

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS FLORESTAIS E DA MADEIRA

DEUSDETE AMBROZIM ZANDONADI

VARIAÇÃO FUNCIONAL DE ESPÉCIES LENHOSAS AO LONGO DE
UM GRADIENTE DE FERTILIDADE NA FLORESTA ATLÂNTICA

JERÔNIMO MONTEIRO

ESPÍRITO SANTO

2023

DEUSDETE AMBROZIM ZANDONADI

VARIAÇÃO FUNCIONAL DE ESPÉCIES LENHOSAS AO LONGO DE
UM GRADIENTE DE FERTILIDADE NA FLORESTA ATLÂNTICA

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Departamento de
Ciências Florestais e da Madeira
da Universidade Federal do
Espírito Santo, como requisito
parcial para obtenção do título de
Engenheiro Florestal.

JERÔNIMO MONTEIRO

ESPÍRITO SANTO

2023

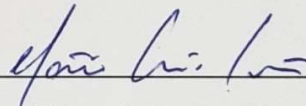
DEUSDETE AMBROZIM ZANDONADI

VARIAÇÃO FUNCIONAL DE ESPÉCIES LENHOSAS AO LONGO DE
UM GRADIENTE DE FERTILIDADE NA FLORESTA ATLÂNTICA

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de Engenheiro Florestal.

Aprovado em 13 de 12 de 2023.

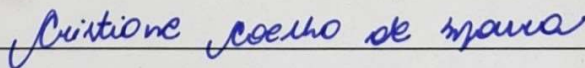
COMISSÃO EXAMINADORA



Prof. Dr. Mário Luís Garbin

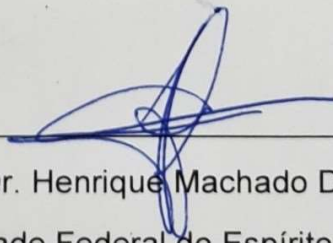
Universidade Federal do Espírito Santo

Orientador



Prof. Dr.ª Cristiane Coelho de Moura

Universidade Federal do Espírito Santo



Prof. Dr. Henrique Machado Dias

Universidade Federal do Espírito Santo

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Deus.

A meus pais, Wagna e Tatão, que sempre estiveram presentes em minha vida, educando-me e nunca deixando de incentivar minhas escolhas, com insígnias conselhos.

A minha irmã, Cora, por todo amor e apoio durante esse período de graduação.

Aos meus avós, Judith, Cormélio, Antonieta e Deusdete (in memoriam) por serem exemplo de humildade, e por terem ajudado a construir meu caráter. E a toda a minha família, pelo apoio incondicional e carinho.

Ao professor Mário, pelos 5 anos em que me acolheu no Labot, sempre disposto e incentivando a pesquisa e os conhecimentos ecológicos. E ao Renan, que cooperou com meu aprendizado ininterruptamente, principalmente durante as minhas iniciações científicas e este TCC.

Aos meus solenes amigos, Matheus Pilro e Gabriel Severo, que por 5 anos toleraram minha presença e, com companheirismo, participaram ativamente de toda a minha caminhada acadêmica, tornando-se eternos camaradas.

Aos queridos colegas, Anna, Bia, Charól, Dany, Jaske e Karol, pela amizade e parceria, e por proporcionarem ilustres momentos durante a graduação.

Aos amigos do DCFM, em especial Miquéias e Lucas e a turma de 2019/1 e 2018/1.

A todos os professores que passaram pelos meus 18 anos de estudos, em especial Baião, Elzimar, Niltão, Cris e Gabriel, que contribuíram para a excelência do meu aprendizado.

Aos amigos Guilherme Carneiro e Lorena Abdalla, que me doaram as primeiras sementes e me mostraram o caminho da Engenharia Florestal.

Ao CNPq, pela bolsa de iniciação científica, e a FAPES e CAPES pelo apoio aos projetos do Labot no Parque Estadual Mata das Flores.

E, por fim, a todos que colaboraram e estiveram comigo durante essa jornada.

RESUMO

A topografia controla importantes variáveis bióticas e abióticas em ecossistemas tropicais, como a fertilidade do solo. Entender como processos ecossistêmicos respondem a ela, pode ajudar a conhecer como os mecanismos de estruturação da vegetação de sub-bosque da Floresta Atlântica funcionam. Porém, os efeitos da fertilidade do solo nos atributos funcionais das plantas de florestas tropicais ainda não são claramente conhecidos. Este trabalho objetivou compreender como o gradiente de fertilidade do solo se relaciona com uma das variações funcionais da vegetação de sub-bosque em um gradiente topográfico na Floresta Atlântica. O estudo foi realizado no Parque Estadual Mata das Flores (PEMF), Castelo – ES. Um dos fragmentos do PEMF possui 20 parcelas (10 m x 10 m) permanentes distribuídas ao longo de um gradiente topográfico. As parcelas estão distribuídas em dois transectos de 750 m. Em 2017, uma análise química dos componentes do solo foi realizada; e em 2019 atributos hidráulicos e econômicos foram mensurados em 10 espécies presentes nas 20 parcelas. Foram feitas três análises de componentes principais (PCA): uma para cada grupo de atributo funcional e outra para o solo. Análises de redundância foram usadas para testar os efeitos da fertilidade do solo nas características funcionais das plantas. Os resultados indicam que os solos dos habitats de baixadas são mais férteis e que os ambientes de topo de morro são mais ácidos. As baixadas também apresentaram valores maiores em atributos ligados ao uso rápido de recursos, enquanto os topos de morro em atributos relacionados à conservação de recursos. Apesar dos atributos hidráulicos e econômicos serem fortemente influenciados pela disponibilidade de água, os nutrientes do solo podem ser uma variável importante nessa interação, e assim ajudar a compreender a estrutura e a organização de uma comunidade de um ecossistema tropical.

Palavras-chave: Floresta tropical. Atributos hidráulicos. Atributos econômicos. Fertilidade do solo. Gradiente topográfico.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 O problema e sua importância	1
1.2 Objetivos	2
1.2.1 Objetivo geral	2
1.2.2 Objetivos específicos.....	3
2 REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1 A Floresta Atlântica	4
2.2 Mudanças Climáticas	4
2.3 Topografia e Estrutura da Vegetação.....	5
2.4 Fertilidade dos solos tropicais	6
2.5 Atributos hidráulicos e econômicos	7
3 METODOLOGIA.....	9
3.1 Área de estudo	9
3.2 Amostragem da vegetação.....	10
3.3 Estrutura funcional	11
3.4 Amostragem do solo.....	13
3.5 Análise dos dados	14
4 RESULTADOS DA PESQUISA.....	15
5 CONCLUSÃO.....	25
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	26
Apêndices.....	33

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Nomenclatura dos atributos hidráulicos medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil	12
Tabela 2 - Nomenclatura dos atributos econômicos medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil	12
Tabela 3 - Espécies mais abundantes ocorrendo no Parque Estadual da Mata das Flores	13
Tabela 4 - Nomenclatura dos componentes químicos do solo que Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil	13
Apêndice A – Média dos dados dos atributos hidráulicos por parcela medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil	33
Apêndice B – Média dos dados dos atributos econômicos por parcela medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil	34
Apêndice C – Dados dos componentes químicos do solo coletados no Parque Estadual Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil	35

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - O local de estudo está localizado no Parque Estadual Mata das Flores, município de Castelo, Espírito Santo (ES), Brasil	10
Figura 2. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os atributos hidráulicos	15
Figura 3. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os atributos econômicos	16
Figura 4. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os dados dos componentes químicos do solo	17
Figura 5. Análise de Redundância (RDA) entre a composição química do solo e os atributos hidráulicos da vegetação	18
Figura 6. Análise de Redundância (RDA) entre a composição química do solo e os atributos econômicos da vegetação	19

1. INTRODUÇÃO

1.1 O problema e sua importância

A Floresta Atlântica é uma das vegetações com a maior riqueza de espécies no mundo (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Além disso, a vegetação deste bioma está distribuída ao longo de áreas com elevada heterogeneidade ambiental (RODRIGUES; VILLA; NERI, 2019) e sob constante degradação (MYERS et al., 2000). A Floresta Atlântica, mesmo com a fragmentação e a proximidade de áreas urbanas, ainda desempenha um papel importante na provisão de serviços ecossistêmicos (JOLY et al., 2019). Atualmente, essa vegetação é um dos três *hotspots* mais vulneráveis às mudanças climáticas (BELLARD et al., 2014). No entanto, ainda há muito a ser aprendido sobre o atual cenário climático e a resposta das florestas tropicais.

As mudanças climáticas afetam fortemente importantes processos ecossistêmicos (O'CONNELL et al. 2018). Por exemplo, em eventos de seca, as plantas podem redistribuir os nutrientes para outras partes, servindo como um mecanismo de sobrevivência durante esse período de estresse hídrico (TAIZ et al., 2017). Com a senescência das folhas como decorrência da seca, a serrapilheira depositada no solo das florestas apresenta menor qualidade (TAIZ et al., 2017). Esse processo pode causar danos diretamente ao ecossistema, dado que a limitação de nutrientes pode diminuir fortemente as taxas fotossintéticas e, portanto, a forma, o crescimento e a sobrevivência das espécies (FATICHI et al., 2014).

Conseqüentemente, a morfologia das plantas está ligada diretamente à variação ambiental em que a vegetação está sofrendo pressão, como a umidade, a precipitação, a luz e os nutrientes do solo (SAVAGE & CAVENDER-BARES, 2011). Uma forma de conhecer os mecanismos de coexistência das plantas em uma floresta é a partir do entendimento sobre os atributos funcionais (VIOLLE et al., 2007). Os atributos podem ser classificados de acordo com as diferentes respostas das plantas às variáveis do ambiente, atributos econômicos são relacionados ao uso da luz e sequestro de carbono, enquanto que os atributos hidráulicos são relacionados às trocas gasosas e capacidade de transporte de água (LI et al., 2015). Espécies com

atributos diferentes têm necessidades e preferências diferentes em relação aos recursos e, por conseguinte, irão competir menos quando comparadas com as espécies que possuem atributos muito similares (ADLER et al., 2013). A compreensão das características funcionais das espécies em diferentes habitats, como ao longo de um gradiente topográfico, pode ajudar a explicar de que modo tantas espécies coexistem na Floresta Atlântica.

A topografia controla variáveis bióticas e abióticas importantes na resiliência de processos ecossistêmicos (NETTESHEIM et al., 2018; HOLLUNDER et al. 2022). Por exemplo, baixadas de florestas tropicais proporcionam maior disponibilidade de água e nutrientes, em contrapartida, ambientes de topo de morro são mais secos e com maior incidência de luz (HOLLUNDER et al., 2021). Logo, é esperado que nas baixadas os atributos hidráulicos apresentem maior destaque pela disponibilidade de recursos, e nos topos de morro os atributos econômicos se destaquem.

Nesse contexto, os atributos hidráulicos e econômicos são indicadores de como as espécies se aclimatam aos fatores ambientais impostos pelo gradiente topográfico. Porém, pouco se sabe ainda sobre como a fertilidade do solo pode afetar os atributos funcionais. Espera-se que essas variáveis ambientais controladas pela topografia desempenhem um papel importante na estrutura da vegetação de sub-bosque bem como nos seus atributos funcionais.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo geral

Este trabalho teve como objetivos verificar se o gradiente de fertilidade se correlaciona com a variação funcional de atributos hidráulicos e econômicos em um fragmento de Floresta Atlântica do Parque Estadual de Mata das Flores.

Nossas hipóteses foram: 1) de que as baixadas apresentam maior fertilidade que os habitats de topos de morro e, 2) de que há uma associação entre os nutrientes no solo e os atributos funcionais ao longo do gradiente topográfico estudado.

1.2.2 Objetivos específicos

- Entender como os atributos hidráulicos e econômicos respondem ao gradiente topográfico;
- Compreender como gradientes topográficos afetam a fertilidade do solo;
- Perceber como a fertilidade do solo explica a variação funcional das plantas em um gradiente topográfico.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A Floresta Atlântica

Compreendendo 15% do território nacional e abrigando uma população de 145 milhões de brasileiros, a Floresta Atlântica testemunhou o progresso da colonização do solo brasileiro e do conforto dos imigrantes, atualmente preservada em apenas 12,4% de sua extensão original (SOS Mata Atlântica, 2021). Zandonadi (1992), descreveu a Mata Atlântica capixaba intocada, observada por ele no início do século XX: “Enormes árvores de madeira de lei (cedros, jequitibás, perobas, angicos, cabiúnas, óleos de copaúba, jatobás, bicuíbas, ipês, gibatões, canelas, orelhas d’onça, pereiras e muitas outras espalhadas na várzea, encostas e serras) faziam um conjunto soberbo, inigualável na maioria das regiões do Estado e do País. [...] Na minha adolescência, conheci tão descomunal floresta e pude presenciar o manejo dos machados por experientes machadeiros, golpeando e destruindo tão indefesa grandiosidade”. Tal colonização resultou em um bioma intensamente degradado durante o último meio milênio (MORELLATO & HADDAD 2000).

Tamanha diversidade ecossistêmica, atrelada à exploração e ao intenso crescimento populacional, o fez ser considerado um *hotspot* de biodiversidade, e juntamente com a ascensão das mudanças climáticas associada a fragilidade dessa floresta tropical diante da mesma, também é conhecida como um dos três *hotspots* mais vulneráveis às mudanças climáticas (BELLARD et al., 2014).

A Mata Atlântica apresenta uma das maiores riquezas do planeta (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000), essa vegetação tropical se manifesta em diversas fitofisionomias ao decorrer da costa atlântica brasileira, apresentando ecossistemas com relevos, condições edafoclimáticas e geomorfológicas diferentes (OLIVEIRA-FILHO et al. 2006). Isso é evidenciado em uma vegetação distribuída ao longo de áreas com elevada heterogeneidade ambiental (RODRIGUES; VILLA; NERI, 2019).

2.2 Mudanças Climáticas

Eventos climáticos extremos são definidos em circunstâncias que alterem as características climáticas do planeta, variando os fatores observados para valores maiores ou menores do que a normalidade (IPCC, 2022). Esses eventos podem ter

caráter continental, como as recentes geadas intensas na América do Norte, e as volumosas e torrenciais chuvas na Europa, como também a nível mundial, a exemplo do El Niño. O El Niño representa uma alteração no clima mundial, resultante do aquecimento das águas do Oceano Pacífico Equatorial em relação à média histórica (ARAGÃO, 2000). A anomalia nesse sistema oceano/atmosfera, pode afetar negativamente diversas regiões pelo planeta, como o aumento da pluviosidade no sul do continente sulamericano e sudeste dos EUA, e seca no centro do continente africano e no nordeste brasileiro (ARAGÃO, 2000). O El Niño começou a ter destaque na década de 60, e de lá pra cá tivemos várias ocorrências ao decorrer dos anos, ressaltando-se como eventos fortes os anos de 1982/1983 e 1997/1998 (TIMMERMANN et al., 2018), e recentemente 2014/2016 (KOGAN & GUO, 2017).

No Brasil, os efeitos do El Niño têm uma característica marcante, ele se manifesta como seca na região Norte e Nordeste, e no aumento das chuvas na região Sul (DA SILVA, 2000). Já na região Sudeste, que se encontra em área de transição entre as regiões mencionadas acima, o El Niño pode ter um efeito variável de acordo com os estados (MINUZZI et. al., 2006). No estado de São Paulo, durante os El Niños de 1982/1983 e 1997/1998, o período chuvoso tardou a terminar; enquanto que nas regiões Sul e Oestes mineiras, na divisa com São Paulo, durante os El Niños de 1986/1988 e 1991/1993, foi observado respectivamente, o término precoce e tardio do período chuvoso (MINUZZI et. al., 2006). Recentemente, no período de 2014/2016, a região Sudeste sofreu uma das maiores secas já registradas na história, resultados do El Niño ocorrido nesse período, que dificultou os mecanismos dinâmicos da atmosfera em transformar a umidade em chuva (BRAGA & MOLION, 2018).

2.3 Topografia e Estrutura da Vegetação

Gradientes topográficos são as principais fontes da heterogeneidade ambiental na Floresta Atlântica (JUCKER et al., 2018). A topografia controla importantes variáveis bióticas e abióticas ambientais: os nutrientes do solo e a disponibilidade de água e luz (FYLLAS et al., 2017; HOLLUNDER et al., 2021), a estrutura de comunidades vegetais, como a cobertura de dossel (HARDWICK et al., 2015), na abundância e nas características fisiológicas das espécies, como, por exemplo, a área

foliar, o teor de matéria seca da folha e a densidade estomática (DE KORT et al., 2020).

Em geral, as baixadas têm maior umidade, fertilidade e densidade do dossel, enquanto os topos de morros têm maior temperatura, luminosidade e densidade de indivíduos (OBERBAUER; BILLINGS, 1981; WERNER; HOMEIER, 2015). Tais gradientes determinam as respostas das plantas e seus atributos de resposta ao ambiente (GARNIER; NAVAS, 2013), e, por isso, são tão importantes para explicar os padrões de estruturação das comunidades vegetais.

Em locais mais úmidos, como as baixadas e grotas, as plantas tendem a investir em características para o uso dos recursos mais rapidamente, como o crescimento em altura e maior área foliar, (MARACAHIPES et al., 2018; HOLLUNDER et al., 2021). Em locais mais secos, como em florestas secas e topos de morro, as plantas desenvolvem características para conservar seus recursos, como folhas e casca mais espessas e lenho mais denso (MARACAHIPES et al., 2018; HOLLUNDER et al., 2021). Nesse contexto, os atributos funcionais são indicadores de como as espécies se adaptaram aos fatores ambientais impostos pelo gradiente topográfico. Espera-se que essas variáveis ambientais controladas pela topografia desempenhem um papel importante na estrutura da vegetação do sub-bosque, bem como nos seus atributos funcionais.

2.4 Fertilidade dos solos tropicais

A disponibilidade de nutrientes pode variar ao longo dos gradientes topográficos, pois os nutrientes são lixiviados dos topos de morro para as baixadas. (WERNER; HOMEIER, 2015; HOLLUNDER et al., 2022). A composição das comunidades de plantas em gradientes topográficos também pode ser influenciada pela disponibilidade de nutrientes do solo (GUAN et al., 2015). Portanto, em um ambiente com limitação de nutrientes, as plantas competem intensamente por esses nutrientes (WERNER; HOMEIER, 2015). Dessa forma, o desempenho das espécies - via crescimento, reprodução e sobrevivência - pode ser afetado pela disponibilidade de nutrientes ao longo de um gradiente topográfico.

Os solos da Mata Atlântica são mais pobres do que quando comparados a outras florestas tropicais, como a floresta amazônica (MARTINS, 2010). Isso se deve, principalmente, à composição do material de origem do solo, normalmente o granito, e a topografia associada à alta precipitação (MARTINS, 2010). Relevos mais íngremes, em consórcio com altas taxas de pluviosidade, acarretam uma alta lixiviação, o que contribui para a erosão de partículas e também para a formação de solos rasos (MARTINS, 2010). Porém, a ciclagem de nutrientes da vegetação desse bioma pode ajudar na recuperação da fertilidade do solo do mesmo (VIEIRA et al., 2020).

Os ambientes de baixadas apresentam maior fertilidade do que os habitats em declive ou topo de morro (HOLLUNDER et al., 2021). Além de receber a lâmina d'água contendo as partículas de nutrientes pela lixiviação, as baixadas apresentam uma estrutura de vegetação diferente, com um dossel mais denso e mais recursos disponíveis, o que propicia mais deposição de serrapilheira e uma maior ciclagem de nutrientes (MARTINS, 2010; HOLLUNDER et al., 2021; HOLLUNDER et al., 2022)

2.5 Atributos funcionais

Um atributo é qualquer característica ligada ao crescimento, à sobrevivência, à reprodução e/ou à perpetuação (DÍAZ; CABIDO, 2001; VIOLLE et al., 2007). Atributos podem ser categorizados de acordo com a resposta a diferentes variáveis. (LI et al., 2015). Dentre os atributos, encontram-se econômicos, que são relacionados ao uso da luz e sequestro de carbono, enquanto que os atributos hidráulicos são relacionados às trocas gasosas e capacidade de transporte de água (LI et al., 2015). A variação dos atributos hidráulicos de uma planta não está necessariamente relacionada à variação dos atributos econômicos (POWELL et al., 2017), mas essas características são fortemente influenciadas pela estrutura da vegetação, no tamanho de seu dossel e na disponibilidade de água, no solo e na umidade do ar (LIU et al., 2019).

Como exemplo, o aumento da transpiração das plantas está associado ao aumento da umidade relativa do ar no sub-bosque (HARDWICK et al., 2015). Já a área foliar específica varia entre as espécies em resposta aos gradientes ambientais: em ambientes de luminosidade limitada as plantas geralmente têm uma área foliar

específica maior para maximizar a fotossíntese (EVANS & POORTER, 2001; HODGSON et al. 2011). Em contrapartida, em ambientes com luz abundante, as plantas geralmente têm uma área foliar específica menor para minimizar a perda de água e maximizar a defesa contra predadores e patógenos (EVANS & POORTER, 2001; HODGSON et al. 2011).

Os atributos também podem entrar em uma classificação, quanto ao uso dos recursos disponíveis (GORNÉ, 2020). Em ambientes com maior disponibilidade de recursos como água e nutrientes, as espécies tendem a investir em características para o uso desses recursos mais rapidamente (atributos aquisitivos) (MARACAHIPES et al., 2018). Já em habitats mais secos, onde a disponibilidade de recursos é baixa, as plantas desenvolvem características para preservar esses recursos (atributos conservativos) (MARACAHIPES et al., 2018).

3 METODOLOGIA

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual de Mata das Flores (PEMF), localizado entre as coordenadas 20°36'33.54"S e 41°10'15.97"W (Figura 1). O PEMF se situa no domínio da Floresta Atlântica, apresentando a fitofisionomia de Floresta Ombrófila de Terras Baixas (OLIVEIRA-FILHO et al., 2005), apesar de apresentar áreas com características de Floresta Semidecidual. O local de estudo apresenta uma elevada variação topográfica, desde baixadas úmidas até topos de morro mais secos (HOLLUNDER et al., 2021), e a diversidade da comunidade vegetal lenhosa apresenta mudanças significativas ao longo do gradiente (HOLLUNDER et al., 2014). O parque é adjacente à área urbana do Município de Castelo, Espírito Santo. Sua área constitui um dos últimos remanescentes de Floresta Atlântica protegidos da região, além de ser um importante corredor ecológico conectado aos Parques Estaduais de Forno Grande e da Pedra Azul, situados em áreas de maior altitude. O entorno imediato desse Parque é constituído principalmente por propriedades rurais que cultivam café e criam gado em pastagens.

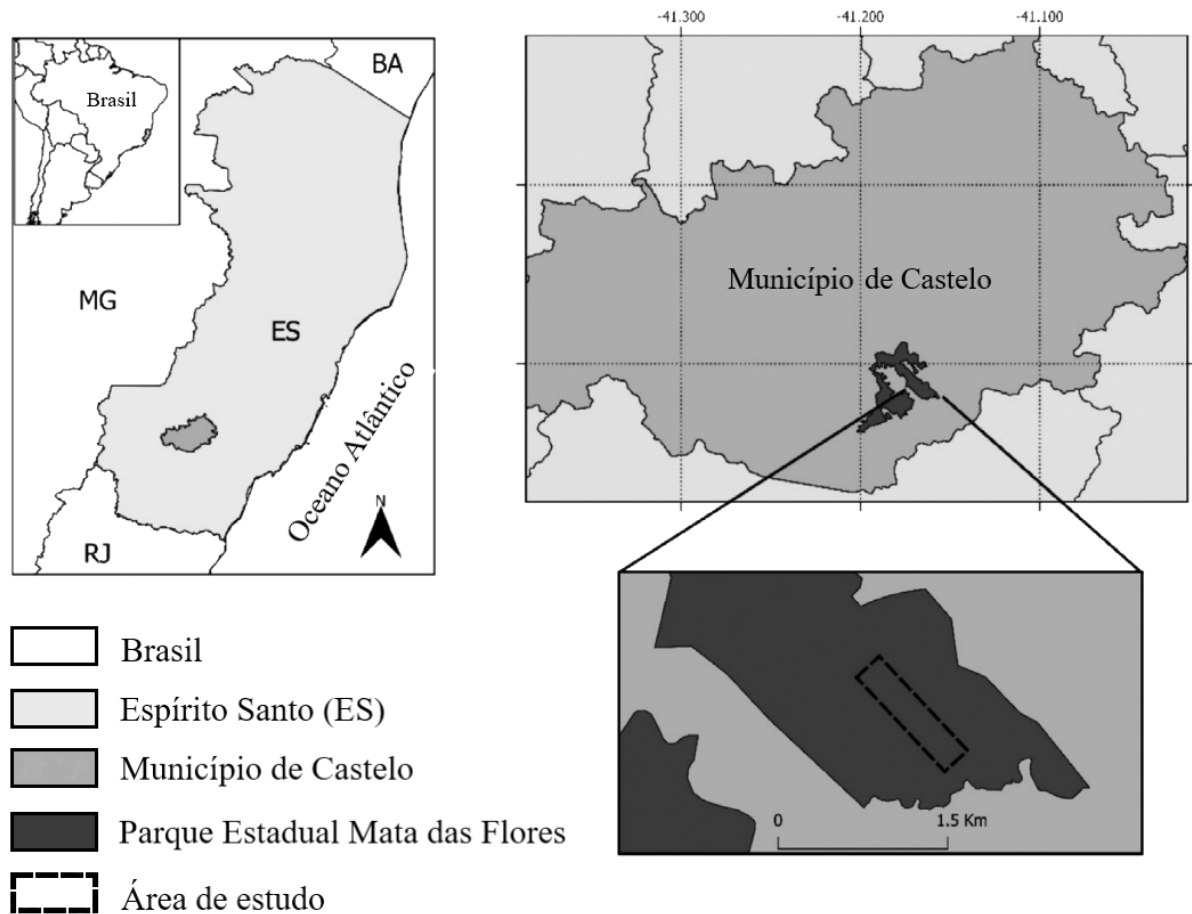


Figura 1 - O local de estudo está localizado no Parque Estadual Mata das Flores, município de Castelo, Espírito Santo (ES), Brasil

Fonte: Adaptado de Hollunder et al., 2021.

3.2 Amostragem da vegetação

Este estudo teve como base o levantamento da vegetação do sub-bosque do Parque Estadual de Mata das Flores que foi realizado entre os períodos de 2013 e 2014. A amostragem consistiu em 50 parcelas dispostas em pares alinhadas em uma transecção ao longo de um gradiente de topografia (de 100 a 220 metros de altitude). As parcelas apresentam um tamanho de 10 m x 10 m. As duas parcelas de um mesmo par possuem distância de 10 metros uma da outra e a distância entre os pares é de 20 metros. As transecções de cada fragmento têm 750 m de extensão. Em cada parcela, foram amostrados os indivíduos lenhosos com diâmetro à altura do peito (DAP, 1,37 metros) maior ou igual a 1 cm para a obtenção dos dados de composição e abundância do sub-bosque (HOLLUNDER et al., 2014).

3.3 Estrutura funcional

Para este projeto foram usados 8 atributos hidráulicos (Tabela 1) e 7 econômicos (Tabela 2) para todas as 10 espécies mais abundantes (Tabela 3) de 20 parcelas do fragmento. Os atributos foram medidos em 2019, durante o doutorado de R. Hollunder (HOLLUNDER, 2022). Todos os atributos foram medidos de acordo com Pérez-Harguindeguy et al., (2013) e Smith; Smith (1942). Foi usado 1 indivíduo adulto por parcela por espécie. Sempre que possível, folhas com sintomas óbvios de ataque de patógenos ou herbívoros foram evitadas e oito folhas por indivíduo foram coletadas nas partes menos sombreadas. Todas as folhas foram colocadas em sacos plásticos com papel úmido, a fim de preservar o turgor foliar para aferir todas as demais características em laboratório. Para área foliar, usamos um medidor de área (LI-3100C). Essas mesmas folhas foram secas em estufa (60°C até atingir massa constante) e pesadas para determinação da massa seca. A área foliar específica foi então calculada dividindo a área foliar pela massa seca da folha (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Utilizou-se o método dimensional para o cálculo da densidade do lenho (volume de uma amostra cilíndrica medindo seu comprimento total e seu diâmetro). O índice de balanço de nitrogênio foi calculado usando um clorofilômetro (DUALEX SCIENTIFIC+TM). A relação C/N foi obtida a partir de análises feita em laboratório terceirizado.

Para as características anatômicas, foi feito um pequeno corte de uma das folhas para fazer o processo de reversão da herborização (reidratação) (SMITH; SMITH, 1942), a seguir foi feito o armazenamento em etanol 70%. Portanto, os fragmentos foliares reidratados passaram pelo processo de limpeza. A seção da folha foi corada com safranina aquosa a 1%. As lâminas foram montadas com gelatina glicerizada. As análises laminares foram realizadas usando um microscópio Leica DM 2500. Fotos do microscópio de lâminas foram obtidas usando a objetiva de 5X para estimar a densidade das veias, a objetiva de 20X para estimar a densidade estomática e a objetiva de 40X para medir o comprimento da abertura estomática, largura da célula de guarda estomática e comprimento da célula de guarda estomática. Usando as características anatômicas, calculamos o índice de poros estomáticos (SPI; SACK et al. 2003) e a condutância estomática máxima ao vapor de água (gwmax; FRANKS e FARQUHAR 2001). Com os dados de cada atributo por indivíduo, foi realizado uma

média, para que uma tabela com os valores médios por parcela fosse utilizada na análise de dados (Apêndice A e B).

Tabela 1. Nomenclatura dos atributos hidráulicos medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil.

Atributos	Código
Altura da planta	H
Densidade de venação	VD
Densidade estomática	SD
Comprimento da célula guarda estomática	SGL
Largura da célula guarda estomática	SGW
Comprimento da abertura estomática	SAL
Condutância estomática máxima ao vapor de água	g_{wmax}
Índice do poro estomático	SPI

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Tabela 2. Nomenclatura dos atributos econômicos medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil.

Atributos	Código
Área foliar	LA
Área foliar específica	SLA
Clorofila	CLO
Conteúdo de matéria seca da folha	LMDC
Densidade do lenho	WD
Relação Carbono/Nitrogênio	C/N
Índice do balanço de nitrogênio	IBN

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Tabela 3. Espécies mais abundantes ocorrendo no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil.

Espécies	Família	Abundância
<i>Senefeldera verticillata</i> (Vell.) Croizat	Euphorbiaceae	835
<i>Actinostemon verticillatus</i> (Klotzsch) Baill.	Euphorbiaceae	814
<i>Conchocarpus rubrus</i> (A.St.Hil.) Bruniera & Groppo	Rutaceae	280
<i>Capparidastrum frondosum</i> (Jacq.) Cornejo & Iltis	Capparaceae	24
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) E ex Kallunki	Rutaceae	82
<i>Erythrochiton brasiliensis</i> Nees & Mart.	Rutaceae	76
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	Euphorbiaceae	37
<i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir.	Malvaceae	32
<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	Moraceae	20
<i>Pachystroma ilicifolium</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae	13

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

3.4 Amostragem do solo

Para este trabalho foram utilizados dados de 11 componentes químicos do solo (nutrientes do solo) (Tabela 4) medidos ao longo do gradiente topográfico. Os dados foram coletados em 2017 (HOLLUNDER, 2018). Em cada parcela foram coletadas cinco subamostras de solo (20 cm de profundidade). Essas cinco subamostras foram homogeneizadas para obter uma amostra composta por parcela (Apêndice C), totalizando 20 amostras finais.

Tabela 4. Nomenclatura dos componentes químicos do solo coletados no Parque Estadual Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil.

Atributos	Código
Fósforo	P
Potássio	K
Cálcio	Ca
Magnésio	Mg
Alumínio	Al
Acidez Total/Potencial	H+Al
Potencial Hidrogeniônico	pH
Matéria Orgânica	MO
Cobre	Cu
Manganês	Mn
Sódio	Na

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

3.5 Análise dos dados

Duas Análises de Componentes Principais (PCA, LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) foram feitas usando os dados dos atributos hidráulicos e com os atributos econômicos. Outra PCA foi feita usando os dados dos componentes químicos do solo. Duas Análises de Redundância (RDA, LEGENDRE; LEGENDRE, 2012) foram feitas para entender a relação entre os componentes químicos do solo com cada conjunto de atributos hidráulicos e econômicos. Todas as análises foram realizadas no Ambiente R (R CORE TEAM, 2022) com o uso do pacote vegan (OKSANEN et al., 2010) e ggplot2 (WICKHAM, 2016).

4 RESULTADOS DA PESQUISA

O eixo 1 (44,6%) da PCA (Análise de Componentes Principais) mostrou um gradiente topográfico. Os dados dos atributos hidráulicos indicaram que os atributos de comprimento e largura da célula guarda, comprimento da abertura estomática e condutância estomática estão associados a baixos valores dos atributos densidade estomática e de venação (Figura 2). A PCA mostra que o atributo do índice do poro estomático apresenta valores mais constantes ao longo do gradiente, e não teve associação significativa com os outros atributos.

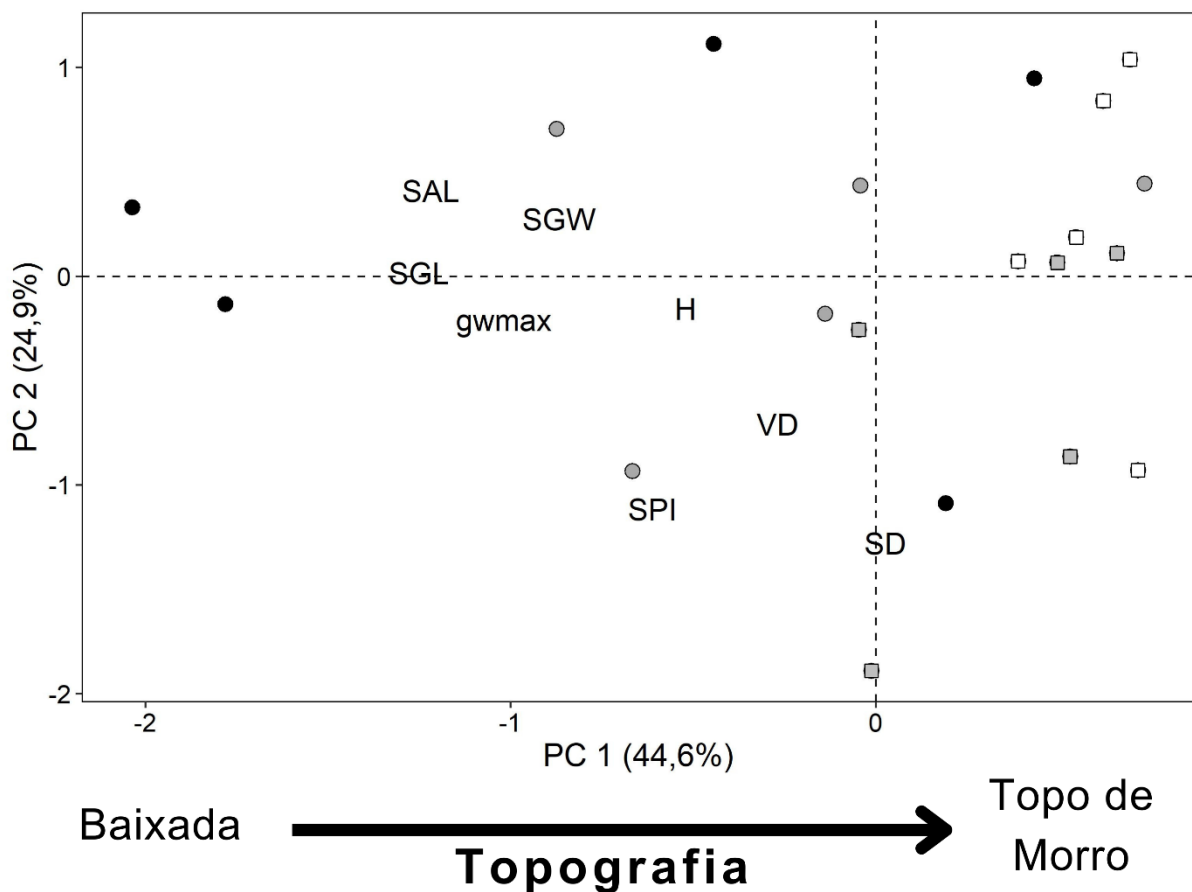


Figura 2. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os atributos hidráulicos.

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: SAL (comprimento da abertura estomática), SGL e SGW (comprimento e largura da célula guarda estomática respectivamente), gwmax (condutância estomática máxima ao vapor de água), H (altura), SPI (índice do poro estomático), VD (densidade de venação) e SD (densidade estomática). Círculo preto: parcela em baixada; círculo cinza: parcela em declive 1; quadrado cinza: parcela em declive 2; quadrado branco: parcela em topo de morro.

O eixo 1 (53,5%) da PCA mostrou novamente um gradiente topográfico. Os dados dos atributos econômicos indicaram que os baixos valores dos atributos LDMC e WD estão associados a altos valores dos atributos área foliar específica, índice do balanço de nitrogênio e área foliar (Figura 3). O eixo 2 (19,2%) da PCA, mostrou outro gradiente existente em que clorofila se relacionou negativamente com a relação carbono/nitrogênio, e ambos contrastantes a área foliar específica, índice do balanço de nitrogênio e área foliar (Figura 3).

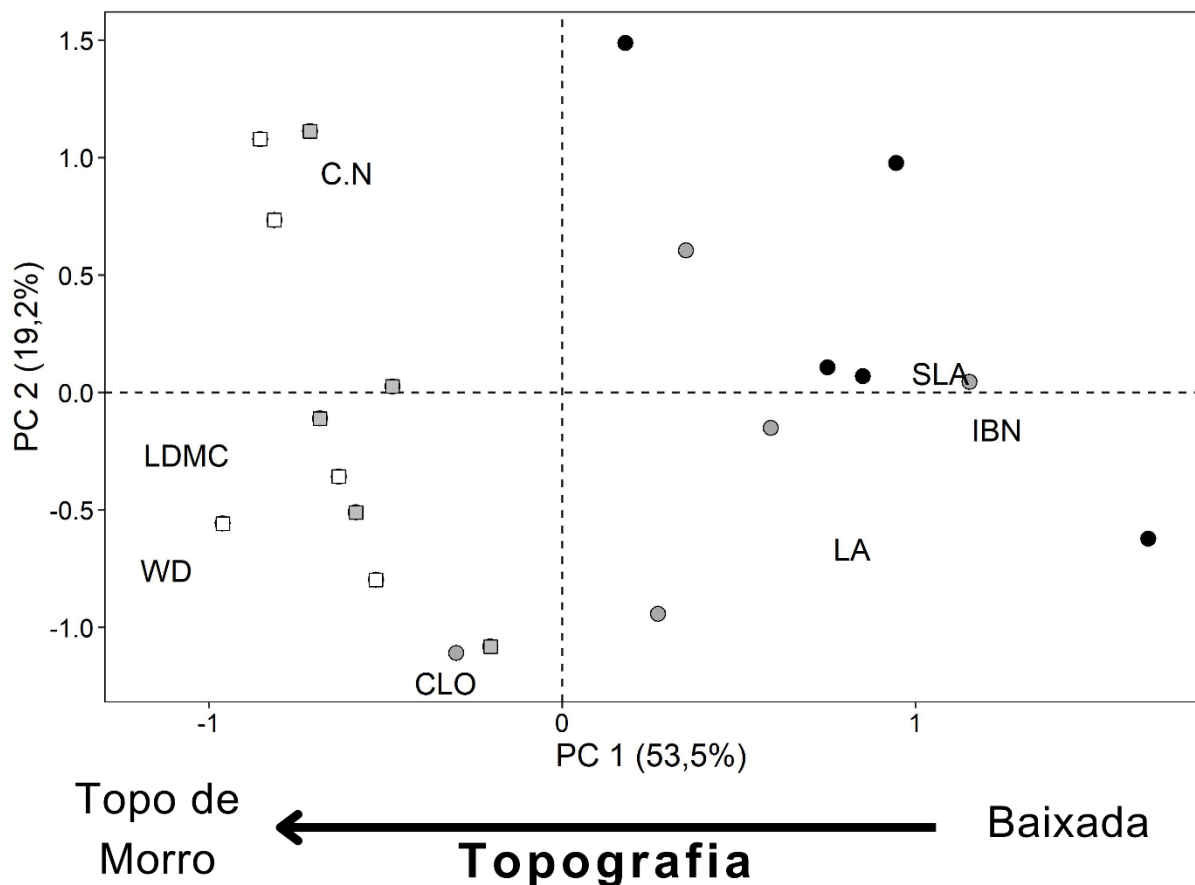


Figura 3. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os atributos econômicos.

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: C:N (relação carbono/nitrogênio), LDMC (Conteúdo de matéria seca da folha), WD (densidade do lenho), CLO (clorofila), LA (área foliar), SLA (área foliar específica) e IBN (Índice do balanço de nitrogênio). Círculo preto: parcela em baixada; círculo cinza: parcela em declive 1; quadrado cinza: parcela em declive 2; quadrado branco: parcela em topo de morro.

A partir dos dados obtidos da análise dos componentes químicos do solo coletado em 2017, o eixo 1 (64,1%) da PCA (Figura 4), revelou que locais com valores elevados dos nutrientes fósforo, potássio, magnésio, cálcio, sódio, cobre e manganês, estão associados negativamente a locais de altos valores de alumínio e acidez total. Apesar do pH não ser um fator influenciado somente por nutrientes, ele também acompanhou esse gradiente. A matéria orgânica não se mostrou tão associada positivamente a maioria dos nutrientes, porém também apresentaram uma associação negativa para altos valores de acidez. O Eixo 2 (14,4%) não apresenta um gradiente significativo.

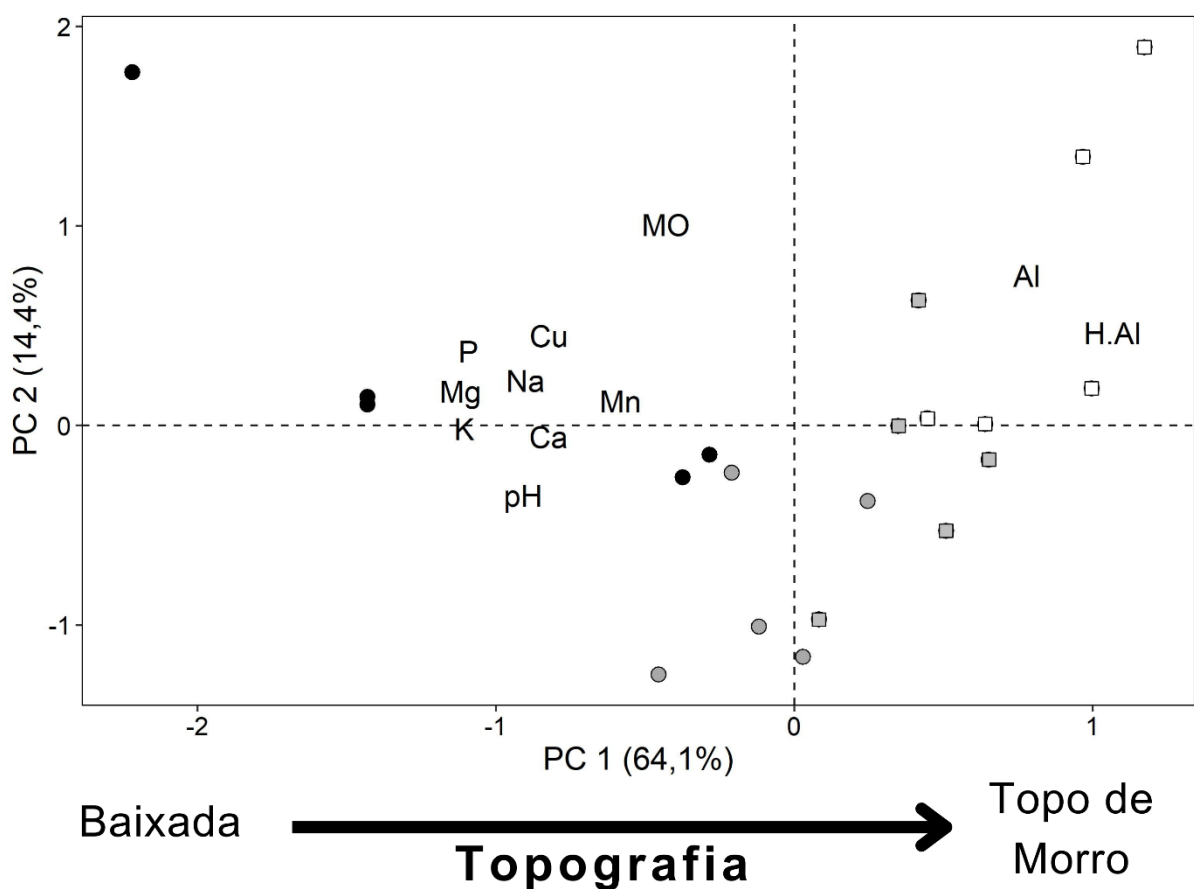


Figura 4. Análise de Componentes Principais (PCA) utilizando os dados dos componentes químicos do solo.

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: MO (matéria orgânica), P (fósforo), Mg (magnésio), K (potássio), Cu (cobre), Na (sódio), Ca (cálcio), pH (potencial hidrogeniônico), Mn (manganês), Al (alumínio) e H.Al (acidez total/potencial). Círculo preto: parcela em baixada; círculo cinza: parcela em declive 1; quadrado cinza: parcela em declive 2; quadrado branco: parcela em topo de morro.

A Análise de Redundância (RDA) apresentou uma correlação de 31% ($R^2=0,31$), entretanto, os resultados foram significativos ($p<0,05$). O eixo 1 (36,5%) mostrou que fósforo, potássio, magnésio, cálcio, sódio, cobre, manganês, matéria orgânica e pH do solo foram associados ao comprimento e à largura da célula guarda, comprimento da abertura estomática e condutância estomática (Figura 5). Além disso, as variáveis do solo alumínio e acidez total foram associados negativamente à maioria dos atributos hidráulicos da vegetação. A densidade estomática apresentou uma leve associação positiva com alumínio e acidez total. Densidade de venação, altura e índice do poro estomático não apresentaram grandes conexões com as variáveis do solo.

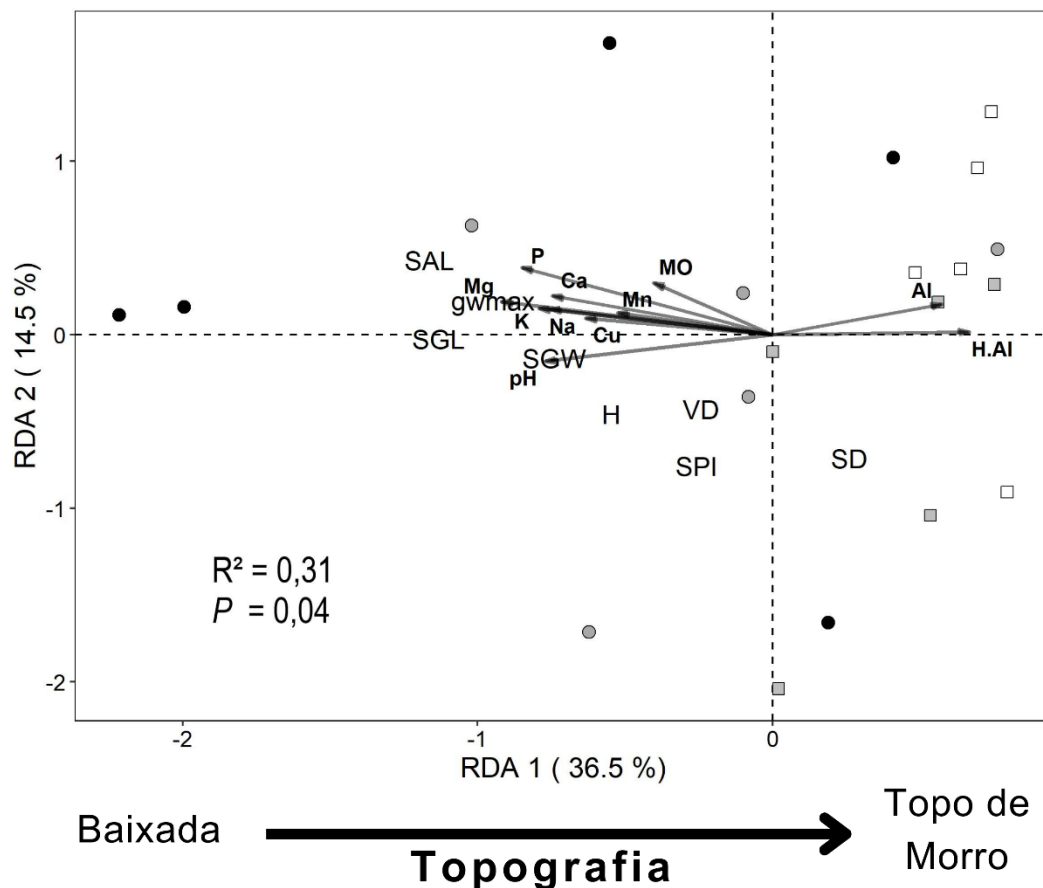


Figura 5. Análise de Redundância (RDA) entre a composição química do solo e os atributos hidráulicos da vegetação.

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: SAL (comprimento da abertura estomática), SGL e SGW (comprimento e largura da célula guarda estomática respectivamente), gwmax (condutância estomática máxima ao vapor de água), H (altura), SPI (índice do poro estomático), VD (densidade de venação), SD (densidade estomática), MO (matéria orgânica), P (fósforo), Mg

(magnésio), K (potássio), Cu (cobre), Na (sódio), Ca (cálcio), pH (potencial hidrogeniônico), Mn (manganês), Al (alumínio) e H.Al (acidez total/potencial). Círculo preto: parcela em baixada; círculo cinza: parcela em declive 1; quadrado cinza: parcela em declive 2; quadrado branco: parcela em topo de morro.

A segunda RDA, apontou uma correlação de 33% ($R^2=0,33$), mas os resultados também se mostraram significativos ($p<0,05$). Para as variáveis do solo com os atributos econômicos, o eixo 1 da RDA (42,8%) mostrou que fósforo, potássio, magnésio, cálcio, sódio, cobre, manganês, matéria orgânica e pH do solo foram associados à área foliar específica e ao índice do balanço de nitrogênio (Figura 6). Por outro lado, a RDA mostrou que as variáveis do solo alumínio e acidez total foram associadas ao conteúdo de matéria seca da folha e densidade do lenho. A relação carbono/nitrogênio e área foliar não apresentaram associações positivas com as variáveis do solo. Entretanto, a área foliar demonstrou uma ligação negativa com as variáveis alumínio e acidez total.

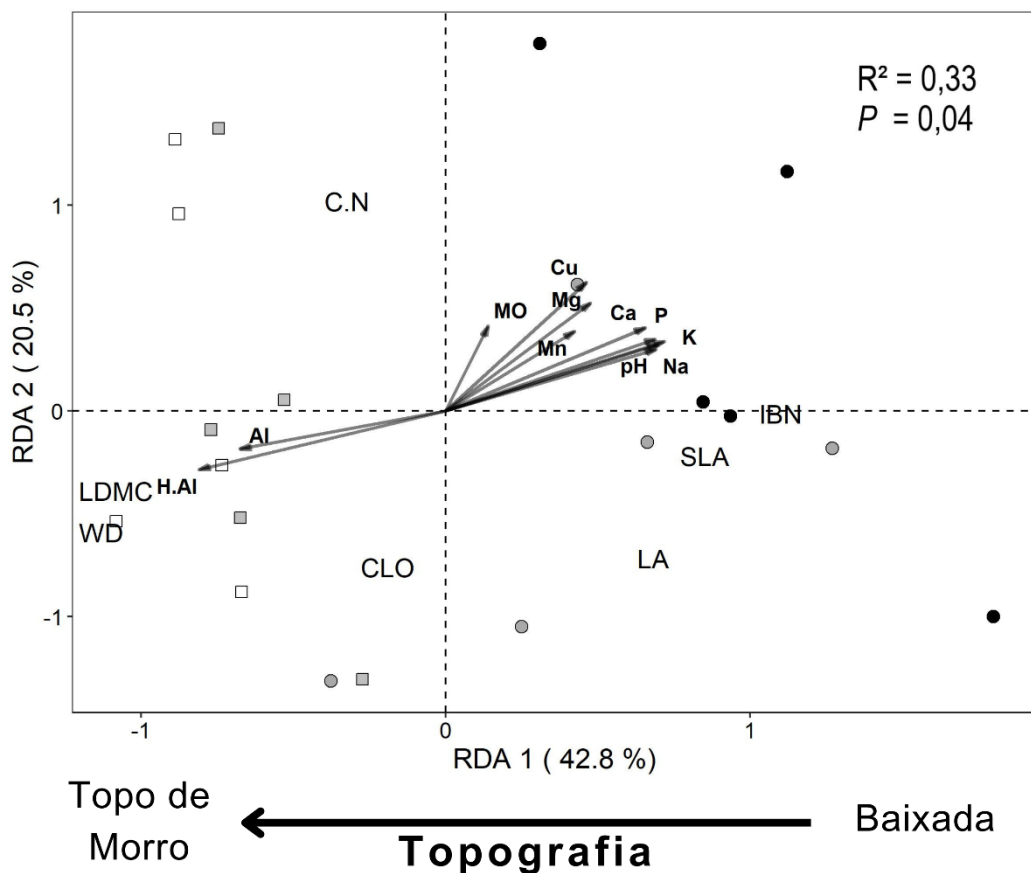


Figura 6. Análise de Redundância (RDA) entre a composição química do solo e os atributos econômicos da vegetação.

Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: C:N (relação carbono/nitrogênio), LDMC (Conteúdo de matéria seca da folha), WD (densidade do lenho), CLO (clorofila), LA (área foliar), SLA (área foliar específica), IBN (Índice do balanço de nitrogênio), MO (matéria orgânica), P (fósforo), Mg (magnésio), K (potássio), Cu (cobre), Na (sódio), Ca (cálcio), pH (potencial hidrogeniônico), Mn (manganês), Al (alumínio) e H.Al (acidez total/potencial). Círculo preto: parcela em baixada; círculo cinza: parcela em declive 1; quadrado cinza: parcela em declive 2; quadrado branco: parcela em topo de morro.

As características ambientais, induzidas principalmente pela topografia, além de determinar quais espécies habitam um local, também influenciam as características estruturais das plantas, como a morfologia das folhas (FERREIRA, 2019). Logo, a morfologia das folhas está fortemente correlacionada à umidade do solo, aos níveis de precipitação, à disponibilidade de luz e à distribuição das espécies ao longo de gradientes ambientais (SAVAGE & CAVENDER-BARES, 2011).

O eixo 1 (44,6%) da PCA da Figura 2 mostrou que os atributos hidráulicos variam ao longo do gradiente topográfico. Eles estão fortemente associados ao transporte de água e às trocas gasosas (LI et al., 2015). Ambientes de topo de morro são mais secos e com maior incidência de luz (HOLLUNDER et al., 2021), e, para se aclimatar a esses locais, as plantas apresentam uma maior quantidade de estômatos menores, com células guardas de tamanhos reduzidos, além de menor condutância estomática (BOEGER & WISNIEWSKI, 2003; CARINS MURPHY et al., 2016).

Características como fechamento de estômatos rápido e estômatos pequenos aumentam as taxas de sobrevivência em ambientes mais secos, pois estômatos menores têm o fechamento estomático mais rápido (TAIZ et al., 2017). Tais atributos auxiliam a planta a não perder água caso a umidade diminua, ou em ambientes mais secos como esses. Com mais estômatos, a planta precisa aumentar a densidade de Venação para distribuição hidráulica, e assim realizar as trocas gasosas. Portanto, a densidade de venação está associada a densidade estomática, e, para que o balanço das trocas gasosas aconteça de forma equilibrada, o índice do poro estomático (% de trocas gasosas) também estará associado positivamente a esses atributos (LI et al., 2015).

Em contrapartida, nos habitats de baixadas os estômatos apresentaram maior tamanho, mas em menor quantidade. Nas baixadas, a planta pode investir em um mecanismo de trocas gasosas mais eficiente pois a água está mais disponível, de

modo que, com estômatos maiores e melhor condutância estomática, ela realize mais fotossíntese, a fim de compensar a pouca disponibilidade de luz (GIORDANO, C. V. et al., 2011, ROWLAND et al., 2015).

Enquanto os atributos hidráulicos estão ligados ao transporte de água e trocas gasosas, os atributos econômicos estão relacionados ao sequestro de carbono (LI et al., 2015). Porém, o sequestro de carbono é fortemente dependente da disponibilidade de água e de luz, principalmente para as plantas C3 presentes no sub-bosque do Parque Estadual Mata das Flores (TAIZ et al., 2017). Os atributos econômicos (Figura 3) apresentaram um gradiente que se aplica veemente nesse contexto.

O eixo 1 (53,5%) mostra que a densidade da madeira e a conteúdo matéria seca da folha estão associados a locais mais secos e com maior disponibilidade de luz. O lenho que se desenvolve em habitats com menor disponibilidade hídrica como os topos de morro, apresentam maior densidade de vasos, de menor diâmetro, para melhorar o transporte e a retenção de água do xilema, o que aumenta a densidade da madeira (TAIZ et al., 2017). Já as folhas presentes em plantas, nesses ambientes, apresentam uma morfologia com tecidos mais densos e resistentes a possíveis danos, como a herbivoria, danos causados pelo dossel ralo do topo de morro - como a chuva intensa ou o vento - e incidência solar forte, e isso eleva a quantidade de massa seca da folha em relação sua massa fresca (GOMEZ BELTRAN, 2017) .

A área foliar e a área foliar específica, em contraste com o conteúdo de matéria seca da folha e densidade do lenho, apresentam maiores valores em locais úmidos e com pouca luz. As folhas em locais com maior disponibilidade de luz, assim como os topos de morro, apresentam menor área foliar quando comparadas às folhas de locais sombreados (TURNER, 1994). As baixadas disponibilizam mais recursos no solo para a planta captar (OBERBAUER; BILLINGS, 1981; WERNER; HOMEIER, 2015), então ela pode investir em folhas maiores para compensar a ausência de luz nesses ambientes (TORRES-LEITE, 2017), pois com uma maior área foliar as taxas fotossintéticas são potencializadas (WRIGHT et al. 2004) e o ganho de carbono é otimizado (ACKERLY et al. 2002). Esse trade-off entre área foliar e densidade da madeira é comumente encontrado na literatura, pois folhas maiores necessitam de mais seiva para regar esses tecidos, e madeiras mais densas não são capazes de

conduzir água com tanta intensidade (WRIGHT et al. 2007; COOMES et al. 2008; QUEIROZ, 2015).

O eixo 1 (64,1%) da PCA, na Figura 4, mostrou que solos ácidos com baixos valores de pH podem afetar a disponibilidade de nutrientes (TAIZ et al., 2004, p.106; SOUSA et al., 2007, p. 222). Em solos com pH menores que 5, nutrientes como fósforo, potássio, cálcio, magnésio, cobre e zinco acabam ficando menos disponíveis para as plantas (TAIZ et al., 2017). As parcelas nas baixadas apresentaram maior quantidade de nutrientes, maiores valores de pH e menores índices de acidez, e o contrário se observou nas parcelas de topo de morro. Esse gradiente formado pela disponibilidade de nutrientes e a acidez do solo é comum em florestas tropicais (OLIVEIRA, 2012; DE OLIVEIRA GODINHO, 2013).

Nesses ecossistemas, uma das principais causas de acidez dos solos é a decomposição da serrapilheira associada a altos índices de precipitação (TAIZ et al., 2017). Após a decomposição da matéria orgânica, íons de H⁺ podem deslocar alguns nutrientes da CTC do solo, como o potássio, magnésio, cálcio e manganês, e esses íons são levados do cume para as baixadas pela chuva no processo de lixiviação (TAIZ et al., 2017), diminuindo assim o pH nos topos de morro. O fluxo unidirecional de nutrientes do cume para as baixadas, favorecem o acúmulo deles nesses ambientes (SIEGERT et al., 2016; HOLLUNDER et al., 2022), e somado a maior disponibilidade hídrica das baixadas (OBERBAUER; BILLINGS, 1981; WERNER; HOMEIER, 2015), a diluição desses compostos na solução do solo faz com que o pH tenda a se elevar (CARVALHO et al., 2000).

A Análise de Redundância (RDA) de solos e os atributos hidráulicos (Figura 5), evidenciou que solos ácidos estão associados negativamente a maioria dos atributos hidráulicos, e que os solos mais férteis, apresentam maiores estômatos e maior condutância estomática. Segundo Wang et al. (2000), a condutância estomática é mais eficiente sob condições de solos mais férteis, como por exemplo, a adição de potássio, cálcio e manganês ao solo, melhorou as funções estomáticas de plantas das espécies do estudo e ajudaram a manter o potencial hídrico dos tecidos, aumentando assim a tolerância ao estresse térmico (WARAICH et al., 2012).

Alguns nutrientes também são muito importantes para o bom funcionamento dos atributos hidráulicos, é o caso do potássio, que com a sua disponibilidade regular,

confere às plantas estômatos de tamanhos maiores, quando comparados ao déficit do mesmo no solo (MORAES, 2006). O potássio também regula a abertura e fechamento dos estômatos, permitindo a reabertura foliar mais rápida em casos de variações momentâneas na umidade do ambiente (TAIZ et al., 2017). Ainda que esses atributos sejam principalmente influenciados pela disponibilidade hídrica no solo e a umidade na atmosfera, onde o gradiente topográfico controla fortemente essas variáveis (OBERBAUER; BILLINGS, 1981), a fertilidade do solo pode ser uma importante variável que influencia nas respostas desses processos ecossistêmicos.

A RDA de solos e atributos econômicos (Figura 6) indicou que solos ácidos estão positivamente associados a maiores valores de densidade do lenho e teor de matéria seca da folha. As parcelas encontradas nesse gradiente são as de topo de morro e com declividade elevada, já as parcelas com pH e nutrientes elevados nas baixadas, estão associadas a maiores áreas foliares. Solos com baixa disponibilidade hídrica, apresentam valores elevados de conteúdo de matéria seca da folha e densidade do lenho, bem como menores valores de área foliar (Figura 3). Porém, em ambientes de topo de morro, o déficit hídrico é acompanhado de baixos valores de pH e menor disponibilidade de nutrientes, como visto na Figura 4.

A baixa fertilidade em si também é um fator que aumenta consideravelmente a densidade da madeira (BRITO et al., 1986, LIU et al., 2012), o conteúdo de matéria seca da folha (EDWARDS et al., 2000) e diminui a área foliar específica (ORDOÑEZ et al., 2009; BOEGER & WISNIEWSKI, 2003; LIU et al., 2012). Jager et al. (2015) avaliou 16 gradientes de fertilidade diferentes, e os resultados também mostraram que em solos com baixa fertilidade, a área foliar específica apresentou valores reduzidos e conteúdo de matéria seca foliar valores mais elevados. Diante disso, vemos que o gradiente de fertilidade também afeta os atributos econômicos, paralelamente ao gradiente hídrico.

Os solos com maiores valores de nutrientes e pH alto, apresentaram comprimento e largura da célula guarda, comprimento da abertura estomática, condutância estomática, altura, área foliar, área foliar específica e o índice do balanço de nitrogênio com valores mais elevados, sendo eles relacionados aos grupos dos atributos aquisitivos. E os ambientes com solos menos férteis e mais ácidos, trouxeram o conteúdo de matéria seca da folha, a densidade do lenho e a densidade

estomática com valores mais altos, sendo esses os atributos conservativos. Quando encontramos traços aquisitivos em vegetações influenciadas pela topografia, altas taxas de sobrevivência podem estar associadas a esses atributos em eventos de seca (SCHWARTZ et al., 2020).

O gradiente de fertilidade também está associado ao crescimento, nas baixadas onde o solo é mais fértil, espera-se que as espécies apresentem atributos ligados a maiores taxas de crescimento (HOLLUNDER et al., 2021; 2022; TORRES-LEITE, 2017). Por outro lado, a menor fertilidade dos topos de morro está associada a uma menor taxa de crescimento, além de também estar associado a maiores taxas de mortalidade em eventos de seca como o EL Niño (HOLLUNDER et al., 2021; 2022). Portanto, habitats com maior disponibilidade de nutrientes e com os atributos aquisitivos se destacando, como as baixadas, podem se tornar um refúgio para as espécies em eventos de seca (HOLLUNDER et al., 2021; 2022).

5 CONCLUSÃO

A fertilidade do solo se mostrou uma variável abiótica importante nas respostas dos atributos hidráulicos e econômicos ao longo de um gradiente topográfico. As baixadas apresentaram a maior quantidade de nutrientes, maiores valores de pH e os maiores valores associados aos atributos que visam a aquisição de recursos. Em contrapartida, os topos de morro apresentaram solos menos férteis, mais ácidos e com os atributos com tendência a conservar os recursos mais evidentes.

Em florestas tropicais, as baixadas são áreas mais úmidas e férteis, o que as torna mais resistentes à seca do que outras áreas da floresta. Isso significa que elas podem servir de refúgio para espécies menos tolerantes ao estresse hídrico durante eventos de seca. Estudos futuros são necessários, para buscar entender nas florestas tropicais, como a interação “fertilidade do solo/atributos funcionais” se comporta nos atuais distúrbios climáticos, por exemplo o “antes, durante e depois” de um evento extremo de seca, como o El Niño.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, David D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S165-S184, 2003.
- ADLER, Peter B. et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms. **Ecology letters**, v. 16, n. 10, p. 1294-1306, 2013.
- ARAGÃO, José Oribe Rocha. **Fundamentos de meteorologia e relação oceano-atmosfera**. Recife, Secretaria de recursos hídricos de Pernambuco, 2000.
- BELLARD, Céline et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 12, p. 1376-1386, 2014.
- BOEGER, Maria Regina T.; WISNIEWSKI, Celina. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, p. 61-72, 2003.
- BRAGA, Hugo Alves; MOLION, Luiz Carlos Baldicero. A Seca de 2013/2014 na Região Sudeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 41, n. 1, p. 100-107, 2018.
- BRITO, JOSÉ O. et al. A adubação mineral e seus efeitos sobre os anéis de crescimento da madeira de *Pinus caribaea* var. *bahamensis*. **IPEF**, v. 32, n. 1, p. 5-17, 1986.
- CARINS MURPHY, Madeline R.; JORDAN, Gregory J.; BRODRIBB, Timothy J. Cell expansion not cell differentiation predominantly co-ordinates veins and stomata within and among herbs and woody angiosperms grown under sun and shade. **Annals of Botany**, v. 118, n. 6, p. 1127-1138, 2016.
- CARVALHO, Adriana Rosa; SCHLITTLER, Flávio Henrique Mingante; TORNISIELO, Valdemar Luiz. Relações da atividade agropecuária com parâmetros físicos químicos da água. **Química Nova**, v. 23, p. 618-622, 2000.
- COOMES, David A. et al. Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. **Biology Letters**, v. 4, n. 3, p. 302-306, 2008.
- DA SILVA, José de Fátima. **El Niño: o fenômeno climático do século**. Thesaurus Editora, 2000.
- DE KORT, Hanne et al. Pre-adaptation to climate change through topography-driven phenotypic plasticity. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 4, p. 1465-1474, 2020.
- DE OLIVEIRA GODINHO, Tiago et al. Fertilidade do solo e nutrientes na serapilheira em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal-ENFLO**, v. 1, n. 3, p. 97-109, 2013.

DÍAZ, Sandra; CABIDO, Marcelo. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in ecology & evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

EDWARDS, Cheryl; READ, Jennifer; SANSON, Gordon. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. **Oecologia**, v. 123, p. 158-167, 2000.

EVANS, JoRo; POORTER, H. J. P. C. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, cell & environment**, v. 24, n. 8, p. 755-767, 2001.

FATICHI, Simone; LEUZINGER, Sebastian; KÖRNER, Christian. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. **New Phytologist**, v. 201, n. 4, p. 1086-1095, 2014.

FERREIRA, Natália Coelho. **Morfologia foliar de espécies de rubiaceae em um gradiente topográfico de uma floresta tropical**. 2019. Tese de Mestrado. Brasil.

FONTES, RLF; CANTARUTTI, R. B.; NEVES, JCL. **Fertilidade do Solo–Sociedade Brasileira de Ciência do Solo**. Viçosa-MG, 1017p, 2007.

FRANKS, Peter J.; FARQUHAR, Graham D. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in *Tradescantia virginiana*. **Plant physiology**, v. 125, n. 2, p. 935-942, 2001.

FYLLAS, Nikolaos M. et al. Solar radiation and functional traits explain the decline of forest primary productivity along a tropical elevation gradient. **Ecology letters**, v. 20, n. 6, p. 730-740, 2017.

GARNIER, Éric; NAVAS, Marie-Laure. **Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes**. Brussels, Belgique: De Boeck, 2013.

GIORDANO, Carla V. et al. Water status, drought responses, and growth of *Prosopis flexuosa* trees with different access to the water table in a warm South American desert. **Plant Ecology**, v. 212, p. 1123-1134, 2011.

GOMEZ BELTRAN, Liseth Ana Délia. A interação entre a fertilidade do solo e a massa da semente influencia os atributos funcionais de espécies arbóreas tropicais? 2017.

GORNÉ, Lucas. et al. The acquisitive-conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. **Annals of Botany**, 2020.

GUAN, Kaiyu et al. Photosynthetic seasonality of global tropical forests constrained by hydroclimate. **Nature Geoscience**, v. 8, n. 4, p. 284-289, 2015.

HARDWICK, Stephen R. et al. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives

changes in microclimate. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 201, p. 187-195, 2015.

HODGSON, Jenny A. et al. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 1, p. 148-152, 2011.

HOLLUNDER, Renan Kopp. **Efeitos da estiagem em espécies dominantes e subordinadas de uma comunidade de sub-bosque da Floresta Atlântica**. 2018. Tese de Mestrado. Brasil.

HOLLUNDER, Renan Kopp. **Mecanismos de resiliência à seca de plantas lenhosas na Mata Atlântica**. 2022. Tese de Doutorado. Brasil.

HOLLUNDER, R. K. et al. Associação entre espécies de sub-bosque e variação topográfica em um fragmento de Floresta Atlântica no Estado do Espírito Santo. **Acta Scientiae & Technicae**, v. 2, n. 2, p. 35–41, 2014.

HOLLUNDER, R. K. et al. Regional and local determinants of drought resilience in tropical forests. **Ecology and Evolution**, v. 12, n. 5, p. e8943, 2022.

HOLLUNDER, R. K. et al. Topography and vegetation structure mediate drought impacts on the understory of the South American Atlantic Forest. **Science of the Total Environment**, v. 766, p. 144234, 2021.

IPCC, 2022: **Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change** [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösche, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.

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

JUCKER, Tommaso et al. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. **Ecology Letters**, 2018. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12964>>.

JOLY, Carlos A. et al. Apresentando o diagnóstico brasileiro de biodiversidade e serviços ecossistêmicos. 2019.

KOGAN, F., GUO, W., 2017. Strong 2015–2016 El Niño and implication to global ecosystems from space data. *Int. J. Remote Sens.* 38, 161–178.

LEGENDRE, Pierre; LEGENDRE, Louis. **Numerical ecology**. Elsevier, 2012.

LI, Le et al. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. **Ecology Letters**, v. 18, n. 9, p. 899–906, 2015.

LIU, Congcong et al. Variation in leaf morphological, stomatal, and anatomical traits and their relationships in temperate and subtropical forests. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, p. 5803, 2019.

LIU, Xiaojuan et al. Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. **PLoS one**, v. 7, n. 4, p. e34767, 2012.

MARACAHIPES, Leandro et al. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter-and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 17-25, 2018.

MARTINS, Susian Christian. **Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo**. 2010. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.

MINUZZI, Rosandro Boligon et al. Influência do fenômeno climático El Niño no período chuvoso da região sudeste do Brasil. **Geografia (Londrina)**, v. 15, n. 2, p. 5-19, 2006.

MORAES, I. V. M. **Cultivo de hortaliças**: dossiê técnico. Rede de Tecnologia do Rio de Janeiro, 26p. 2006.

Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica** 32(4b): 786-792.

MYERS, Norman et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 40, n. 24, p. 853–858, 2000.

NETTESHEIM, Felipe Cito et al. Local-scale elevation patterns of Atlantic Forest tree community variation and assembly drivers in a conservation hotspot in southeastern Brazil. **Flora**, v. 248, p. 61-69, 2018.

OBERBAUER, Steven F.; BILLINGS, W. D. Drought tolerance and water use by plants along an alpine topographic gradient. **Oecologia**, v. 50, n. 3, p. 325-331, 1981.

O'CONNELL, Christine S.; RUAN, Leilei; SILVER, Whendee L. Drought drives rapid shifts in tropical rainforest soil biogeochemistry and greenhouse gas emissions. **Nature communications**, v. 9, n. 1, p. 1-9, 2018.

OKSANEN, Jari et al. **vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.5-6. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>, 2019.

OLIVEIRA, L. L. **Interações da estrutura da vegetação com a topografia e solo na Floresta Nacional do Amapá**. 2012. 103 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade Tropical) –Fundação Universidade Federal do Amapá, Macapá. 2012.

OLIVEIRA-FILHO, Ary T. et al. Análise florística do compartimento arbóreo de áreas de Floresta Atlântica sensu lato na região das Bacias do Leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). **Rodriguésia**, v. 56, p. 185-235, 2005.

OLIVEIRA-FILHO, At; FONTES, Mal. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 2, p. 793–810, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, Ary T.; JARENKOW, João; RODAL, Maria Jesus Nogueira. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. In: **Neotropical savannas and seasonally dry forests**. CRC Press, 2006. p. 159-192.

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

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for stand-ardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, 61: 167-234. 2013.

POWELL, Thomas L. et al. Differences in xylem and leaf hydraulic traits explain differences in drought tolerance among mature Amazon rainforest trees. **Global Change Biology**, v. 23, n. 10, p. 4280-4293, 2017.

QUEIROZ, A. B. de. **Diversidade beta e funcional de comunidades arbóreas ao longo de um gradiente altitudinal no Nordeste do Brasil**. 2015. 57f. Dissertação (Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - PPGEC)- Universidade Estadual da Paraíba, Campina Grande, 2015.

RODRIGUES, Alice Cristina; VILLA, Pedro Manuel; NERI, Andreza Viana. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. **Ecological Indicators**, v. 102, p. 208–217, 2019.

ROWLAND, Lucy et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119-122, 2015.

SACK, Lawren et al. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 8, p. 1343-1356, 2003.

SAVAGE, Jessica A.; CAVENDER-BARES, Jeannine M. Contrasting drought survival strategies of sympatric willows (genus: *Salix*): consequences for coexistence and habitat specialization. **Tree Physiology**, v. 31, n. 6, p. 604-614, 2011.

SCHWARTZ, Naomi B. et al. Topography and traits modulate tree performance and drought response in a tropical forest. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 3, p. 596256, 2020.

Siegert C. M., Levia D. F., Hudson S. A., Dowtin, A. L., Zhang F., & Mitchell M. J. (2016). Small-scale topographic variability influences tree species distribution and canopy throughfall partitioning in a temperate deciduous forest. **Forest Ecology and Management**, 359, 109-117.

SMITH, Frank H; SMITH, Elizabeth C. Anatomy of the inferior ovary of darbya. **American Journal of Botany**, v. 29, n. 6, p. 464–471, 1942.

SOS MATA ATLÂNTICA. **Relatório anual 2021**. 2021. Disponível em: https://cms.sosma.org.br/wp-content/uploads/2022/07/Relatorio_21_julho.pdf. Acesso em 16 Out 2023.

TAIZ, Lincoln et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 2004. 719 p.

Kogan, F., Guo, W., 2017. Strong 2015–2016 El Niño and implication to global ecosystems from space data. *Int. J. Remote Sens.* 38, 161–178.

TORRES-LEITE, Felipe. **Varição funcional em espécies de Rubiaceae em um gradiente ambiental na Floresta Atlântica**. 2017. Tese de Mestrado. Brasil.

TURNER, I. M. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography**, p. 413-419, 1994.

VIEIRA, Patrick Silva et al. Amostragem de solo sob mata atlântica em regeneração para fins de fertilidade. **Revista Geama**, v. 6, n. 1, p. 5-11, 2020.

VIOLLE, Cyrille et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, maio 2007.

WANG, Z.; XIONG, Y.; WANG, M. Study on expert system of irrigation forecast and decision making for water saving. **Institute of Agricultural Soil Water Engineering of North West Science and Technology University of Agriculture Forestry, Yangling, Shaanxi**, 2000.

WARAICH, E. A. et al. Alleviation of temperature stress by nutrient management in crop plants: a review. **Journal of soil science and plant nutrition**, v. 12, n. 2, p. 221-244, 2012.

WERNER, Florian A.; HOMEIER, Jürgen. Is tropical montane forest heterogeneity promoted by a resource-driven feedback cycle? Evidence from nutrient relations, herbivory and litter decomposition along a topographical gradient. **Functional Ecology**, v. 29, n. 3, p. 430-440, 2015.

WICKHAM, Hadley. ggplot2. Elegant Graphics for Data Analysis. **Springer-Verlag** New York, 2016.

WRIGHT, Ian J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821-827, 2004.

WRIGHT, I. J. et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation. in seven Neotropical Forests. **Annals of Botany**, v.99, p.1003-1015, 2007.

ZANDONADI, Máximo. **Venda Nova do Imigrante – 100 anos da colonização italiana no Sul do Espírito Santo**. 1. ed. Belo Horizonte, 1992. 248 p.

Apêndices

Apêndice A – Média dos dados dos atributos hidráulicos por parcela medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil.

Parcelas	SD	VD	SAL	SGL	SGW	SPI	gwmax	H
15A	58.25	26.13	13.26	29.13	22.58	37656.72	106.16	6.24
15	65.19	29.81	13.56	26.58	21.39	36778.35	137.59	3.50
14A	54.94	25.69	12.05	25.59	19.29	28954.59	83.92	2.08
14B	74.67	33.63	10.09	21.87	17.53	33225.16	69.78	5.83
12C	53.75	28.92	9.89	22.65	19.10	26591.24	57.00	3.26
12B	53.13	31.55	11.50	25.65	22.14	31803.80	83.41	4.02
12	55.00	31.08	10.31	23.73	19.33	31096.97	63.30	4.56
10C	64.88	22.70	10.21	23.63	18.58	36345.68	75.15	5.30
9C	72.10	27.10	9.89	25.32	21.75	39931.56	67.35	6.50
9B	58.54	29.87	8.99	21.95	18.88	28801.55	52.32	2.49
7B	66.13	23.16	10.34	23.73	17.81	36965.80	81.62	3.58
7C	68.33	32.83	9.90	22.06	14.60	34163.51	68.15	4.70
6A	64.56	24.71	9.80	22.50	17.41	32231.08	62.97	3.30
6B	77.46	34.59	9.37	24.00	18.30	44148.97	75.39	2.23
6C	63.44	24.87	8.93	23.44	18.04	33114.29	50.54	2.15
6E	58.88	22.71	9.58	21.70	19.23	27883.13	55.94	3.25
6D	73.31	30.60	8.98	22.17	17.29	35644.73	58.75	2.05
5A	61.50	22.50	9.38	23.72	16.55	33717.98	56.45	3.27
5B	55.17	22.34	10.01	22.39	16.69	26913.68	54.54	3.73
5C	65.83	20.96	9.90	22.93	17.56	34114.48	69.05	2.83

Fonte: Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: SAL (comprimento da abertura estomática), SGL e SGW (comprimento e largura da célula guarda estomática respectivamente), gwmax (condutância estomática máxima ao vapor de água), H (altura), SPI (índice do poro estomático), VD (densidade de venação) e SD (densidade estomática).

Apêndice B – Média dos dados dos atributos econômicos por parcela medidos em 10 espécies de sub-bosque no Parque Estadual da Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil.

Parcelas	C/N	LDMC	CLO	LA	SLA	IBN	WD
15A	20.795	0.077	37.967	70.421	23.163	84.527	0.470
15	15.922	0.069	42.367	72.181	28.517	94.217	0.516
14A	18.602	0.068	40.350	67.079	29.058	124.150	0.448
14B	16.720	0.067	43.056	77.865	30.225	91.922	0.536
12C	14.324	0.071	42.667	90.720	35.938	139.040	0.508
12B	16.593	0.075	43.322	73.642	25.597	127.556	0.561
12	18.293	0.079	40.053	78.158	26.469	75.447	0.514
10C	15.162	0.097	46.058	77.373	22.487	90.017	0.651
9C	16.399	0.079	48.907	76.930	25.559	109.593	0.619
9B	17.457	0.073	40.648	96.143	31.687	109.010	0.531
7B	15.829	0.087	48.092	83.794	22.098	64.367	0.632
7C	16.810	0.091	43.300	61.673	22.697	48.911	0.648
6A	17.477	0.085	43.142	68.453	21.959	51.133	0.625
6B	19.346	0.087	37.708	54.151	23.433	48.492	0.625
6C	18.253	0.091	46.550	76.148	21.083	68.583	0.664
6E	17.023	0.093	46.067	67.835	17.306	52.117	0.680
6D	19.113	0.089	37.717	56.847	20.867	35.542	0.610
5A	20.719	0.091	41.389	64.969	22.607	48.244	0.638
5B	17.992	0.090	46.322	61.773	23.071	78.767	0.685
5C	17.298	0.089	47.611	68.941	26.582	65.222	0.727

Fonte: Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: C:N (relação carbono/nitrogênio), LDMC (Conteúdo de matéria seca da folha), WD (densidade do lenho), CLO (clorofila), LA (área foliar), SLA (área foliar específica) e IBN (Índice do balanço de nitrogênio).

Apêndice C – Dados dos componentes químicos do solo coletados no Parque Estadual Mata das Flores, Município de Castelo, Espírito Santo, Brasil.

Parcelas	P	K	Ca	Mg	Al	H+Al	pH	MO	Cu	Mn	Na
15A	14	150	4.6	1.3	0	2	6.1	3.5	2.1	297	68
15	13	120	8.6	1.5	0	1.9	6	2.4	0.6	22	48
14A	12	120	9	1	0	0	5.7	2.6	1.1	30	48
14B	6	79	4.3	0.4	0.1	3.4	5.6	2.2	1.1	21	36
12C	10	59	2.3	0.4	0	2.5	5.7	2.4	0.6	163	27
12B	5	66	3	0.5	0	2.2	5.7	2	0.3	98	26
12	7	88	2.3	0.4	0	1.8	5.7	1.5	0.8	199	38
10C	6	71	2	0.3	0.3	3.6	5.3	2	0.1	47	31
9C	6	81	2.3	0.3	0.2	2.1	5.5	1.6	0.1	64	36
9B	5	120	2.6	0.3	0.3	2.6	5.3	2.2	0.1	83	53
7B	5	80	1.6	0.2	0.4	4.2	5.2	2.2	0.1	25	35
7C	4	63	2.3	0.5	0	3.1	5.7	2	0.2	61	24
6A	4	54	1.2	0.3	0.4	4.7	5.1	2	0.1	10	23
6B	4	40	2	0.3	0.3	3.6	5.3	2	0.2	60	16
6C	5	44	1.6	0.3	0.4	4.7	5.2	2.6	0.8	21	19
6E	4	42	1.3	0.3	0.4	5	5.2	2.2	0.1	49	20
6D	4	52	1.6	0.4	0.4	4.2	5.2	2.2	0.4	29	24
5A	5	43	1.6	0.2	1	6.4	4.7	2.5	0.1	29	20
5B	5	45	1.2	0.2	0.8	5.8	4.7	1.6	0.1	31	21
5C	5	40	1.1	0.2	1.2	7.2	4.4	2.6	0.1	17	20

Fonte: Fonte: Produção do(a) próprio(a) autor(a).

Nota: MO (matéria orgânica), P (fósforo), Mg (magnésio), K (potássio), Cu (cobre), Na (sódio), Ca (cálcio), pH (potencial hidrogeniônico), Mn (mangânês), Al (alumínio) e H.Al (acidez total/potencial).