado por espécies fixadoras (6,62 m² versus 4,9m²). Estudos demonstram o aumento dos nutrientes (N, P e C), bem como a produção de serapilheira, em virtude da presença dessas espécies (MACHADO et al., 2021; NEVES et al., 2021), reafirmando a importância dos traços funcionais das leguminosas para os inputs de N, P e C em SDTF (SIDDIQUE et al., 2008; HEINEMAN et al., 2016; MACHADO et al., 2021). Ecossistemas nativos neotropicais podem aportar anualmente de 102 a 300 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de N (SILVA et al., 1985; CIPRIANI et al., 2015), e uma produção de serapilheira variando de 4500 a 8000 kg ha⁻¹ ano⁻¹ (SOUZA et al., 2019). Os resultados demonstram que as leguminosas presentes no ecossistema desde o início da sucessão, são importantes para entrada de nutrientes. Portanto, o presente estudo reforça a importância das leguminosas como espécies indicadas para projetos de restauração de SDTF, uma vez que favorece a entrada de nutrientes no solo e auxilia no desenvolvimento de outras espécies.

As leguminosas apresentam grande relevância no atendimento das demandas de nutrientes nos ecossistemas de SDTF. Na comunidade estudada no período de rápida acumulação de biomassa, acredita-se que as espécies as leguminosas podem ter atendido a demanda de N da planta/solo por meio da capacidade de fixar N atmosférico (SOUZA et al., 2012), justificando a alta dominância na comunidade do estudo. Além disso, Batterman et al. (2013), afirmam que as leguminosas acumulam nove vezes mais C que as não leguminosas e com o rápido crescimento há aumento de fixação de N por meio dos indivíduos fixadores e fornecem alta fração de N para suportar o crescimento líquido nos primeiros anos da sucessão (BATTERMAN et al., 2013). A maior quantidade de P nas folhas do grupo de leguminosas é também explicado pelo processo fixação de N bem como a capacidade em promover a atividade da enzima fosfatase para aquisição do P do solo (HOULTON et al., 2008; BARRON et al., 2010). As leguminosas contribuíram com o retorno ao solo em média nos dois anos 550,1, 83,1 e 2,7 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de C,

N e P respectivamente. Assim, sugere que as leguminosas apresentam traços que pode auxiliar nas entradas de nutrientes e auxiliando no desenvolvimento da vegetação e na funcionalidade dos ecossistemas tropicais, nos diferentes estágios da sucessão, com maior relevância nos primeiros anos de sucessão (SOUZA et al., 2012; BATTERMAN et al., 2013; MACHADO et al., 2021).

4.3 DECOMPOSIÇÃO DOS GRUPOS FUNCIONAIS

As leguminosas apresentam características na serapilheira foliar que afetam a decomposição do material aportado (CAMPO; MERINO et al., 2016). Foi observado que o material das leguminosas teve menor perda de massa em comparação ao material das não leguminosas (11,06 versus 9,36), uma vez que a taxa de decomposição das leguminosas foi maior (0,72 versus 0,61), indicando que o processo de decomposição é mais lento do que em relação ao material das não leguminosas. Sugere-se que a decomposição mais lenta das leguminosas é em razão da qualidade química do material (SIDDIQUE et al., 2008; CAMPO; MERINO et al., 2016). As leguminosas apresentam na composição foliar estruturas mais resistentes e compostos mais estáveis (quantidade de N, relação estreita de C:N, teores solúveis de C, lignina, e compostos fenólicos), nas quais dificultam sua decomposição (CAMPO; MERINO, 2016; PEI et al., 2019). Os compostos (celulose, lignina, hemicelulose e polifenóis) tornam as paredes celulares impermeáveis e dificultam a decomposição da serapilheira, em consequência do bloqueio de microorganismos (HOBBIE, 2015; CAMPO; MERINO, 2016). Assim, sugerimos que a qualidade do material aportado dos grupos funcionais pode ter influenciado na velocidade da decomposição da serapilheira neste ecossistema.

Os teores de N na serapilheira foliar podem influenciar na taxa de decomposição da serapilheira. A serapilheira coletada no estudo teve teores mais altos de N no grupo de leguminosas (2,03 versus 1,90) já foi observado que a serapilheira com teores mais altos de N, como observado no presente estudo, pode desacelerar o processo de decomposição ao longo prazo, uma vez que o N inibe enzimas oxidativas envolvidas na degradação da lignina (ÅGREN et al., 2013; HOBBIE, 2015; LEWIS et al. 2014). Em ecossistemas sazonais como a comunidade

estudada, tal comportamento pode ser um bom aliado para evitar a perda de nutrientes via lixiviação. Assim, a menor taxa de decomposição dos grupos funcionais em SDTF, podem ser uma estratégia adotada pelo ecossistema para aproveitar melhor a absorção dos nutrientes (PAULA et al., 2009).

A taxa de decomposição da serapilheira pode ser afetada por diversos fatores além da precipitação. Embora a precipitação possa regular a decomposição da serapilheira, é importante salientar que outros fatores como temperatura do micro-habitat e os organismos decompositores no solo influenciam neste processo (LEWIS et al. 2014; CAMPO; MERINO, 2016). No estudo foi observado que no período seco (coleta referente 210 e 270 dias) o material das leguminosas e não leguminosas apresentaram menor taxa de decomposição, em que indica maior decomposição da serapilheira. Neste contexto, os microorganismos podem atuar como reguladores e atender demandas do solo na comunidade, aumentando a decomposição (HOBBIE, 2015; PEI et al., 2019). Outro fato importante é a incidência da luz solar no solo no período de inverno, uma vez que eleva a temperatura abaixo do dossel por razão do menor índice de cobertura de copa podendo interferir a decomposição da serapilheira (CAMPO; MERINO, 2016; PEI et al., 2019). Portanto, no período seco na área estudada, a menor cobertura de copa e atividade dos microorganismos podem ter favorecido maior decomposição da serapilheira. Sugere-se que para maior compreensão são necessários estudos da qualidade do material dos grupos funcionais e pesquisas direcionadas ações dos microorganismos na disponibilidade/mineralização dos nutrientes dessa comunidade.

5. CONCLUSÃO

Embora as leguminosas contribuam para os inputs de nutrientes e C em SDTF, de maneira geral os resultados tiveram padrões semelhantes nos inputs dos nutrientes em relação a deposição de serapilheira. Pode-se atribuir essa alteração nas entradas de nutrientes pela ação da precipitação que interfere na formação das copas e quantidade de serapilheira depositada e conseqüentemente entrada de nutriente. Além disso, as características micro-habitat das parcelas (declividade, umidade e luminosidade), a taxa decomposição bem como as demandas dos nutrientes do solo da comunidade são importantes nos inputs de nutrientes. As leguminosas apresentam serapilheira com maior taxa de decomposição, portanto sugerimos maiores estudos das características químicas do material foliar do grupo para verificar as substâncias presentes que dificultam a decomposição. Assim, sugerimos que as leguminosas são importantes no aporte e nos processos de decomposição da serapilheira e disponibilidade dos nutrientes nesta comunidade. São necessários mais estudos para compreender o papel dos grupos funcionais em relação aos inputs dos nutrientes e a interferência do solo com a decomposição e disponibilidade dos nutrientes nesta comunidade.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, M. A.; SIMON, J.; PFAUTSCH, S. Woody legumes: a (re) view from the South. **Tree Physiology**, v. 30, n. 9, p. 1072-1082, 2010.
- ÅGREN, G. I.; HYVÖNEN, R.; BERGLUND, S. L.; HOBBIÉ, S. E. Estimating the critical N: C from litter decomposition data and its relation to soil organic matter stoichiometry. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 67, p. 312-318, 2013.
- AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J.; OLIVERAS, I.; RIFAI, S.; FAUSET, S.; ADU-BREDU, S.; AFFUM-BAFFOE, K.; ... & KRAFT, N. J. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. **Ecology letters**, v. 22, n. 5, p. 855-865, 2019.
- BATTERMAN, S. A.; HEDIN, L. O.; VAN BREUGEL, M.; RANSIJN, J.; CRAVEN, D. J.; HALL, J. S. Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. **Nature**, v. 502, n. 7470, p. 224-227, 2013.
- BARRON, A. R.; PURVES, D. W.; HEDIN, L. O. Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. **Oecologia**, v. 165, n. 2, p. 511-520, 2011.
- BECKNELL, J. M.; KUČEK, L. K.; POWERS, J. S. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. **Forest Ecology and Management**, v. 276, p. 88-95, 2012.
- BERG, B. Decomposition patterns for foliar litter—a theory for influencing factors. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 78, p. 222-232, 2014.
- CAMPO, J.; MERINO, A. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. **Global change biology**, v. 22, n. 5, p. 1942-1956, 2016.
- CIPRIANI, H. N.; PULITANO, F. M.; DURIGAN, G.; DIAS, L. E. Nutrient deposition by litterfall in different-aged riparian forests undergoing restoration. **Embrapa Rondônia-Artigoemperiódicoindexado (ALICE)**, 2015
- 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. 2010.
- CHABOT, BRIAN F.; HICKS, DAVID J. The ecology of leaf life spans. **Annual review of ecology and systematics**, v. 13, n. 1, p. 229-259, 1982.4
- FOX, J.; WEISBERG, S. **An R companion to applied regression**. Sage publications, 2018
- GEI, M. et al. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 7, p. 1104-1111, 2018.
- GEI, M. et al. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. **Nature ecology & evolution**, v. 2, n. 7, p. 1104-1111, 2018.
- GRIME, J. P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, New York, NY.

GORA, E. M.; SAYER, E. J.; TURNER, B. L.; TANNER, E. V. J. Decomposition of coarse woody debris in a long-term litter manipulation experiment: A focus on nutrient availability. **Functional Ecology**, v. 32, n. 4, p. 1128-1138, 2018.

KIEHL, E. J. Fertilizantes orgânicos. Piracicaba: **Agrônômica Ceres**, 1985. p, 492.

HEINEMAN, K. D.; TURNER, B. L.; DALLING, J. W. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. **New Phytologist**, v. 211, n. 2, p. 440-454, 2016.

HOBBIE, S. E. Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 6, p. 357-363, 2015.

HÖGBERG, P. Tansley review No 95 - N-15 natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, London, v. 137, n. 2, p. 179-203. 1997.

LEWIS, D. B.; CASTELLANO, M.J.; KAYE, J. P. Forest succession, soil carbon accumulation, and rapid nitrogen storage in poorly remineralized soil organic matter. **Ecology**, v. 95, n. 10, p. 2687-2693, 2015

LI, S.; CADOTTE, M. W.; MEINERS, S. J.; HUA, Z.; JIANG, L.; SHU, W. Species colonisation, not competitive exclusion, drives community overdispersion over long-term succession. **Ecology Letters**, v. 18, n. 9, p. 964-973, 2015.

MAZA-VILLALOBOS, S.; Ackerly, D. D.; Oyama, K.; Martínez-Ramos, M. Phylogenetic trajectories during secondary succession in a Neotropical dry forest: Assembly processes, ENSO effects and the role of legumes. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 43, p. 125513, 2020.

MACHADO, D. L. et al. Site and plant community parameters drive the effect of vegetation on litterfall and nutrient inputs in restored tropical forests. **Plant and Soil**, p. 1-17, 2021.

MAIA, V. A. DE AGUIAR-CAMPOS, N.; DE SOUZA, C. R.; FAGUNDES, N. C. A., SANTOS, A. B. M.; PAIS, A. D. J. R.; ... & DOS SANTOS, R. M. Temporal shifts on tree species niches: how do they affect species dynamics and community diversity? **Plant Ecology**, v. 221, n. 1, p. 25-39, 2020.

MEDINA-SAUZA, R. M., ÁLVAREZ-JIMÉNEZ, M., DELHAL, A., REVERCHON, F., BLOUIN, M., GUERRERO-ANALCO, J. A., ... & BAROIS, I Earthworms building up soil microbiota, a review. **Frontiers in Environmental Science**, v. 7, p. 81, 2019.

NEVES, N. M.; PAULA, R. R.; ARAUJO, E. A.; GORSANI, R. G.; ABREU K. M. P.; KUNZ, S. H. Contribution of legume and non-legume trees to litter dynamics and C-N-P inputs in a secondary seasonally dry tropical forest. **Iforest**, v. 0, p. 1-8, 2021

OLIVEIRA, C. D. C. et al. Overstorey trees in excess: A threat to restoration success in Brazilian Atlantic forest. **Forest Ecology and Management**, v. 449, p. 117-453, 2019.

OLSON, J. S. Energy-storage and balance of producers and decomposers in ecological-systems. **Ecology**, v. 44, n. 2, p. 322-331, 1963.

PEI, G.; LIU, J.; PENG, B.; GAO, D.; WANG, C.; DAI, W.; ... BAI, E. Nitrogen, lignin, C/N as important regulators of gross nitrogen release and immobilization during litter

- decomposition in a temperate forest ecosystem. **Forest ecology and management**, v. 440, p. 61-69, 2019.
- REED, S. C.; CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R. Controls over leaf litter and soil nitrogen fixation in two lowland tropical rain forests. **Biotropica**, v. 39, n. 5, p. 585-592, 2007.
- REICH, P. B. The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 2, p. 275-301, 2014.
- SIDDIQUE, I. ENGEL, V. L.; PARROTTA, J. A.; LAMB, D.; NARDOTO, G. B.; OMETTO, J. P.; ... & SCHMIDT, S. Dominance of legume trees alters nutrient relations in mixed species forest restoration plantings within seven years. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 88, n. 1, p. 89-101, mar. 2008.
- SOUZA, L. Q.; FREITAS, A. D. S.; SAMPAIO, E. V. D. S. B.; MOURA, P. M.; MENEZES, R. S. C. How much nitrogen is fixed by biological symbiosis in tropical dry forests? 1. Trees and shrubs. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, v. 2, n. 94, p. 171-179, 2012.
- SOUZA, B. C.; OLIVEIRA, R. S.; ARAÚJO, F. S.; LIMA, A. L. A.; RODAL, M. J. N. Divergências funcionais e estratégias de resistência à seca entre espécies decíduas e sempre verdes tropicais. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 66, n. 1, p. 021-032, 2015.
- SOUZA, S. R.; VELOSO, M. D.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; SILVA, J. O., SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A.; E BRITO, B. G. S.; FERNANDES, G. W. Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 35, 2019.
- SHANKS, R.; OLSON, J. S. First year breakdown of leaf litter in Southern Appalachia, **Forest Science**, v. 134, p. 194-195, 1961.
- TAYLOR, C.; GOMES, M.; ZAPPI, D. *Psychotria*. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2015. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB14228>>. Acesso em 14 maio 2017.
- TEDESCO, M. J. GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEN. H. **Análises de solo, plantas e outros materiais**. Porto Alegre: Ufrgs, 1995.
- TICHÝ, L. Field test of canopy cover estimation by hemispherical photographs taken with a smartphone. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n. 2, p. 427-435, 2016.
- PAULA, R. R.; PEREIRA, M. G.; MENEZES, L. F. T. Aporte de nutrientes e decomposição da serapilheira em três fragmentos florestais periodicamente inundados na Ilha da Marambaia, RJ. **Ciência Florestal**, v. 19, p. 139-148, 2009.
- VILLALOBOS, S. M.; ACKERLY, D. D.; OYAMA, K.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Phylogenetic trajectories during secondary succession in a Neotropical dry forest: Assembly processes, ENSO effects and the role of legumes. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 43, p. 125513, 2020.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WAGNER, F. H.; HÉRAULT, B.; BONAL, D.; STAHL, C.; ANDERSON, L. O.; BAKER, T. R.; BECKER, G. S.; BEECKMAN, H.; SOUZA, D. B.; BOTOSSO, P. C.; DAVID, M. J.; BOWMAN, S.; BRÄUNING, A.; BREDE, B.; BROWN, F. I.; CAMARERO, J. J.; CHAGAS, K.; CHAVE, J.; CHIDUMAYO, E. N.; CLARK, D. A., REGINA, F.; COSTA, C.; COURALET, C.; HENRIQUE, P.; DALITZ, H.; DE, V. R.; ELOISA, J.; MILANI, D. F.; OLIVEIRA, E. C.; DE ARRUDA, L. D. S. Climate seasonality limits leaf carbon assimilation and wood productivity in tropical forests. **Biogeosciences**, v. 13, n. 8, p. 2537-2562, 2016.

CONCLUSÃO GERAL

As leguminosas apresentam grande relevância no desempenho das espécies, dinâmicas florestal e da serapilheira, bem como nas entradas dos nutrientes na comunidade estudada. Os resultados adquiridos apontam que a intensidade da sazonalidade hídrica afeta a funcionalidade do ecossistema, uma vez que pode favorecer sobrevivência/desempenho de determinadas espécies e a morte das espécies mais exigentes ao recurso hídrico. Embora as espécies de leguminosas fixadoras tenham tido uma tendência de melhor sobrevivência no estudo, são necessários mais estudos dos traços funcionais das espécies em relação à eficiência do uso de água e resistência à seca para compreender melhor a dinâmica de SDTF à mudança do clima, já que ao longo prazo as espécies podem agir de forma imprevisível ao estresse ambiental esperado. Neste contexto, a precipitação ao longo das estações pode ter sido o fator importante nos padrões da deposição da serapilheira, entrada de nutrientes e na decomposição. Apesar das leguminosas contribuírem na entrada de N, P e C, essas apresentam material foliar mais difícil de decompor que o grupo das não leguminosas. Destaco que as características micro-habitat das parcelas (declividade, umidade e luminosidade) bem como as demandas dos nutrientes do solo da comunidade são importantes fatores no ciclo dos nutrientes e não devem ser desconsiderados. Assim, é sugerido estudos mais profundos para maior compreensão da ciclagem de nutrientes nesta comunidade para ter mais informações em relação ao desempenho e ciclo dos nutrientes que auxiliem a viabilizar estratégias de conservação de SDTF mediante à mudança do clima.

APÊNDICES

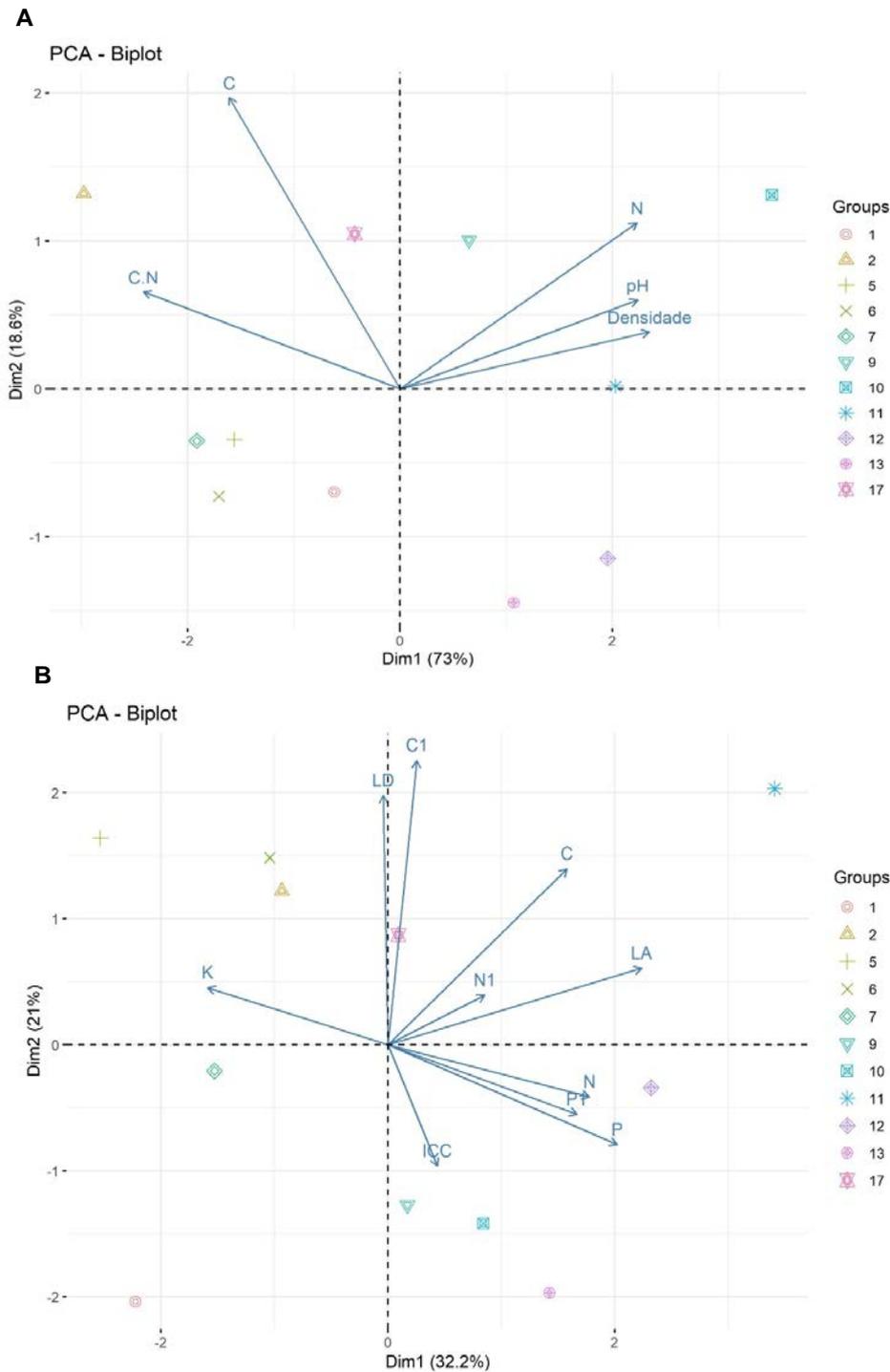
Apêndice 1 – Características dos grupos funcionais leguminosas, fixadoras, leguminosas e não leguminosas no estudo fitossociológico do ano 2019 e 2013 no fragmento secundário de Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES. Em que: DAP é diâmetro da altura do peito, AB é área basal, DM é densidade da madeira.

Variáveis	2013			2019		
	Leg fix	Leg-Nfix	N-leg	Leg fix	Leg-Nfix	N-leg
Indivíduos com DAP < 40cm						
DAP (cm)	13,07 (8,0)	11,96 (6,78)	9,07(4,51)	13,25(7,72)	12,56(6,3)	9,26(4,42)
Taxa DAP incremento	x	x	x	0,09	0,30	0,09
AB (m ²)	0,018(0,023)	0,014(0,017)	0,008(0,009)	0,018 (0,02)	0,015(0,016)	0,008 (0,009)
Taxa AB incremento	x	x	x	0,005	0,001	0,000
Nº ind. Total	172,00	112,00	462,00	169,00	101,00	444,00
DM (g cm ³)	0,77	0,85	0,71	0,77	0,85	0,71
Taxa de mortalidade (%)	x	x	x	20,60	13,50	64,80
Indivíduos com DAP > 40cm						
DAP (cm)	51,78(12,89)	x	53,15(4,05)	59,42(26,45)	x	61,61(19,79)
Taxa DAP incremento	x	x	x	3,82	x	1,10
AB (m ²)	0,221 (0,122)	x	0,222 (0,033)	0,323 (0,32)	x	0,310 (0,19)
Taxa AB incremento	x	x	x	0,051	x	0,045
Nº ind. Total	8	x	2,00	6,00	x	3,00
DM (g cm ³)	0,77	x	0,71	0,77	x	0,60
Taxa de mortalidade	x	x	x	1,10	x	0,00

Fonte: a autora

Apêndice 2 – Análise de Componentes Principais (PCA) para variáveis do solo e

serapilheira das parcelas em Floresta Tropical Sazonalmente Seca em Alegre- ES.



Em que: A) Análise de Componentes Principais (PCA) para as variáveis do solo das parcelas. Para a análise disponível: concentração de carbono (C), Nitrogênio (N), relação C:N, pH e densidade do solo B) Análise de Componentes Principais (PCA) para as variáveis da serapilheira das parcelas. Para a análise disponível: Índice de decomposição (k), índice de cobertura de copa (ICC), Nitrogênio das folhas de leguminosas (N), Carbono das folhas de leguminosas (C), Fósforo das folhas de leguminosas (P) Nitrogênio das folhas das não leguminosas (N1), Carbono das folhas das não leguminosas (C1), Fósforo das folhas das não leguminosas (P1). Fonte: autora.

Apêndice 3 – Tabela fitossociológica do fragmento PEAMA, no município de Alegre – ES.

Espécies	Ab	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VI
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.)	64	145,50	8,27	81,82	3,63	5,03	19,15	31,05
<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel)	74	168,20	9,56	63,64	2,82	2,74	10,43	22,82
<i>Parapiptadenia pterosperma</i> (Benth.) Brenan	52	118,20	6,72	63,64	2,82	2,93	11,15	20,69
<i>Alseis pickelli</i> Pilg. & Schmale	75	170,50	9,69	54,55	2,42	1,42	5,41	17,52
<i>Trichilia casareti</i> C. DC.	44	100,00	5,68	54,55	2,42	1,73	6,57	14,67
<i>Erythroxylum pulchrum</i> A. St. Hill.	59	134,10	7,62	63,64	2,82	1,00	3,82	14,26
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.)	24	54,50	3,10	63,64	2,82	1,75	6,66	12,59
<i>Astronium concinnum</i> Schott.	21	47,70	2,71	81,82	3,63	0,52	1,99	8,33
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	19	43,20	2,45	81,82	3,63	0,41	1,55	7,63
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	20	45,50	2,58	54,55	2,42	0,27	1,03	6,03
<i>Senegalia</i> sp.	12	27,30	1,55	27,27	1,21	0,82	3,12	5,88
<i>Tabebuia chrysotricha</i> (Mart. Ex A. DC.)	14	31,80	1,81	36,36	1,61	0,32	1,22	4,64
<i>Trichilia pseudostipularis</i> (A.Juss.) C.DC.	10	22,70	1,29	36,36	1,61	0,46	1,74	4,64
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.)	14	31,80	1,81	18,18	0,81	0,30	1,15	3,76
<i>Cariniana ianeirensis</i> R.Knuth	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,66	2,52	3,59
<i>Paratecoma peroba</i> (Record) Kuhlm	6	13,60	0,78	36,36	1,61	0,25	0,96	3,35
<i>Acosmium lentiscifolium</i> Schott	7	15,90	0,90	36,36	1,61	0,14	0,54	3,06
<i>Actinostemon verticillatus</i> (Klotzsch) Baill.	11	25,00	1,42	27,27	1,21	0,11	0,43	3,06
<i>Tabebuia roseoalba</i> (Ridl.) Sandwith	6	13,60	0,78	36,36	1,61	0,13	0,49	2,88
<i>Casearia</i> 681	8	18,20	1,03	27,27	1,21	0,15	0,56	2,81
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	11	25,00	1,42	18,18	0,81	0,14	0,52	2,75
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	9	20,50	1,16	18,18	0,81	0,14	0,53	2,50
<i>Brosimum glaziovii</i> Taub	4	9,10	0,52	36,36	1,61	0,06	0,23	2,36
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.)	7	15,90	0,90	18,18	0,81	0,16	0,60	2,31
LAURACEAE sp. 1	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,27	1,03	2,23
<i>Pseudopiptadenia</i> sp.	6	13,60	0,78	18,18	0,81	0,15	0,58	2,16
indet 4	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,21	0,80	1,99
<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,34	1,31	1,97
<i>Pterygota brasiliensis</i> Allemão	3	6,80	0,39	27,27	1,21	0,09	0,35	1,95
<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M.Johnst.	6	13,60	0,78	18,18	0,81	0,08	0,29	1,87
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	5	11,40	0,65	18,18	0,81	0,11	0,40	1,86
<i>Trichilia</i> sp.	3	6,80	0,39	27,27	1,21	0,04	0,14	1,74
EUPHORBIACEAE sp.	3	6,80	0,39	27,27	1,21	0,03	0,13	1,73
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	6	13,60	0,78	18,18	0,81	0,03	0,12	1,71
<i>Copaifera lucens</i> Dwyer	4	9,10	0,52	18,18	0,81	0,10	0,38	1,70
<i>Bunchosia macilentata</i> Dobson	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,13	0,49	1,68
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,27	1,02	1,68
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi) A Gray	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,11	0,42	1,61
indet 13	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,08	0,29	1,49
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.)	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,11	0,42	1,48
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,07	0,26	1,46
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. et al.) Hieron. ex Niederl.	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,07	0,25	1,44
MYRTACEAE sp.	4	9,10	0,52	18,18	0,81	0,03	0,11	1,43
<i>Campomanesia</i> sp.	6	13,60	0,78	9,09	0,40	0,06	0,24	1,42
<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,08	0,31	1,38
RUBIACEAE sp. 1	5	11,40	0,65	9,09	0,40	0,08	0,31	1,36
<i>Couratari</i> sp.	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,06	0,23	1,29

<i>Swartzia acutifolia</i> Vogel	3	6,80	0,39	18,18	0,81	0,03	0,10	1,29
<i>Casearia</i> 192	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,03	0,13	1,19
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,03	0,12	1,19
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemao	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,03	0,12	1,18
indet 1	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,02	0,09	1,15
<i>Cnidocolus oligandrus</i> (Müll.Arg.) Pax	3	6,80	0,39	9,09	0,40	0,10	0,36	1,15
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,02	0,07	1,14
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth. var. <i>gardneri</i>	2	4,50	0,26	18,18	0,81	0,02	0,07	1,14
indet 5	4	9,10	0,52	9,09	0,40	0,05	0,19	1,11
indet 12	4	9,10	0,52	9,09	0,40	0,05	0,18	1,10
<i>Guazuma crinita</i> Mart.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,13	0,51	1,04
<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) H.J.Lam	4	9,10	0,52	9,09	0,40	0,03	0,12	1,04
<i>Brosimum glaziovii</i> Taub.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,09	0,34	1,00
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	3	6,80	0,39	9,09	0,40	0,05	0,21	1,00
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	3	6,80	0,39	9,09	0,40	0,05	0,19	0,98
<i>Bathysa</i> sp.	3	6,80	0,39	9,09	0,40	0,04	0,14	0,93
<i>Trichilia hirta</i> L.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,10	0,38	0,92
indet 8	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,06	0,23	0,89
FABACEAE sp 1	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,09	0,34	0,87
indet 3	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,04	0,15	0,81
<i>Machaerium brasiliensis</i> Vogel	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,04	0,15	0,81
<i>Trichilia silvatica</i> C.DC.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,03	0,11	0,77
SAPOTACEAE sp.3	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,02	0,08	0,74
Indet 339	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,05	0,21	0,74
Indet 648	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,02	0,08	0,74
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St. Hill.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,02	0,07	0,73
indet 14	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,02	0,07	0,73
indet 15	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,02	0,07	0,73
<i>Ouratea</i> sp.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,01	0,06	0,72
<i>Coccoloba alnifolia</i> Casar.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,01	0,05	0,71
indet 9	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,01	0,04	0,70
<i>Poeppigia procera</i> (Poepp. ex Spreng.) C. Presl	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,04	0,16	0,70
<i>Basiloxylon brasiliensis</i> (All.) K.Schum.	2	4,50	0,26	9,09	0,40	0,01	0,03	0,69
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,04	0,14	0,67
SAPOTACEAE sp.2	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,04	0,14	0,67
<i>Ziziphus glaziovii</i> Warm.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,04	0,14	0,67
<i>Oxandra nitida</i> R. E. Fr.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,03	0,13	0,66
indet 17	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,03	0,13	0,66
<i>Ephedranthus</i> sp.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,03	0,12	0,66
Indet 258	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,03	0,11	0,65
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,03	0,11	0,65
indet 7	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,09	0,63
<i>Kielmeyera excelsa</i> Cambess.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,09	0,62
FABACEAE sp. 335	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,09	0,62
<i>Casearia</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,08	0,61
<i>Eriotheca candolleana</i> (K.Schum.) A.Robyns	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,08	0,61
<i>Bauhinia forficata</i> Link	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,06	0,60
<i>Ampelocera glabra</i> Kuhlms.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,06	0,59
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,06	0,59
<i>Pouteria</i> sp.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,06	0,59

<i>Indet 2195</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,06	0,59
<i>Inga hirsuta</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,02	0,06	0,59
<i>FABACEAE sp. 12</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,05	0,59
<i>FABACEAE sp.4</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,04	0,58
<i>Machaerium incorruptibile</i> (Vell.) Benth.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,04	0,57
<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,04	0,57
<i>Machaerium pedicelatum</i> Vogel	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,04	0,57
<i>Xylopia laevigata</i> (Mart.) R.E.Fr.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,04	0,57
<i>Maytenus sp.</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,57
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Indet 2</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>EUPHORBIACEAE sp.</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Kielmeyera sp</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Indet 11</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> Cronquist	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.)	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,03	0,56
<i>Gymnanthes nervosa</i> Müll.Arg.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,02	0,55
<i>Indet 646</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,01	0,02	0,55
<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,00	0,02	0,55
<i>Indet 10</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,00	0,02	0,55
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,00	0,02	0,55
<i>Trichilia trifoliolada</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,00	0,02	0,55
<i>indet 18</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,00	0,02	0,55
<i>MELIACEAE sp.</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,00	0,02	0,55
<i>Ziziphus sp</i>	1	2,30	0,13	9,09	0,40	0,00	0,00	0,53

Em que: Ab = Abundância; DA = Densidade absoluta; DR = Densidade relativa; FA = Frequência absoluta; FR = Frequência relativa; DoA = Dominância absoluta; DoR= Dominância relativa; VI = Valor de importância.

Fonte: a autora.