

FERNANDA RAQUEL LAMBRECHT

**INFLUÊNCIA DO DÉFICIT HÍDRICO SOBRE OS TRAÇOS FUNCIONAIS E
ESTOCAGEM DE CARBONO EM FLORESTAS DE MATÁ ATLÂNTICA, BRASIL**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Carlos Moreira M. Eleto Torres

Coorientador: Pedro Manuel Villa

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2022**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da
Universidade Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

Lambrecht, Fernanda Raquel, 1992-

L226i Influência do déficit hídrico sobre os traços funcionais e estocagem de carbono em
2022 florestas de Mata Atlântica, Brasil / Fernanda Raquel Lambrecht. - Viçosa, MG, 2022.
1 tese eletrônica (74 f.): il. (algumas color.).

Inclui anexos.

Orientador: Carlos Moreira Miquelino Eleto Torres.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Engenharia
Florestal, 2022.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2022.432>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Florestas - Mata Atlântica. 2. Fatores climáticos. 3. Biomassa florestal. 4. Car-
bono. 5. Déficit hídrico. 6. Diagnose foliar. I. Torres, Carlos Moreira Miquelino Eleto,
1987-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Engenharia Florestal. Pro-
grama de Pós-Graduação em Ciência Florestal. III. Título.

GFDC adapt. CDD 634.9111

Bibliotecário(a) responsável: Euzebio Luiz Pinto CRB 6/3317

FERNANDA RAQUEL LAMBRECHT

**INFLUÊNCIA DO DÉFICIT HÍDRICO SOBRE OS TRAÇOS FUNCIONAIS E
ESTOCAGEM DE CARBONO EM FLORESTAS DE MATA ATLÂNTICA,
BRASIL**

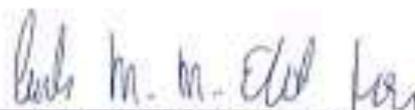
Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência Florestal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 25 de março de 2022.

Assentimento:



Fernanda Raquel Lambrecht
Autora



Carlos Moreira Miquelino Eieto Torres
Orientador

AGRADECIMENTOS

A Deus pela vida, cuidado e proteção.

A todas (os) que me ajudaram de alguma forma nesse processo, pois além do crescimento profissional e do título, aprendi e cresci muito como pessoa, uma evolução constante. Tiveram dias difíceis, e outros dias que foram muito bons e gratificantes, então por tudo isso, minha gratidão.

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

Um escravo não pode servir a dois senhores ao mesmo tempo, pois vai rejeitar a um e preferir o outro, ou será fiel a um e desprezará o outro. Vocês não podem servir a dois senhores ao mesmo tempo, não podem servir a Deus e ao dinheiro. Mateus 6.24 Portanto eu digo: Não se preocupem com sua própria vida, quanto ao que comer ou beber, nem com seu próprio corpo, quanto ao que vestir. Não é a vida mais importante que a comida, e o corpo mais importante que as roupas? Observem as aves do céu: não semeiam e nem colhem nem armazenam em celeiros, contudo o Pai de vocês que está no céu as alimenta. Vocês não tem valor assim quanto elas? Quem de vocês, por mais que se preocupe, pode acrescentar uma hora se quer a sua vida?

E por que vocês se preocupam com roupas? Vejam como crescem as flores do campo: elas não trabalham e não fazem roupa pra si mesmas. No entanto nem Salomão com suas vestes, usava roupas tão bonitas como essas flores. Mateus 6.25-29

Portanto, ponham em primeiro lugar na sua vida o reino de Deus e aquilo que Deus quer, e ele lhe dará todas essas coisas. Por isso, não fiquem preocupados com o dia de amanhã, pois o dia de amanhã trará suas próprias preocupações. Para cada dia basta as suas próprias dificuldades. Mateus 6.33-34

RESUMO

LAMBRECHT, Fernanda Raquel, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2022. **Influência do déficit hídrico sobre os traços funcionais e estocagem de carbono em florestas de Mata Atlântica, Brasil.** Orientador: Carlos Moreira Miquelino Eleto Torres. Coorientador: Pedro Manuel Villa.

A Mata Atlântica é uma floresta com alta biodiversidade, que foi muito fragmentada ao longo dos anos. Nessas áreas heterogêneas, fatores bióticos e abióticos podem ter grande influência na composição de espécies, na dinâmica e na produção de biomassa e, conseqüentemente, na estocagem do carbono. Desta forma, os objetivos desse estudo foram: i) avaliar a relação da variabilidade dos espectros de folhas (ex, baseado na refletância foliar) e área foliar específica (SLA) de árvores de maior valor de importância(VI) em um gradiente de déficit hídrico em floresta estacional semidecidual da Mata Atlântica, Minas Gerais, Brasil (Capítulo 1); ii) avaliar a resposta dos traços funcionais aquisitivos e conservativos das espécies arbóreas, ao longo de um gradiente de déficit hídrico em floresta de Mata Atlântica (Capítulo 2); iii) avaliar como fatores bióticos e abióticos influenciam a produção de biomassa e carbono em fragmentos de Mata Atlântica (Capítulo 3). Para atender ao primeiro objetivo do estudo (Capítulo 1), foram coletadas folhas das 16 espécies de maior VI em dois fragmentos florestais em Viçosa, Minas Gerais Brasil (Mata da Garagem e Mata da Silvicultura). Determinou-se a área foliar específica (SLA), peso fresco, peso seco e refletância foliar. O espectrorradiômetro FieldSpec HiRes4, com cobertura espectral de 400-2500 nm, foi usado para determinação da refletância foliar e o programa *ImagemJ* para determinar a área foliar. O déficit hídrico climático (CWD) foi utilizado como um proxy para as condições de seca em cada fragmento. *Random Forest* (RF) e *Vector Machine* (VM) foram os modelos para avaliar o desempenho ou a eficiência da área foliar específica como preditor de variações do déficit hídrico. Verificou-se que nos sítios os indivíduos com maior SLA apresentaram os menores diâmetros. A Mata da Garagem apresentou menor variação do SLA quando comparada a Mata da Silvicultura, demonstrando haver diferença no microclima. Porém na “Mata da Silvicultura” as espécies *Anadenanthera peregrina*, *Machaerium floridum* e *Pseudopiptadenia contorta* tiveram uma maior variação SLA e refletância, podendo estar associado a uma alta plasticidade fenotípica. Os diferentes modelos testados validam que a SLA

é um forte preditor com uma alta correspondência com as variações de refletância foliar ao longo do gradiente de déficit hídrico. Para atender os objetivos do capítulo 2, foram utilizados os mesmos fragmentos florestais em Viçosa, do capítulo 1, determinou-se a área foliar específica (SLA), peso fresco, peso seco e refletância foliar. Além disso, realizou-se a análise do teor de nutrientes (N, P, K, Ca e Mg) presente nas folhas dessas espécies. O déficit hídrico climático (CWD) foi utilizado como um proxy para as condições de seca em cada fragmento. Os resultados demonstram que as variações de traços funcionais e o balanço entre traços é fortemente influenciada pela disponibilidade de recursos em uma floresta. Observou-se que o teor de K e SLA apresentam diferenças entre as duas florestas secundárias com contrastantes de condições de CWD. Também foi evidente que o CWD teve um efeito significativo positivo sobre a SLA como possível resposta da aclimação ou adaptação para manter funções de aquisição de carbono e crescimento das árvores. Para atender ao terceiro objetivo do estudo (Capítulo 3), foram utilizadas 134 parcelas de sete fragmentos florestais em Minas Gerais, Brasil. Todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito ≥ 5 cm foram mensurados. Variáveis de temperatura e precipitação foram adquiridas da estação meteorológica mais próxima ao fragmento. O CWD foi calculado. Amostras de solo foram coletadas aleatoriamente em cada parcela de cada fragmento, para análise química. Dados de topografia (altitude, declividade e exposição do terreno) foram coletados. Modelos lineares de efeitos mistos (LMMs, com efeitos aleatórios e fixos) foram utilizados para testar os principais efeitos de múltiplos fatores sobre o carbono acima do solo. A riqueza de espécie diferiu entre os fragmentos estudados, mesmo se tratando da mesma tipologia florestal. A Mata de São José (SJ) foi o fragmento com maior riqueza de espécies. De acordo com os modelos testados, verificou-se que a riqueza de espécies afetou positivamente a estocagem de carbono. Já a declividade e matéria orgânica apresentaram efeito negativo e significativo em relação a estocagem de carbono. Assim foi possível concluir que tanto fatores bióticos, quanto abióticos influenciam a biomassa e carbono na floresta.

Palavras-chave: Diversidade funcional. Ecologia. Área foliar. Carbono.

ABSTRACT

LAMBRECHT, Fernanda Raquel, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, March, 2022. **Influence of water deficit on functional traits and carbon storage in Atlantic Forest forests, Brazil.** Adviser: Carlos Moreira Miquelino Eleto Torres. Co-adviser: Pedro Manuel Villa.

The Atlantic Forest is a forest with high biodiversity, which has been very fragmented over the years. In these very heterogeneous areas, biotic and abiotic factors can have a great influence on species composition, on the dynamics and production of biomass and, consequently, on carbon storage. Thus, the objectives of this study were: i) to evaluate the relationship between leaf spectra variability (eg, based on leaf reflectance) and specific leaf area of dominant trees (higher importance-VI value) in a water deficit gradient in seasonal semideciduous forest of the Atlantic Forest, Minas Gerais, Brazil (Chapter 1); ii) to evaluate the response of acquisitive and conservative functional traits of tree species along a water deficit gradient in Atlantic Forest (Chapter 2); iii) to evaluate how biotic and abiotic factors influence the production of biomass and carbon in Atlantic Forest fragments (Chapter 3). To meet the first objective of the study (Chapter 1), leaves of the 16 species with the highest VI were collected in two forest fragments in Viçosa, Minas Gerais Brazil (Mata da Garagem and Mata da Silvicultura). Specific leaf area (SLA), fresh weight, dry weight and leaf reflectance were determined. FieldSpec was used to determine leaf reflectance and ImagemJ was used to determine leaf area. Climatic water deficit (CWD) was used as a proxy for drought conditions in each fragment. Random Forest (RF) and Vector Machine (VM) were the models to evaluate the performance or efficiency of specific leaf area as a predictor of water deficit variations. It was found that the individuals with the highest SLA had the smallest diameters. Mata da Garagem showed less variation in SLA when compared to Mata da Silvicultura, showing a difference in microclimate. However, in the "Mata da Silvicultura" the species *Anadenanthera peregrina*, *Machaerium floridum* and *Pseudopiptadenia contorta* had a higher SLA and reflectance, which may be associated with a high phenotypic plasticity. The different models tested validate that SLA is a strong predictor with a high correspondence with leaf reflectance variations along the water deficit gradient. To meet the objectives of chapter 2, the same forest fragments were used in Viçosa, as in chapter 1, the specific leaf area (SLA), fresh

weight, dry weight and leaf reflectance were determined. In addition, the nutrient content (N, P, K, Ca and Mg) present in the leaves of these species was analyzed. Climatic water deficit (CWD) was used as a proxy for drought conditions in each fragment. The results demonstrate that the variations of functional traits and the balance between traits is strongly influenced by the availability of resources in a forest. It was observed that the content of K and SLA present differences between the two secondary forests with contrasting conditions of CWD. It was also evident that CWD had a significant positive effect on SLA as a possible acclimation or adaptation response to maintain tree growth and carbon acquisition functions. To meet the third objective of the study (Chapter 3), 134 plots from seven forest fragments in Minas Gerais, Brazil were used. All subjects with diameter at breast height ≥ 5 cm were measured. Temperature and precipitation variables were acquired from the meteorological station closest to the fragment. The CWD was calculated. Soil samples were randomly collected from each plot of each fragment for chemical analysis. Topography data (altitude, slope and terrain exposure) were collected. Linear mixed effects models (LMMs, with random and fixed effects) were used to test the main effects of multiple factors on aboveground carbon. Species richness differed between the studied fragments, even though they were of the same forest typology. Mata de São José (SJ) was the fragment with the highest species richness. According to the models tested, it was found that species richness positively affected carbon storage. On the other hand, slope and organic matter had a negative and significant effect on carbon storage. Thus, it was possible to conclude that both biotic and abiotic factors influence the biomass and carbon in the forest.

Keywords: Functional diversity. Ecology. Leaf area. Carbon.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	11
CAPÍTULO 1	13
REFLECTÂNCIA E ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA COMO TRAÇOS INDICADORES COM DEFICIT HÍDRICO EM FLORESTA DE MATA ATLÂNTICA	13
RESUMO.....	13
ABSTRACT	14
1 INTRODUÇÃO	15
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3 RESULTADOS	23
4 DISCUSSÃO:.....	28
5 CONCLUSÃO.....	30
6 REFERÊNCIAS.....	31
ANEXOS	34
CAPÍTULO 2	36
DINÂMICA DOS TRAÇOS FUNCIONAIS FOLIARES DE ESPÉCIES ÁRBOREAS AO LONGO DE DÉFICIT HÍDRICO EM FLORESTA DE MATA ATLÂNTICA, MG, BRASIL	36
RESUMO.....	36
ABSTRACT	37
1 INTRODUÇÃO	38
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	40
3 RESULTADOS	43
4 DISCUSSÃO	46
5 CONCLUSÃO.....	49
6 REFERÊNCIAS.....	50
ANEXOS	53
CAPÍTULO 3	55
EFEITO DOS FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA BIOMASSA E CARBONO EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA, BRASIL.....	55
RESUMO.....	55
ABSTRACT	56
1 INTRODUÇÃO	57
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	58
3 RESULTADOS	63

4 DISCUSSÃO	66
5 CONCLUSÃO.....	68
6 REFERÊNCIAS.....	68
CONCLUSÕES GERAIS.....	74

INTRODUÇÃO GERAL

Uma das florestas tropicais com maior diversidade biológica e endemismo do mundo é Mata Atlântica (Myers et al., 2000). Esse bioma tem um papel importante no fornecimento de diferentes serviços ecossistêmicos, como auxílio na regulação do clima, conservação da água e do solo, geração de habitats naturais, matéria prima e produção de alimentos (Díaz et al., 2020; Matos et al. 2020). Contudo, a Mata Atlântica foi muito fragmentada e esses remanescentes formam uma paisagem heterogênea, geralmente, com florestas com áreas pequenas, diferentes níveis de distúrbios e com grande variabilidade na produção de biomassa (Ribeiro et al., 2009; Tabarelli et al., 2010)

Em florestas altamente diversas, fatores bióticos e abióticos podem ter grande influência na produção de biomassa e, conseqüentemente, na estocagem do carbono. Fatores como a precipitação, (Keith et al., 2009; Pan et al., 2013), temperatura (Larjavaara e Muller-Landau, 2012) estão ligadas ao armazenamento de biomassa e podem afetar a distribuição e armazenamento de carbono (Pan et al., 2013). Portanto, os fragmentos de Mata Atlântica podem estar em paisagem extremamente heterogêneas, tem características ambientais e de histórico de uso diferentes que podem afetar na composição florística e na estocagem de carbono.

Nessas áreas, a identificação das espécies e de seus traços funcionais são peças-chave para se entender a dinâmica, plasticidade e fazer predições para os fragmentos (Poorter et al., 2017; 2019). Essas espécies, geralmente, têm traços funcionais que desempenham funções relevantes no ecossistema, de forma otimizada e eficiente (Mouillot et al., 2011; Rodrigues et al. 2019). Os traços funcionais são definidos como características morfológicas ou fisiológicas que determinam o crescimento ou sobrevivência ao longo de um gradiente ambiental (MCGILL et al. 2006; STERCK et al., 2011; MARACAHIPES et al. 2018). Tais características refletem como as plantas determinam suas estratégias de uso de recursos necessário para o crescimento e respondem a fatores ambientais, como por exemplo luz, água, nutrientes (ATKINSON 2008; STERCK et al. 2011).

O espectro de traços aquisitivo-conservativos tem diferentes respostas aos estresses ambientais e disponibilidade de recursos (Garnier et al. 2016) e esses traços funcionais têm sido usados para definir essas duas estratégias ecológicas de plantas, entre eles a altura, área foliar, área foliar específica (SLA) e conteúdo de nutrientes

foliar. Os traços funcionais foliares (características da folhas) indicam os efeitos e respostas ao longo de gradientes ambientais por estarem fortemente ligados aos fatores bióticos e abióticos (Peppe et al., 2011; Poorter et al. 2017; Souza et al 2018; Vitoria et al. 2019). Desta forma, compreender como as espécies coexistem por meio de diferentes estratégias de uso de recursos através de traços funcionais ao longo dos gradientes ambientais continua sendo um desafio nas pesquisas de ecologia vegetal (DÍAZ et al., 2016; REICH et al., 2014).

Portanto, o objetivo desse trabalho foi avaliar a resposta dos traços funcionais e como fatores bióticos e abióticos influenciam a produção de biomassa e carbono de espécies arbóreas em fragmentos de da Mata Atlântica localizadas no Brasil. Para atender a este objetivo, o estudo foi dividido em três capítulos, conforme descrito a seguir:

- Capítulo 1: Reflectância e área foliar específica como traços indicadores ao com hídrico em floresta de Mata Atlântica;
- Capítulo 2: Respostas dos traços funcionais foliares de espécies arbóreas com em floresta de Mata Atlântica, MG, Brasil;
- Capítulo 3: Efeito dos fatores bióticos e abióticos na biomassa e carbono em fragmentos de Mata Atlântica, Brasil.

CAPÍTULO 1

REFLECTÂNCIA E ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA COMO TRAÇOS INDICADORES COM DEFICIT HÍDRICO EM FLORESTA DE MATA ATLÂNTICA

RESUMO

A Mata Atlântica apresenta alta diversidade, e cada espécie tem um papel importante nessa floresta. As espécies podem, no entanto, apresentar variações de acordo com o microclima e demais fatores do ambiente. O objetivo desse trabalho foi avaliar a variabilidade na refletância foliar e área foliar específica de árvores de maior valor de importância (VI) em área com déficit hídrico. O estudo foi desenvolvido em dois fragmentos florestais em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (Mata da Garagem e Mata da Silvicultura). Das 16 espécies de maior VI foram coletadas folhas para determinar a área foliar específica, peso fresco, peso seco e refletância foliar. O espectrorradiômetro FieldSpec HiRes4 foi usado para determinação dos espectros e o programa ImagemJ para determinar a área foliar. O déficit hídrico climático (CWD) foi utilizado como um proxy para as condições de seca em cada fragmento. *Random Forest* (RF) e *Vector Machine* (VM) foram os modelos utilizados para avaliar o desempenho ou eficiência da área foliar específica e os espectros, como preditor de variações do déficit hídrico. Verificou-se que os indivíduos com maior SLA apresentaram os menores diâmetros. A Mata da Garagem apresentou menor variação do SLA quando comparada a Mata da Silvicultura, demonstrando haver diferença no microclima. Porém na “Mata da Silvicultura” as espécies *Anadenanthera peregrina*, *Machaerium floridum* e *Pseudopiptadenia contorta* tiveram uma maior variabilidade em SLA e refletância, podendo estar associado a uma alta plasticidade fenotípica. Os diferentes modelos testados validam que a SLA é um forte preditor com uma alta correspondência com as variações de refletância foliar ao longo do gradiente de déficit hídrico.

Palavra-chave: espectroscopia, floresta nativa, traços funcionais

REFLECTANCE AND SPECIFIC LEAF AREA AS INDICATOR TRACES ALONG A WATER DEFICIT GRADIENT IN ATLANTIC FOREST

ABSTRACT

The Atlantic Forest has high diversity, and each species plays an important role in this forest. The dominant species vary according to the microclimate and other environmental factors. The objective of this work was to evaluate the variability in leaf reflectance and specific leaf area of trees of higher importance value (VI) in an area with water deficit. The study was carried out in two forest fragments in Viçosa, Minas Gerais, Brazil (Mata da Garagem and Mata da Silvicultura). From the 16 species with the highest VI, leaves were collected to determine specific leaf area, fresh weight, dry weight and leaf reflectance. FieldSpec was used to determine the spectra and the ImageJ program to determine the leaf area. Climatic water deficit (CWD) was used as a proxy for drought conditions in each fragment. Random Forest (RF) and Vector Machine (VM) were the models to evaluate the performance or efficiency of specific leaf area as a predictor of water deficit variations. It was found that the individuals with the highest SLA had the smallest diameters. Mata da Garagem showed less variation in SLA when compared to Mata da Silvicultura, showing a difference in microclimate. However, in the “Mata da Silvicultura” the species *Anadenanthera peregrina*, *Machaerium floridum* and *Pseudopiptadenia contorta* had a higher SLA and reflectance, which may be associated with a high phenotypic plasticity. The different models tested validate that SLA is a strong predictor with a high correspondence with leaf reflectance variations along the water deficit gradient.

Keywords: spectroscopy, native forest, functional traits

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais cumprem um papel importante no fornecimento de diferentes tipos de serviços ecossistêmicos; como por exemplo, a regulação do clima, conservação da água e do solo, geração de habitats naturais, produção de alimentos e materiais de utilidade para o homem (Díaz et al., 2020; Matos et al. 2020). Além disso, as florestas ajudam a mitigar as emissões de gases de efeito estufa antropogênicas em escala global (Le Quéré et al., 2018), sendo que a maior parte do carbono é armazenada na biomassa acima e abaixo do solo (Case et al., 2021).

A Mata Atlântica é uma das florestas tropicais com maior diversidade biológica do mundo, sendo também considerada uma das mais ameaçadas devido às mudanças no uso da terra, restando apenas cerca de 20% de sua cobertura original (Scarano and Ceotto, 2015). Apesar disso, os fragmentos florestais remanescentes da Mata Atlântica são importantes fornecedores de serviços ecossistêmicos, principalmente na estocagem de carbono em comunidades de árvores (Rodrigues et al. 2019).

Nestes fragmentos as árvores são de extrema importância porque podem ter maior contribuição sobre serviços ecossistêmicos em relação ao total de espécies de toda a comunidade de árvores de florestas tropicais (Rodrigues et al. 2019;). Estas espécies geralmente apresentam traços funcionais que desempenham funções ecossistêmicas relevantes de forma otimizada e eficiente (Mouillot et al., 2011; Rodrigues et al. 2019). Dessa forma, identificar as espécies de maior valor de importância e seus traços funcionais chave pode proporcionar a realização de predições de como as florestas tropicais podem se comportar diante das mudanças ambientais globais e às mudanças no uso da terra (Poorter et al., 2017; 2019).

Os traços funcionais foliares estão fortemente ligados ao clima e a outras condições abióticas, por isso são muito utilizadas para analisar os efeitos e respostas das comunidades vegetais ao longo de gradientes ambientais (Peppe et al., 2011; Poorter et al. 2017; Souza et al 2018; Vitoria et al. 2019). Um dos traços funcionais foliares mais estudados é a área foliar específica (SLA), a qual é definida como a área de superfície de captura de luz por unidade de biomassa seca das folhas, o que reflete uma compensação entre a captura de recursos e a conservação (Hoffmann et al 2005; Souza et al. 2018; Silva et al. 2021). Assim o SLA pode influenciar o crescimento e a produtividade das plantas, o que torna este traço funcional um preditor chave na

maioria dos processos ecossistêmicos, por exemplo, na eficiência do uso da água, luz e nutrientes (Poorter et al. 2008; Maracahipes, et al. 2018).

Em espécies arbóreas em florestas tropicais, os maiores valores de SLA observam-se em florestas secas em comparação com florestas úmidas, pelo que o gradiente ambiental pode determinar mudanças nas estratégias de uso de recursos (ex, disponibilidade de luz, nutrientes e água) entre aquisitivas ou conservativas (Maracachipes et al. 2018; Silva et al. 2021). Assim, mudanças no SLA em florestas secas determina uma estratégia conservativa, enquanto em florestas úmidas, apresentam uma estratégia aquisitiva pela disponibilidade de recursos (Lohbeck et al. 2013; Silva et al 2021). As diferenças na SLA são importantes para a coexistência de espécies na floresta, pois há maior variação na SLA dentro de uma comunidade, que pode permitir que diferentes espécies dividam recursos ao longo de gradientes ambientais (Markesteyn et al. 2011; van der Sande et al. 2017).

Recentemente vários estudos têm demonstrado que, usando dados espectrais de folhas, é possível prever respostas de comunidades de plantas e o funcionamento ecossistêmico às variações ambientais, sendo considerado também *proxies* de traços funcionais (Doughty et al. 2017; Wu et al. 2017; Zulfa et al. 2020; Van Cleemput et al. 2021). Em relação à reflectância da folha nas faixas espectrais, estas incluem informações sobre as características de absorbância causadas por água, pigmentos, compostos nitrogenados, como proteínas e metabólitos secundários (Curran, 1989, Serrano et al., 2002; Ustin e Middleton, 2021). Na região do visível (400-700 nm). No infravermelho próximo (700-1.000 nm) e infravermelho de ondas curtas (1.000-2.500 nm) as propriedades de absorção de moléculas (incluindo água), assim como a estrutura interna e externa das folhas, espessura da parede celular influenciam em como a radiação eletromagnética é espalhada e absorvida (Ollinger, 2011). As diferenças espectrais entre as plantas, demonstram as diferenças funcionais químicas e traços morfológicos que há em cada espécie ao longo de gradiente ambientais (Doughty et al. 2017; Wu et al. 2017; Zulfa et al. 2020; Van Cleemput et al. 2021). Dessa maneira, esta nova abordagem metodológica e aplicada baseada em traços funcionais e espectros de folhas a partir de espécies-chave dominantes pode contribuir na previsão geral de gradientes ambientais (ex. déficit hídrico) e seus efeitos sobre o funcionamento ecossistêmico, e em consequência sobre a conservação e manejo de florestas tropicais.

Diante do exposto, na Mata Atlântica, ainda não existem estudos específicos em relação ao tema, por isso, o objetivo desta pesquisa foi avaliar a relação da variabilidade dos espectros de folhas (ex, baseado na refletância foliar) e área foliar específica de árvores maior valor de importância-*VI* em um gradiente de déficit hídrico em floresta estacional semidecídua da Mata Atlântica, Minas Gerais, Brasil. O estudo abordou três questões centrais: i) Existem diferenças da área foliar específica entre espécies de árvores ao longo do gradiente de déficit hídrico? ii) Qual é a variabilidade da refletância foliar e área foliar específica nas espécies de árvores ao longo do gradiente de déficit hídrico? iii) Como é a relação dos espectros de folhas e área foliar específica como preditor do gradiente de déficit hídrico em Floresta da Mata Atlântica? iv) Essas relações são suficientemente consistentes para permitir que um modelo geral preveja com precisão a área foliar específica a partir de espectros entre ambientes ou ao longo do gradiente ambiental?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

Os fragmentos em estudo denominados “Mata da Garagem” (21,8 ha) e “Mata da Silvicultura” (17 ha) estão situados no município de Viçosa, MG, Brasil, localizados nas dependências da Universidade Federal de Viçosa (UFV), sendo a que a Mata da Silvicultura adquirida em 1936 e protegida da exploração desde essa época (Mariscal-Flores, 1993) (Figura 1). A tipologia florestal é caracterizada como Floresta Estacional Semidecidual (FES), pertencendo a Mata Atlântica (IBGE, 2012).

O clima da região segundo a classificação de Köppen-Geiger é do tipo Cwa. A precipitação média anual é de 1262,05 mm, a umidade relativa média anual de 82% e a temperatura média é de 20,1°C (UFV, 2020). Os solos da região são do tipo latossolo vermelho-amarelo-álco e podzólico vermelho- amarelo-câmbico (Ferreira Júnior et al., 2012).

Na Mata da Silvicultura foram instaladas de maneira aleatória, em 1994, 10 parcelas permanentes com 0,1 ha (20mx50m) cada. Na Mata da Garagem, por sua vez, foram instaladas 50 parcelas permanentes com 0,01 ha (10mx10m) e com início de monitoramento em 1984. Em ambas as parcelas, todos os indivíduos com DAP (diâmetro na altura do peito de 1,3m) maior ou igual a 5,0 cm foram inventariados e

botanicamente identificados. Os dados dendrométricos de cada fragmento estão descritos na Tabela 1.

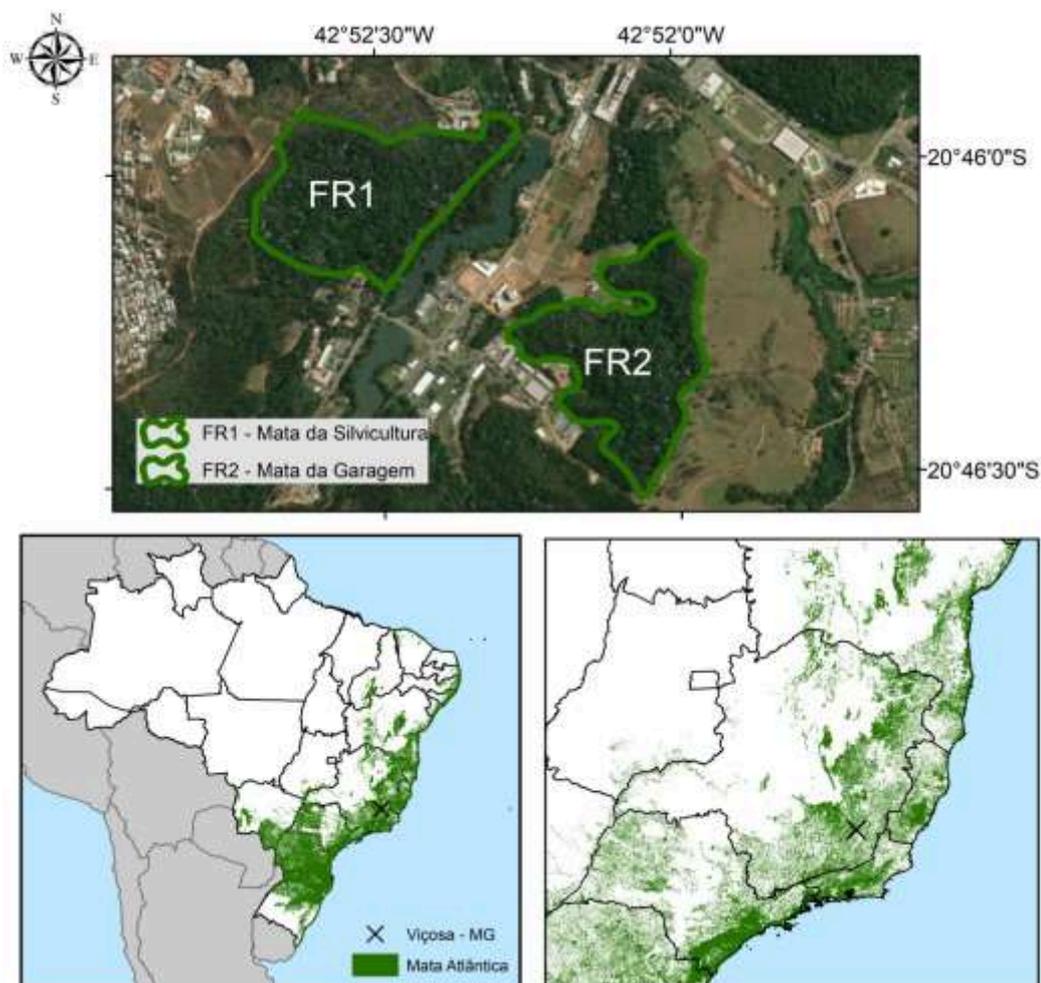


Figura 1: Localização das áreas de estudo denominadas Viçosa, MG, Brasil em Mata Atlântica. Fonte: Rocha, 2021.

Tabela 1: Caracterização dendrométrica dos fragmentos de estudo, Viçosa, MG, Brasil.

Mata da Silvicultura								
Parâmetros	1994	1997	2000	2004	2008	2010	2013	2016
dap médio(cm)	11,69	11,88	12,03	12,09	12,23	12,36	12,83	12,53
q (cm)	14,31	14,72	14,99	15,10	15,42	15,64	16,3	16,17
Ht média (m)	10,45	11,10	11,38	12,38	12,36	12,18	12,75	12,72
Nf (fustes ha ⁻¹)	1532	1553	1513	1492	1518	1466	1388	1394
Da (ind.ha ⁻¹)	1379	1391	1344	1322	1347	1301	1238	1241
Mata da Garagem								
Parâmetros	1996	1998	2001	2003	2013	2018		
dap médio(cm)	10,70	10,89	10,72	10,64	11,89	11,92		
q (cm)	12,50	12,67	12,56	12,48	13,89	14,06		

Ht média (m)	8,41	8,43	8,38	8,23	9,72	10,65
Nf (fustes ha ⁻¹)	1740	1786	1900	1940	1650	1472
Da (ind.ha ⁻¹)	1502	1542	1666	1704	1444	1296

Em que: DAP médio = diâmetro a altura do peito médio em cm; q= diâmetro quadrático médio em cm; Ht média =altura total média em m; Nf = número de fuste hectare⁻¹; DA = número de indivíduos hectare⁻¹. Fonte: Rocha (2020) e Ribeiro, (2019)

2.2 Coleta e análise de dados

2.2.1. Análise foliar

As 16 espécies arbóreas com maior valor de importância (VI) de cada fragmento foram selecionadas (Anexo 1). Para cada espécie foram selecionados 5 indivíduos, e realizada a coleta de 5 amostras por indivíduo (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), para obtenção da área foliar e área foliar específica (SLA).

Os ramos com as folhas foram coletados na parte central da copa, com folhas mais expostas ao sol, sempre que possível. Após a coleta a base dos ramos ficou envolvida com papel toalha umedecido com água e colocados dentro de sacolas plásticas para evitar a perda de água (de acordo com recomendações Pérez-Harguindeguy et al., 2013). As coletas foram realizadas pela manhã, e por se tratar de dois fragmentos localizados dentro da Universidade Federal de Viçosa, as análises da área foliar e área foliar específica (SLA) foram realizadas em no máximo em 3h.

As folhas foram pesadas em balança analítica com precisão 0,0001g para obtenção do peso fresco. Estas amostras foram levadas à uma estufa de circulação forçada de ar a uma temperatura de aproximadamente 60°C até a estabilização do seu peso de matéria seca. A área foliar de cada amostra de cada espécie foi estimada usando o software *imagemJ*. Finalmente a área foliar específica (SLA) foi calculada pela razão entre a área foliar (cm²) e a massa seca das folhas (g).

Para realizar a análise dos espectros e obtenção dos dados de refletância da superfície adaxial da folha foi usado um espectrorradiômetro ultraespectral portátil: FieldSpec® 4 Hi-Res (Analytical Spectral Devices, Boulder, CO, Estados Unidos), localizado no Laboratório de Ecologia e Evolução de Plantas da UFV.

2.2.2. Análises de solo

Para análise de solo foram coletadas de forma aleatória 25 amostras na profundidade de 0-20 cm na parte central da parcela para obtenção das amostras compostas. Essas amostras foram levadas para Laboratório de Fertilidade do Solo da UFV e obteve-se o PH do solo em H₂O, cátions trocáveis (Ca²⁺ Mg²⁺, Al³⁺), acidez total (H⁺ + Al³⁺), capacidade de troca catiônica (CEC), saturação por base (V), fósforo disponível (P), P remanescente em solução (P-res) e matéria orgânica do solo (MOS) (Teixeira et al., 2017) (anexo 3).

2.2.3. Déficit hídrico climático

Os dados climatológicos, foram obtidos na estação meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada em Viçosa, MG (INMET, 2020). Usou-se o déficit hídrico climatológico (CWD), como variável climática que define o gradiente ambiental entre os sítios estudados e apresenta alta correlação com as principais variáveis climáticas (Anexo 2). O CWD é calculado como a diferença entre a evapotranspiração de referência mensal (EVT.ref.m.) e a evapotranspiração real (EVT r.) (Abatzoglou et al. 2018) e representa a quantidade de água perdida durante os meses secos (quando a evapotranspiração excede a chuva), reflete com mais precisão as condições de seca do que a precipitação anual total. Portanto, quanto mais negativo o seu valor maior o estresse hídrico, pelo contrário valores próximos de zero indica menor estresse hídrico (Poorter et al. 2017).

$$\text{CWD} = \text{EVT.ref.m.} - \text{EVT r.} \quad (\text{Eq. 1})$$

Onde: CWD=déficit hídrico climatológico

EVT.ref.m.= evapotranspiração de referência mensal

EVT r.= evapotranspiração real

2.2.4 Análise de componentes principais (PCA)

Aplicou-se a análise de componentes principais (PCA) usando matriz de correlação para descrever o gradiente ambiental baseado no déficit hídrico climatológico (CWD) e propriedades do solo, e sua relação com os atributos estruturais (altura, área basal, diâmetro), área foliar específica (SLA) e estratégias de regeneração (pioneiras e secundárias iniciais) entre os fragmentos florestais (“Mata da

Garagem e Mata da Silvicultura”). Na sequência foram avaliadas as contribuições relativas dos atributos com os eixos de ordenação na PCA (Gomes, 2004), usando o pacote ‘FactoMineR’ (Husson et al., 2017).

2.2.5 Análise estatística

A normalidade e distribuição dos dados de área foliar específica foi verificada pelo teste de Shapiro-Wilk e os gráficos Q-Q (Crawley, 2013) para posteriormente comparar o SLA entre os sítios e espécies. Para comparar SLA entre sítios foi aplicada a análise de wilcoxon-test (dados que tem uma distribuição não-normal). A comparação da SLA entre espécies foi realizada com a análise de Kruskal Wallis (dados que tem uma distribuição não-normal) seguida da análise a posteriori de Dunn test (Crawley, 2013).

2.2.6 Análise dos dados espectrais

Foi usado o pacote AlradSpectra (Dotto et al, 2019) para a realização do pré-processamento espectral, modelagem e predição dos dados espectrais das folhas. Os recursos deste pacote incluem: i) importar grandes arquivos de banco de dados; ii) aplicar técnicas de pré-processamento e transformação espectral; como por exemplo, usando os algoritmos *de absorbância*, *detrend*, e normalização (Mevik et al. 2016; Walesiak e Dudek 2016), iii) implementar métodos de calibração multivariada, que podem fornecer modelos bem ajustados e precisos; iv) fornecer avaliação estatística; v) resultados gráficos (Botelho, 2015). Todas as análises foram executadas no software R 3.6.0 (R Development Core Team, 2019). Para a confecção dos gráficos foi usado o pacote ‘ggplot2’ (Hadley 2015).

Para o pré-processamento de dados foram construídas matrizes onde as amostras foram colocadas em linhas e as variáveis em colunas. Assim, foi informado em qual coluna os dados espectrais começam e terminam, o primeiro e o último comprimento de onda do espectro e, por último, foi indicada a coluna que contém a variável resposta (SLA). Esses parâmetros foram necessários no pré-processamento para carregar os dados, e exibir espectros importados, avaliar as curvas espectrais originais, e finalmente explorar as estatísticas descritivas relacionadas como a variável resposta (Delignette-Muller and Dutang, 2015).

Para a fase de processamento os dados espectrais das folhas foram usados como variáveis independentes ou preditoras, e a área foliar específica como variável

resposta para construção dos modelos. Para o processamento de dados espectrais foram usados algoritmos *de absorbância, detrend*, e normalização para avaliar o desempenho ou eficiência da área foliar específica como preditor de variações do déficit hídrico. Assim, a primeira etapa de desempenho constituiu da seleção dos dados de entrada (dados observados) para a realização da modelagem, que correspondeu aos diferentes valores dos espectros e área foliar específica por espécie. Os modelos testados foram: *Random Forest* (RF) e *Vector Machine* (VM).

Para o treinamento e teste dos modelos, o conjunto de dados foi dividido aleatoriamente em um conjunto de treinamento (70% dos dados) e um conjunto de teste (30% dos dados). O conjunto de treinamento foi usado para calibrar os valores do modelo, e o conjunto de dados teste foi usado para avaliar o desempenho do modelo. Posteriormente a validação seguiu os seguintes critérios de avaliação: coeficiente de determinação (R^2), proporção de desempenho para distância interquartil (RPIQ) e erro quadrático médio (RMSE) (Richter et al., 2011), sendo:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum (Simi - Obsi)^2} \quad (\text{Eq. 1})$$

Onde: n = número de observações; Simi= valores estimados pelo modelo, Obsi = valores observados.

O erro médio quadrático indica quando um modelo está sub ou superestimando as observações, enquanto o erro médio absoluto indica a magnitude do erro. A raiz do erro médio quadrático, ao contrário do erro médio absoluto, adiciona um peso maior aos erros de maior magnitude. A métrica RMSE é baseada nas diferenças quadradas, proporcionando assim um peso maior para erros maiores.

Para a validação do RMSE, foi utilizado o método *Bootstrap*, para a obtenção de novos grupos de dados realizando diversas reamostragens, que simulam múltiplas amostragens (Kim et al., 2015). A partir dos novos conjuntos de dados reamostrados, novas equações foram desenvolvidas e os respectivos coeficientes e índices de desempenho foram obtidos.

A determinação dos coeficientes e índices de desempenho final dos dados foi feita com esta reamostragem com substituição do conjunto de dados inicial. Este método assume que durante a estabilização de seus valores médios, ou seja, quando o número de reamostragens atinge um número suficientemente grande, para que o

desvio padrão do estimador observado se aproxime do desvio padrão do estimador do conjunto de dados (Deng et al., 2013).

3 RESULTADOS

3.1 Análise de gradiente

Os dois eixos principais do PCA explicaram 77,6% da variação nos dados analisados, o déficit hídrico climático e atributos estruturais selecionados. O primeiro eixo (PCA1) explicou 54,4% da variação nos dados, em que o CWD apresentou uma correlação negativa significativa com o primeiro eixo ($R = -0,52$; $p < 0,05$), mas com uma correlação positiva com o eixo 2 ($R = 0,62$; $p < 0,05$). Enquanto aos traços, o PCA1 se correlacionou positivamente com o diâmetro (DBH) ($R = 0,92$, $p < 0,05$), área basal (BA) ($R = 0,81$, $p < 0,05$) e altura (H) ($R = 0,70$, $p < 0,05$), e negativamente com SLA ($R = -0,42$, $p < 0,05$). Já o segundo eixo explicou 23,2% da variabilidade dos dados, principalmente pela alta correlação positiva do SLA ($R = 0,86$; $p < 0,05$) (Figura 2). No entanto, o PCA baseado nos dados de solo demonstram que não existe um gradiente edáfico entre os sítios estudados (Anexo 3). Observou-se que ao longo do gradiente de déficit hídrico na “Mata da Silvicultura” se apresentam os indivíduos com maior SLA e menores diâmetros, enquanto no fragmento “Mata da Garagem” um menor SLA e maior número de indivíduos com diâmetros maiores (Figura 2).

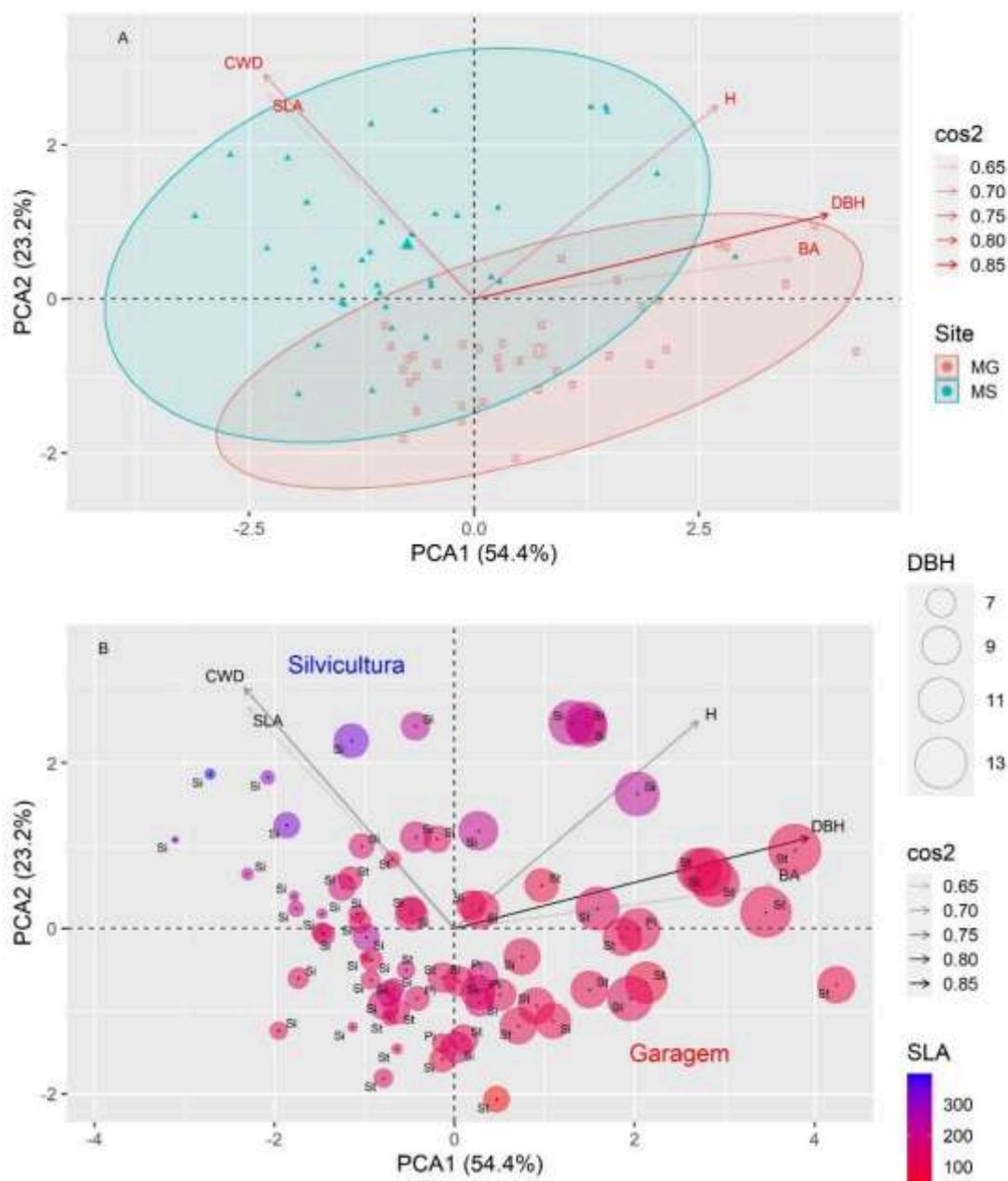


Figura 2: Análise de Componentes Principais (PCA) a partir dos traços funcionais (diâmetro-DBH, altura-H, área foliar específica (SLA), área basal (BA), déficit hídrico climático (CWD) nos fragmentos em estudo “Mata da Garagem” (MG-A), e “Mata da Silvicultura” (MS-B) em floresta de Mata Atlântica. Sendo: Si= secundária inicial, St=secundaria tardia.

3.2 Comparação de área foliar específica entre espécies e sítios

Os resultados indicaram que existem diferenças na SLA entre espécies em cada sítio (Figura 3) e entre sítios (Figura S3). A amplitude de valores de SLA na “Mata

da “Garagem” oscilou entre 50 e 200 mg/cm³, demonstrando que existe alta variabilidade e diferenças significativas (Kruskal-Wallis, chi-squared = 114.7154, df = 9, p-value = 0,001) entre a maioria das espécies (Figura 3A). Já na “Mata da Silvicultura” observou-se três espécies com os maiores valores de SLA variando entre 900 e 2000 mg/cm³, gerando uma contrastante diferença significativa (Kruskal-Wallis, chi-squared = 126.22, df = 9, p-value < 2.2e-16) e alta variabilidade quando comparado as demais espécies (Figura 3B).

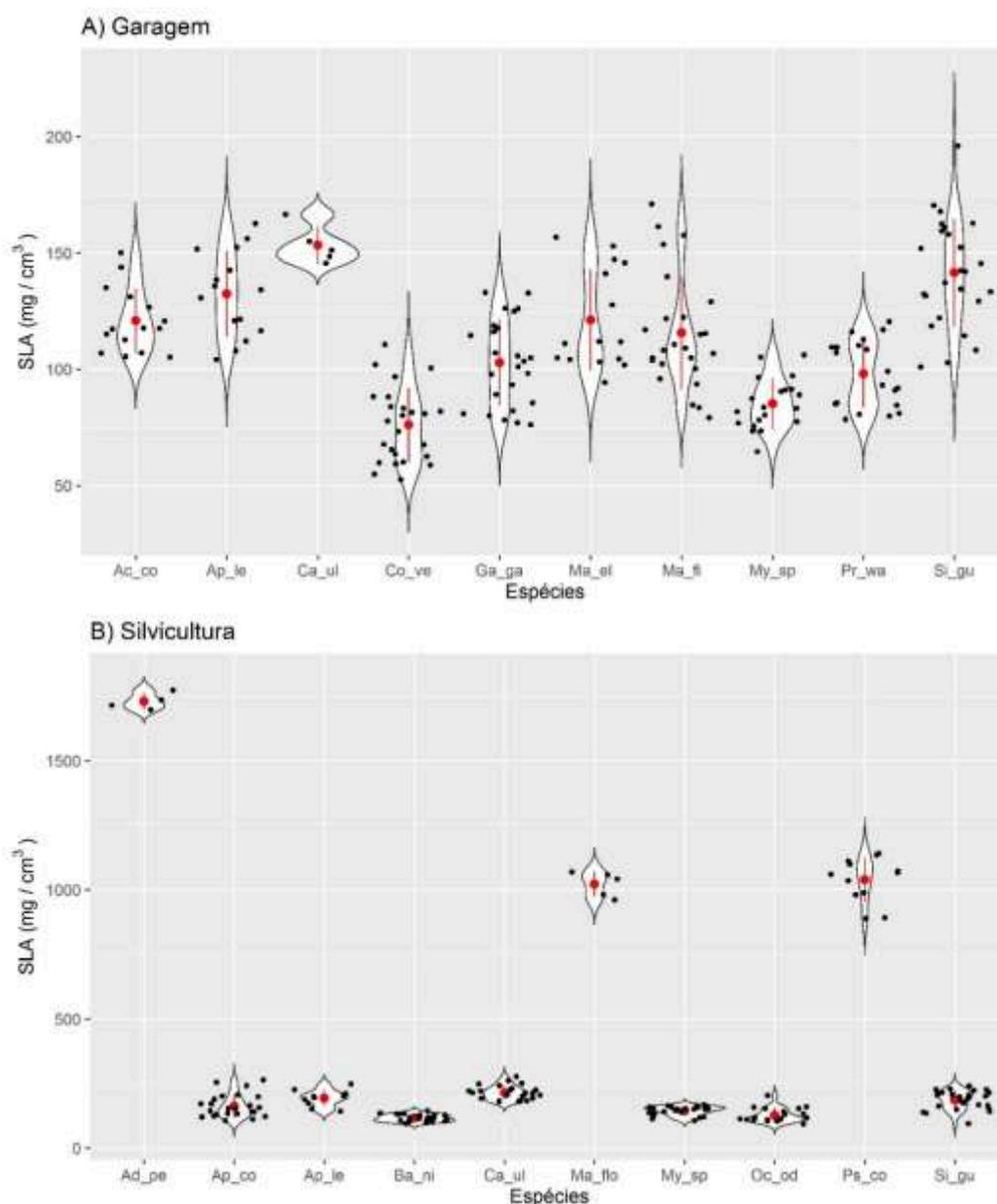


Figura 3: Diferenças da SLA entre as espécies com maior valor de importância nos fragmentos em estudo “Mata da Garagem” (A), e “Mata da Silvicultura” (B) em floresta de Mata Atlântica. Sendo: Ac_co= *Actinostemon concolor*; Ad_pe= *Anadenanthera peregrina*; Ap_co= *Aparisthmium cordatum*; Ap_le= *Apuleia leiocarpa*; Ba_ni=

Bathysa nicholsonii; Ca_ul=*Casearia ulmifolia*; Co_ve= *Coussarea verticillata*; Ga_ga= *Garcinia gardneriana*; Ma_el= *Matayba elaeagnoides*; Ma_fi= *Mabea fistulifera*; Ma_flo= *Machaerium floridum*; My_sp= *Myrcia splendens*; Oc_od= *Ocotea odorífera*; Pr_wa= *Protium warmingianum*; Ps_co= *Pseudopiptadenia contorta*; Si_gu= *Siparuna guianensis*.

3.3. Análise espectral e modelagem de área foliar específica

A partir dos dados espectrais das 16 espécies levantadas para o estudo foi possível obter os valores médios do espectro para cada sítio. Assim, a alta refletância foi observada na região do Infravermelho Próximo (NIR), onde aumentou rapidamente levando a um platô que corresponde com traços funcionais relacionados com estrutura foliar, sendo mais estável e padronizado entre as espécies na Mata da Garagem com valores oscilando entre 40 e 60%. Na “Mata da Garagem”, a espécie *Casearia ulmifolia* e *Apuleia leiocarpa* apresentaram maior amplitude de variação no espectro no platô correspondente a água/estrutura da folha e compostos bioquímicos foliares, respectivamente. Pelo contrário na “Mata da Silvicultura”, se observa uma maior variação da refletância em algumas espécies com valores oscilando entre 0,60 e 0,90%. Por exemplo, *Pseudopiptadenia contorta*, *Anadenanthera peregrina*, *Machaerium floridum* e *Myrcia splendens*, sendo que as quatro espécies tiveram maior variação no platô água/estrutura da folha (Figura 4).

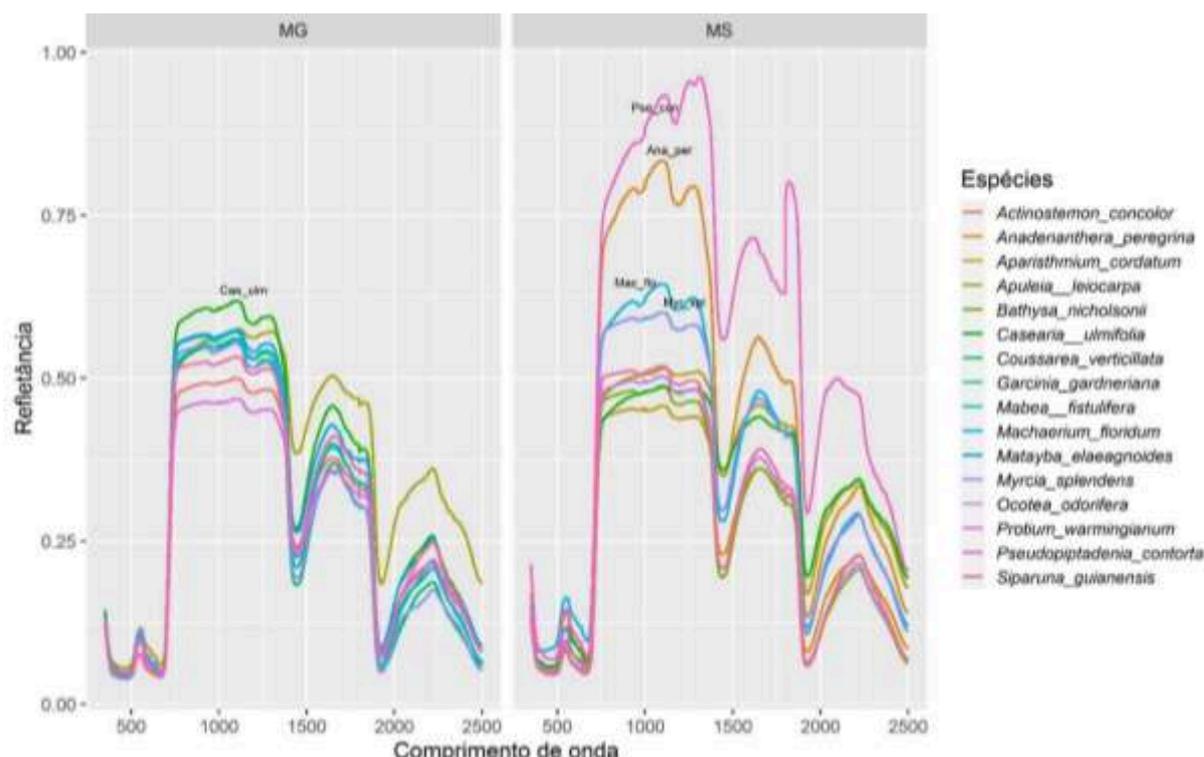


Figura 4: Refletância em relação ao comprimento de onda das espécies de maior valor de importância, em dois sítios de floresta da Mata atlântica “Mata da Garagem-MG” e “Mata da Silvicultura-MS”.

O teste de Levene para homogeneidade de variância apresentou p-valor de 0,918; superior ao nível de significância de 5%. Esse resultado indicou que os dados de treinamento (70% das amostras) e validação (30% das amostras) foram homogêneos e adequados para a etapa de modelagem.

A avaliação estatística de predição para modelos de área foliar específica (SLA) foi ordenada pelo menor valor de *erro quadrático médio* (RMSE) para cada método (Tabela 1). Os resultados dos modelos aplicados nos três algoritmos (*Absorbance*, *Detrend* e *Normalization*) mostraram que a maior predição de SLA foi alcançada quando o *Random Forest* (RF) foi aplicado, indicando que o desempenho nos modelos foi semelhante, atingindo um de R^2 de 0,89 a 0,92 (validação) sendo assim, menos sensível à variação dos dados. E com RMSE de 94,75 até 1887,51 (validação) e RPIQ de 0,30 em *Normalization* até 0,70 em *Absorbance* (na validação) (Tabela 2, Figura S5 e S6).

Já o modelo de *Vector Machine* mostrou um menor desempenho em comparação ao *Random Forest*, mas ainda assim, significativo para validar a SLA

como preditor (Tabela 1). Dessa forma, para o conjunto de dados observado os modelos de RF e VM apresentaram bom desempenho, sendo na maioria considerados modelos bem ajustados com valores preditos próximos aos valores observados de SLA (Figura S5 e S6).

Tabela 2: Estatísticas de predição de SLA para os modelos *Random Forest* (RF) e *Vector Machine* (VM).

Método	Pré-processamento	Treinamento			Validação		
		R ²	RMSE	RPIQ	R ²	RMSE	RPIQ
RF	<i>Absorbance</i>	0,85	189,19	0,38	0,92	94,75	0,70
	<i>Detrend</i>	0,83	179,73	0,33	0,92	132,91	0,64
	<i>Normalization</i>	0,84	165,82	0,45	0,89	187,51	0,30
VM	<i>Absorbance</i>	0,92	150,4	0,48	0,69	178,66	0,37
	<i>Detrend</i>	0,91	119,57	0,56	0,86	255,75	0,25
	<i>Normalization</i>	0,93	136,63	0,56	0,75	211,66	0,28

4 DISCUSSÃO:

Os resultados desta pesquisa explicam as variações de traços funcionais foliares de espécies, especificamente, em relação à refletância foliar e SLA, ao longo de um marcado gradiente de déficit hídrico, em florestas secundárias da Mata Atlântica. Estudos como este são de suma importância, pois demonstram a variabilidade de traços funcionais de folhas de espécies lenhosas em diferentes fragmentos, além de obter explicações sobre o funcionamento do ecossistema das florestas secundárias da Mata Atlântica, as quais desempenham papéis importantes na mitigação das mudanças climáticas globais (Magnago et al. 2015; Matos et al. 2020).

Os fragmentos estudados são próximos e apresentam o mesmo histórico de uso da terra, sendo um dos motivos prováveis para não apresentar diferença significativa com relação às propriedades solo. Portanto, este estudo foi focado principalmente na análise de gradiente de déficit hídrico, o qual mostrou uma alta correlação com a SLA. Os maiores valores de SLA foram observados na Mata da Silvicultura, onde se apresenta uma maior abertura do dossel. Além disso, foi observado diferenças evidentes nos atributos estruturais ao longo do gradiente de déficit hídrico, principalmente com relação à área foliar específica, diâmetro, altura e

área basal. As espécies na “mata da garagem” são em sua maioria secundárias tardias, as quais dominam comunidades com dossel mais fechado. No caso da “mata da silvicultura”, as árvores com maiores IVI foram espécies secundárias iniciais e secundárias tardias, com maior SLA. Os resultados permitem presumir que o gradiente de déficit hídrico também pode ser afetado pela estrutura horizontal e vertical das comunidades de árvores (Maracachipes et al. 2018), o que simultaneamente pode estar determinando as variações de SLA entre sítios devido à disponibilidade de água para o crescimento (Souza et al 2018; Vitoria et al. 2019).

Neste contexto, tem sido observado em diferentes tipologias florestais do Brasil, que a SLA é um dos traços funcionais que melhor explica as mudanças climáticas e variabilidade ambiental, principalmente como traço resposta do déficit hídrico (Souza et al 2018; Vitoria et al. 2019; Silva 2021). Dessa forma, estes estudos têm testado as variações do “espectro de economia foliar”, onde as condições de déficit hídrico induzem a formação de folhas mais grossas e com maior SLA como mecanismo para conservação e uso eficiente da água (Hoffman et al. 2005; Atkin et al., 2015; Maracachipes et al. 2018). Todos estes traços funcionais (SLA e refletância) também podem ser preditores para explicar processos relacionados com captação de CO₂ atmosférico feitos pela fotossíntese e a concentração de nitrogênio foliar para regeneração de proteínas fotossintéticas (Grime et al 1998; Westoby 1998). Neste sentido, o fato de que as espécies estudadas apresentam um padrão semelhante em relação às variações de SLA e refletância (exceto as espécies *Anadenanthera peregrina*, *Machaerium floridum* e *Pseudopiptadenia contorta* da mata da Silvicultura) provavelmente apresentam as mesmas respostas ao longo do gradiente de déficit, o que permitiria inferir que estas espécies de maior importância também podem ser espécies indicadoras-chaves no funcionamento ecossistêmico.

Em relação a refletância foliar das espécies na “mata da Garagem”, não houve uma variação média expressiva quando comparada as espécies da “mata da Silvicultura”. Esta alta variabilidade também pode estar relacionada com o tipo de folhas e estratégias de captura de luz destas espécies. Elas apresentam folhas compostas paripinadas e imparipinada e por este motivo, foi necessário a utilização de várias folhas para cobrir por completo a área de captura no *field spec*. A alta variação intraespecífica nos traços funcionais das e sua capacidade de modificar essas características em resposta a diferentes condições climáticas ou ambientais

podem explicar o sucesso dessas espécies em diferentes tipos de habitats e ao longo de gradientes ambientais (Souza et al. 2018; Maracachipes et al. 2018).

A refletância em um determinado comprimento de onda pode ser impulsionada por múltiplos traços funcionais da planta (Ustin e Middleton 2021). Por exemplo, a clorofila ou diferentes pigmentos fotossintéticos, que são fundamentais para a captação de luz, são conhecidas por absorver luz na região espectral entre 400 e 700 nm (Van Cleemput 2021; Ustin e Middleton 2021). No entanto, a refletância nessas regiões também pode ser influenciada por outros traços funcionais, como área foliar total e estrutura do mesofilo (Jacquemoud et al. 2009; Zulfa et al. 2020). Portanto, é provável que a contribuição de um traço funcional para discriminar tipos funcionais de plantas ou espécies pode ser ofuscada opticamente por outros traços que atuam na mesma região espectral (Van Cleemput 2021). Contudo, este estudo mostrou que existem possibilidades para diferenciar espécies de árvores a partir da refletância foliar a qual também pode ser corroborada e validada com as variações de SLA. Os diferentes modelos testados validaram que a SLA a partir da relação de dados preditos e observados se apresenta uma alta correlação. Por este motivo, conforme aos algoritmos (*Absorbance*, *Detrend* e *Normalization*) e modelos testados (*Radom Forest* e *Vector Machine*), se corrobora que a SLA é um forte preditor com uma alta correspondência com as variações de refletância foliar ao longo do gradiente de déficit hídrico.

5 CONCLUSÃO

Apesar da refletância em um determinado comprimento de onda ser impulsionada por múltiplas características da planta, a comparação de SLA com espectros, e o alto desempenho dos modelos validando o SLA como preditor, permitem sugerir a variação dos espectros foliares nestas espécies de maior valor de importância (VI), que são apropriados para uma interpretação ecológica direta sobre as estratégias de uso de recursos (disponibilidade de água, nutrientes, luz). Assim, a espectroscopia foliar baseada em amostragem diretamente em campo poderia servir como ferramenta para auxiliar no levantamento de dados de traços funcionais. Sugere-se que o uso simultâneo destes traços funcionais, a SLA e refletância foliar, podem ser complementares para a calibração e validação de modelos de desempenho, como para a análise de gradientes ambientais (ex: déficit hídrico).

6 REFERÊNCIAS

- CASE, M.J. *et al.* Forests of the future: Climate change impacts and implications for carbon storage in the Pacific Northwest, USA. **Forest Ecology and Management**, v. 482, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118886>.
- CURRAN, P. J. Remote sensing of foliar chemistry. **Remote Sens**, v. 30, p. 271-278, 1989. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(89\)90069-2](https://doi.org/10.1016/0034-4257(89)90069-2).
- DOTTO AC, DALMOLIN RSD, TEN CATEN A, GRIS DJ, RUIZ LFC. AlradSpectra: a quantification tool for soil properties using spectroscopic data in R. *Revista Brasileira Ciência do Solo*. 2019;43: e0180263. Doi: <https://doi.org/10.1590/18069657rbcS20180263>
- DOUGHTY, C. E. *et.al.* Can leaf spectroscopy predict leaf and forest traits along a Peruvian tropical forest elevation gradient? **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v.122, p.2952–2965, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/2017JG003883>
- HADLEY, W. R ggplot2 package: An implementation of the grammar of graphics Jacquemoud, S. & Baret, F. PROSPECT: a model of leaf optical properties spectra. **Remote Sensing of Environment**. v.34, p.75–91, 1990.
- HOFFMANN, W.A. *et.al.* Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v.19, p. 932-940, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>
- INSTITUO NACIONAL DE METEOROLOGIA (INMET). **Dados meteorológicos**. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br/portal/>. Acesso em: 15/10/2020
- JACQUEMOUD, S. *et.al.* PROSPECT+SAIL models: A review of use for vegetation characterization. **Remote Sensing of Environment**, Amsterdam, v.113, n. suppl. 1, p.S56- S66, sep. 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.026>
- LE QUÉRÉ, C. *et.al.* Global Carbon Budget. *Earth System Science*. 2018. Disponível em: <https://essd.copernicus.org/articles/10/2141/2018/>
- LOHBECK, M. *et.al.* Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211-1216, jun. 2013. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1890/12-1850.1>.
- MAGNAGO, L.F.S *et.al.* Would protecting tropical forest fragments provide carbon and biodiversity cobenefits under REDD+? **Global Change Biology**. 2015. Doi: 10.1111/gcb12937.
- MARACAHIPES, L. 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. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>

MARKESTEIJN, L. *et al.* Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. **New Phytologist**, v. 191, n. 2, p. 480-495, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>

MATOS, F.A.R. *et al.* Secondary forest fragments offer important carbon and biodiversity cobenefits. **Glob Chang Biol**, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/gcb.14824>

MOUILLOT, D. *et al.* Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. **PloS one**, v. 6, n. 3, 2011. Disponível em: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0017476>

PEPPE, D.J. *et al.* Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. **New Phytol.** v.190, p.724–739, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x>

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany**, v.61, p.167–234, 2013. Disponível em: <https://www.publish.csiro.au/bt/pdf/BT12225>

POORTER, L. *et al.* Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. **Ecology**, New York, v. 89, n. 7, p. 1908-1920, 2008. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18705377/>

POORTER, L. *et al.* Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. **Nat. Ecol**, v. 3, p. 928-934, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>

POORTER, L. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. **Glob. Ecol. Biogeogr**, v.26, p. 1423-1434. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>

RODRIGUES, A. C.; VILLA, P. M.; NERI, A.V. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. **Ecological Indicators**, v.102, p.208–217, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.033>

SCARANO, F.R., CEOTTO, P., 2015. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. **Biodivers. Conserv.** V, 24, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0972-y>

SILVA, J.L.A., SOUZA, A.F; VITÓRIA, A.P. Historical and current environmental selection on functional traits of trees in the Atlantic Forest biodiversity hotspot. **Journal of Vegetation Science**, v. 32, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jvs.13049>

SOUZA, M.L. *et al.* Climatic factors shaping intraspecific leaf trait variation of a neotropical tree along a rainfall gradient. **PLoS ONE**, v.13, n.12, 2018. Disponível em: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0208512>
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208512>

VAN CLEEMPUT, E. *et.al.* Spectrally defined plant functional types adequately capture multidimensional trait variation in herbaceous communities. **Ecological Indicators**, n.120, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106970>

VITÓRIA, A.P; ALVES, L.F; SANTIAGO, L.S. Atlantic forest and leaf traits: an overview. **Trees**, v.33, p.1535–1547, 2019. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00468-019-01864-z>

USTIN, S.L; MIDDLETON, E.M. Current and near-term advances in Earth observation for ecological applications. **Ecol Process**, v.10, n.1, 2021. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-00255-4>

WU, J. *et.al.* Convergence in relationships between leaf traits, spectra and age across diverse canopy environments and two contrasting tropical forests. **New Phytol**, v.214, 2017, p.1033-1048. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.14051>

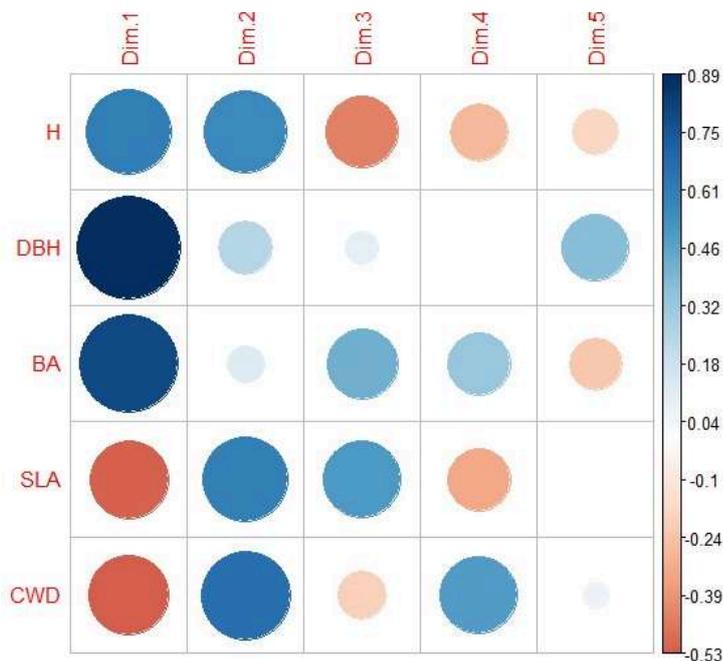
ZULFA, A. W. *et.al.* Discriminating trees species from the relationship between spectral reflectance and chlorophyll contents of mangrove forest in Malaysia. **Ecological Indicators**, 111, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106024>

ANEXOS

Anexo 1: Espécies de maior valor de importância, base para nosso estudo.

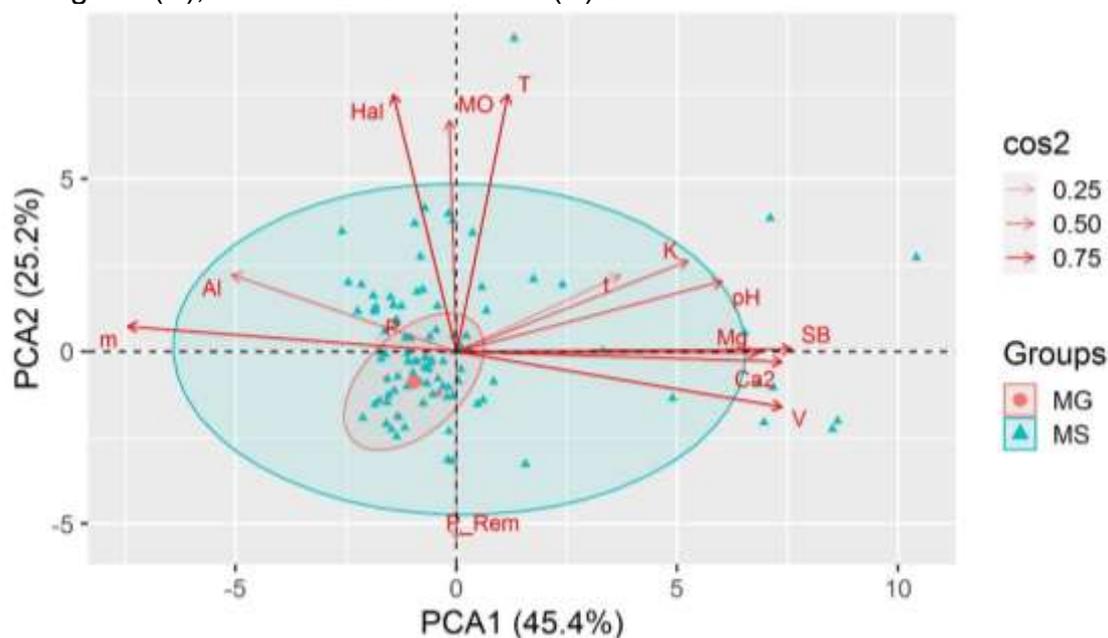
Fragmento	Espécie	Nome Popular	Família	Tipo de Folha	Grupo Sucessional
MG	<i>Actinostemon concolor</i>	Laranjeira-do-mato, Laranjeira-do-banhado	Euphorbiaceae	Simple	Sub-bosque
MS	<i>Anadenanthera peregrina</i>	Angico-Branco	Fabaceae Lindl.	Composta-paripinada	Pioneira; Secundária Inicial
MS	<i>Aparisthium cordatum</i>	Marmeleiro	Euphorbiaceae Juss.	Simple	Secundária Inicial
MG/MS	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Garapa	Fabaceae Lindl.	Imparipinada	Secundária Inicial
MS	<i>Bathysa nicholsonii</i>	Quina-do-Mato	Rubiaceae Juss.	Simple	Secundária Inicial
MG/MS	<i>Casearia ulmifolia</i>	Guaçatonga	Salicaceae Mirb.	Simple	Secundária Inicial
MG	<i>Coussarea verticillata</i>		Rubiaceae Juss.	Simple	Secundária Tardia
MG	<i>Garcinia gardneriana</i>	Bacupari	Clusiaceae Lindl.	Simple	Secundária Tardia
MG	<i>Mabea fistulifera</i>	Canudo de Cachimbo	Euphorbiaceae Juss.	Simple	Pioneira; Pioneira
MS	<i>Machaerium floridum</i>		Fabaceae Lindl.	Composta-imparipinada	Secundária Inicial
MG	<i>Matayba elaeagnoides</i>	Camboatá-branco	Sapindaceae	Simple	
MG/MS	<i>Myrcia splendens</i>	Guamirim	Myrtaceae Juss.	Simple	Secundária Inicial
MS	<i>Ocotea odorifera</i>	Canela-Sassafrás	Lauraceae Juss.	Simple	Secundária Tardia
MG	<i>Protium warmingianum</i>		Burseraceae		Secundária Tardia
MS	<i>Pseudopiptadenia contorta</i>	Angico-Rosa	Fabaceae Lindl.	Composta-paribipinada	Pioneira; Secundária Inicial
MG/MS	<i>Siparuna guianensis</i>	Negramina	Siparunaceae (A.DC.) Schodde	Simple	Secundária Inicial

Anexo 2: correlações de principais variáveis de estudo com eixos do PCA.



Sendo: Altura (H), DBH (diâmetro a altura do peito), BA (área basal), SLA (área foliar específica), CWD (déficit hídrico climatológico).

Anexo 3: PCA baseado nos dados do solo nos fragmentos em estudo “Mata da Garagem” (A), e “Mata da Silvicultura” (B) em floresta de Mata Atlântica.



Sendo: MO= matéria orgânica; T= Capacidade de Troca Catiônica = $Ca^{2+} + Mg^{2+} + K + H + AL^{3+}$; t= Capacidade de Troca Catiônica Efetiva = $Ca^{2+} + Mg^{2+} + K + AL^{3+}$; K=potássio; pH= potencial hidrogeniônico do solo; Mg= magnésio; Ca=cálcio; SB= Soma de Bases Trocáveis= $Ca^{2+} + Mg^{2+} + K$; V= Índice de Saturação por Bases = $100 \cdot SB/T$; P_Rem(mg/L)= 0cm - 20 cm ; m= Índice de Saturação por Alumínio = $100 \cdot AL^{3+}/(t)$; Al= alumínio.

CAPÍTULO 2

DINÂMICA DOS TRAÇOS FUNCIONAIS FOLIARES DE ESPÉCIES ÁRBOREAS AO LONGO DE DÉFICIT HÍDRICO EM FLORESTA DE MATA ATLÂNTICA, MG, BRASIL

RESUMO

Compreender as diferentes estratégias de uso de recursos através de traços funcionais (ex. altura da planta, área e peso das folhas, teor de nutrientes nas folhas) das plantas ao longo dos gradientes ambientais continua sendo um assunto de relevância atual na ecologia vegetal. O objetivo deste estudo foi avaliar a resposta dos traços funcionais aquisitivos e conservativos das espécies arbóreas, ao longo de um gradiente de déficit hídrico em floresta da Mata Atlântica. O estudo foi desenvolvido em dois fragmentos florestais em Viçosa, Minas Gerais Brasil. As 16 espécies de maior valor de importância na floresta tiveram suas folhas coletadas para determinar a área foliar específica, peso fresco, peso seco. Além disso, realizou-se a análise do teor de nutrientes (N, P, K, Ca e Mg) presente nas folhas dessas espécies. O déficit hídrico climático (CWD) foi utilizado como um proxy para as condições de seca em cada fragmento. Todas as análises foram realizadas no software R. Os resultados demonstram que as variações de traços funcionais e o balanço entre traços é fortemente influenciada pela disponibilidade de recursos em uma floresta. Observou-se que o teor de K e SLA apresentam diferenças entre as duas florestas secundárias com contrastantes de condições de déficit hídrico climatológico (CWD). Também foi evidente que o CWD teve um efeito significativo positivo sobre a SLA como possível resposta da aclimatação ou adaptação para manter funções de aquisição de carbono e crescimento das árvores.

Palavra-chave: área foliar específica, déficit hídrico climatológico, estratégia aquisitiva, estratégia conservativa, floresta secundária

RESPONSES TO FOLIAR FUNCTIONAL TRAITS OF DOMINANT TREE SPECIES ALONG A WATER DEFICIT GRADIENT IN ATLANTIC FOREST, MG, BRAZIL

ABSTRACT

Understanding different resource use strategies through functional traits (eg plant height, leaf area and weight, leaf nutrient content) of plants along environmental gradients remains a topic of current relevance in plant ecology. The objective of this study was to evaluate the response of acquisitive and conservative functional traits of tree species along a water deficit gradient in an Atlantic Forest. The study was carried out in two forest fragments in Viçosa, Minas Gerais Brazil. The 16 species with the highest importance value in the forest had their leaves collected to determine the specific leaf area, fresh weight, dry weight. In addition, the nutrient content (N, P, K, Ca and Mg) present in the leaves of these species was analyzed. Climatic water deficit (CWD) was used as a proxy for drought conditions in each fragment. All analyzes were performed in R software. The results demonstrate that variations in functional traits and the balance between traits are strongly influenced by the availability of resources in a forest. It was observed that the content of K and SLA present differences between the two secondary forests with contrasting conditions of climatological water deficit (CWD). It was also evident that CWD had a significant positive effect on SLA as a possible acclimation or adaptation response to maintain tree growth and carbon acquisition functions.

Keywords: specific leaf area, climatological water deficit, acquisition strategy, conservation strategy, secondary forest

1 INTRODUÇÃO

Compreender como as espécies de plantas coexistem por meio de diferentes estratégias de uso de recursos através de traços funcionais (ex. altura da planta, área e peso das folhas, teor de nutrientes nas folhas) ao longo dos gradientes ambientais continua sendo um desafio nas pesquisas de ecologia vegetal (DÍAZ et al., 2016; REICH et al., 2014). Traços funcionais são normalmente definidos como características morfológicas ou fisiológicas que determinam o crescimento ou sobrevivência das espécies ao longo de um gradiente ambiental (MCGILL et al. 2006; STERCK et al., 2011; MARACAHIPES et al. 2018). As características das folhas são comumente associadas à história de vida, distribuição e demanda de recursos de uma espécie (HOFFMANN et al. 2005). A altura máxima das plantas é um traço funcional chave que representa a variação de tamanho (crescimento da planta), e explica a capacidade competitiva de capturar luz, e durante a aquisição e estocagem de carbono (Westoby et al. 2002; Díaz et al. 2016; Hodgson et al. 2017). Além disso, a altura máxima está correlacionada com múltiplos traços funcionais que envolvem as mais diversas funções das plantas (Westoby et al. 2002; Díaz et al. 2016; Hodgson et al. 2017). Assim, o espectro de características funcionais reflete como as espécies vegetais respondem a fatores ambientais e determinam as diferentes estratégias de uso de recursos necessário para o crescimento, como por exemplo luz, água, nutrientes (ATKINSON 2008; STERCK et al. 2011).

Neste contexto, traços funcionais, como por exemplo área foliar, área foliar específica (SLA) e conteúdo de nutrientes foliar, têm sido usados para definir duas estratégias ecológicas de plantas (ex, van der Sande et al. 2017; MARACACHIPES et al. 2018). A primeira estratégia baseada em traços funcionais aquisitivos típicos de espécies de crescimento rápido, e a segunda corresponde a traços funcionais conservativos característico de espécies de crescimento mais lento (Díaz et al., 2016). Assim, traços funcionais que estão ligados à aquisição de recursos geralmente têm relações positivas com o crescimento (POORTER e BONGERS, 2006). Por outro lado, traços conservativos, como resistência estrutural e hidráulica (por exemplo, densidade da madeira; altura máxima) têm relações negativas com o crescimento, mas são frequentemente relacionadas positivamente com a sobrevivência (CHAVE et al., 2009, Díaz et al. 2016; Hodgson et al. 2017).

Traços aquisitivos, como a SLA, indicam aquisição de recursos de forma mais rápida e, conseqüentemente, rápido crescimento e capacidade competitiva, e os traços conservativos promovem altas taxas de conservação de recursos e tolerância ao estresse (Reich, 2014). O espectro de traços aquisitivo-conservativos tem diferentes respostas aos estresses ambientais e disponibilidade de recursos (Garnier et al. 2016). Assim, as respostas dos traços funcionais dentro do espectro em função das condições de crescimento podem refletir compensações na alocação de recursos para o crescimento e a sobrevivência (Sterck et al. 2011; Garnier et al. 2016). A área foliar específica (unidade de área por unidade de biomassa seca das folhas), pode ser um traço aquisitivo ou conservativo segundo disponibilidade de recursos (Hoffmann et al. 2005; Souza et al. 2018; Silva et al. 2021), e é considerado um importante preditor na maioria dos processos ecossistêmicos, por exemplo, na eficiência do uso da água, luz e nutrientes (Poorter et al. 2008; Maracachipes et al. 2018).

Em espécies arbóreas de florestas tropicais, os maiores valores de SLA observam-se em florestas secas devido ao marcado déficit hídrico climatológico em comparação com florestas úmidas (Wright et al. 2004; MARACACHIPES et al. 2018; Silva et al. 2021). Portanto, a SLA em florestas secas determina uma estratégia conservativa devido à limitação de água para o crescimento, apresentando folhas mais grossas e menores, enquanto que em florestas úmidas apresentam uma estratégia aquisitiva devido à disponibilidade constante de água (Lohbeck et al. 2013; van der Sande et al. 2017; Silva et al. 2021). As diferenças na SLA são importantes para a coexistência de espécies na floresta, pois há maior variação na SLA dentro de uma comunidade, pode permitir que diferentes espécies vegetais dividam recursos ao longo de gradientes ambientais (Wright et al. 2010; Markesteijn et al. 2011; van der Sande et al. 2017).

Embora a relação entre SLA e nutrientes foliares pareça robusta em todos os biomas e formas de crescimento de plantas (Reich et al. 1997), a disponibilidade de água pode alterar substancialmente essa relação (Wright et al. 2001; HOFFMANN et al. 2005). Para um determinado valor de SLA, plantas em locais mais secos podem exibir maiores concentrações foliares de N e P, possivelmente porque maiores concentrações de Rubisco permitem uma redução mais completa da concentração interna de CO₂ nas folhas (Wright et al. 2001; HOFFMANN et al. 2005). Isso resultaria em maior eficiência no uso da água (WUE), permitindo que a planta fotossintetizasse

efetivamente com menor condutância estomática (WUE, Reich et al. 1998; Wright et al. 2001). Portanto, embora que as espécies florestas úmidas que devem ser adaptadas à maior disponibilidade hídrica, tenham maiores concentrações de nutrientes foliares devido ao seu maior SLA, também se espera que após ajustes do SLA, as espécies de florestas com déficit hídrico tenham maiores concentrações de N e P do que a florestas mais úmidas (Reich et al. 1998; HOFFMANN et al. 2005). Esta abordagem baseada em traços funcionais de comunidades de árvores da Mata Atlântica - um grande *hotspot* global - pode contribuir para aumentar o conhecimento sobre o *trade-off* crescimento-sobrevivência, uma vez que o espectro de traços aquisitivo-conservativos tem diferentes respostas ao estresse ambiental e disponibilidade de recursos.

Neste contexto, o objetivo desse trabalho foi avaliar a resposta dos traços funcionais aquisitivos e conservativos das espécies arbóreas, ao longo de um gradiente de déficit hídrico em floresta de Mata Atlântica.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

O presente trabalho foi realizado no município de Viçosa, MG, Brasil, nas dependências da Universidade Federal de Viçosa (UFV), nos fragmentos “Mata da Garagem” (21,8 ha) e “Mata da Silvicultura” (17 ha) (Figura 1). A tipologia florestal é caracterizada como Floresta Estacional Semidecidual (FES), pertencendo a Mata Atlântica (IBGE, 2012) e estão em estágio médio de regeneração (CONAMA, 2007).

O clima da região segundo a classificação de Köppen-Geiger é do tipo Cwa. A precipitação média anual é de 1262 mm, a umidade relativa média anual de 82% e a temperatura média é de 20,1°C (UFV, 2016). Os solos da região são do tipo latossolo vermelho-amarelo-álco e podzólico vermelho- amarelo-câmbico (Ferreira Júnior et al., 2012).

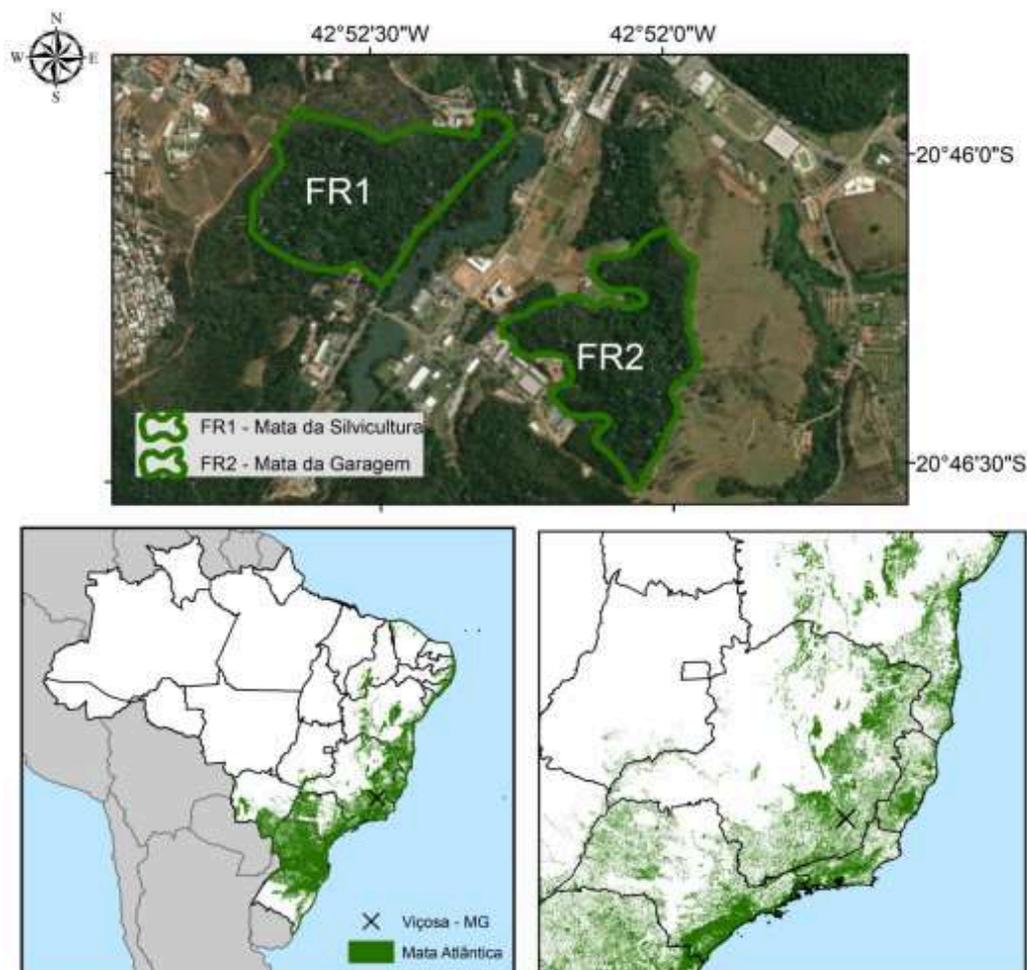


Figura 1: Localização das áreas de estudo denominadas Mata da Garagem e Mata da Silvicultura. Fonte: Rocha, 2021.

2.2 Coleta dos dados

Na Mata da Silvicultura foram instaladas de maneira aleatória, 10 parcelas permanentes com 0,1 ha (20mx50m) cada, em 1994. Por sua vez, na Mata da Garagem, foram instaladas 50 parcelas permanentes com 0,01 ha (10mx10m) e com início de monitoramento em 1984. Em ambas as parcelas, todos os indivíduos com DAP (diâmetro na altura do peito de 1,3m) maior ou igual a 5,0 cm foram inventariados e botanicamente identificados.

Para este estudo foi utilizado o inventário realizado em 2016 para a Mata da Silvicultura e em 2018 para a Mata da Garagem (Tabela 1).

Tabela 1: Caracterização dendrométrica dos fragmentos de estudo, Viçosa, MG, Brasil.

Parâmetros	Mata da Silvicultura (2016)	Mata da Garagem (2018)
dap médio(cm)	12,53	11,92
q (cm)	16,17	14,06
Ht média (m)	12,72	10,65
Nf (fustes ha ⁻¹)	1394	1472
Da (ind.ha ⁻¹)	1241	1296

Em que: DAP médio = diâmetro a altura do peito médio em cm; q= diâmetro quadrático médio em cm; Ht média =altura total média em m; Nf = número de fuste hectare⁻¹; DA = número de indivíduos hectare⁻¹. Fonte: Rocha (2020) e Ribeiro, (2019)

As 16 espécies de maior valor de importância em cada floresta foram selecionadas para a coleta de material foliar (Anexo 1). Para cada espécie foram selecionados 5 indivíduos, e realizada a coleta de 5 amostras por indivíduo, de acordo com metodologia proposta por Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Para garantir a integridade do material foram coletados ramos, para retirada das folhas em laboratório. Os ramos foram enrolados em papel toalha umedecido e colocados em sacos plásticos, até a chegada ao laboratório. As análises foram realizadas no mesmo dia da coleta.

2.3 Análise foliar

As folhas das árvores de cada espécie foram fotografadas, para determinação da área foliar (AF), utilizado o software imagemJ. As folhas também foram pesadas e armazenadas em estufa por 48h, para a determinação da massa seca (MS). Assim, foi possível determinar a área foliar específica (SLA), sendo esta $SLA = AF/MS$.

Além disso foi realizado a análise do teor de nutrientes (N, P, K, Ca e Mg) presente nas folhas, foram separadas cerca de 800g de folha por espécie, e enviadas ao Laboratório do departamento de Solos da Universidade Federal de Viçosa, para análise foliar.

2.3. Déficit hídrico climático

Os dados climatológicos, foram obtidos na estação meteorológica do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), localizada em Viçosa, MG (INMET, 2020). A estimativa do déficit hídrico climático - CWD (um balanço hídrico entre a precipitação e a evapotranspiração) foi utilizado como um proxy para as condições de seca em

cada fragmento. O CWD foi calculado de acordo com Lutz et al. (2010) e usou-se a função R CWD e AET (evapotranspiração real; Redmond (2019). CWD mais negativo indica condições de alto estresse hídrico e valores próximos a 0 (zero) indica ausência de estresse hídrico (Poorter et al., 2017).

2.3 Análises dos dados

Os traços funcionais e o déficit hídrico climatológico (CWD) foram resumidos pela análise de componentes principais (PCA) na matriz de correlação usando o pacote “FactoMineR” (Husson et al., 2017). Assim, todas as variáveis foram centralizadas e padronizadas, e foram apresentadas as correlações entre pares de variáveis individuais e escores de PCA (anexo).

Para todos os traços funcionais a normalidade e distribuição dos dados foram verificadas pelo teste de normalidade de Shapiro-Wilk e gráficos Q-Q (Crawley, 2013). Para comparar os traços funcionais entre os dois sítios foi aplicada uma análise de Wilcoxon (para dados com distribuição não normal).

Os efeitos principais do déficit hídrico climatológico (CWD) sobre diferentes traços funcionais foram testados usando diferentes modelos lineares de efeitos mistos (LMMs, com efeitos aleatórios e fixos) para uma distribuição gaussiana testada previamente. Assim, foram testados modelos com efeitos individuais de CWD, e os sítios foram considerados efeitos aleatórios. Todos os modelos foram calculados usando o pacote 'lme4' (Bates et al., 2014) na plataforma R (R-Core-Team, 2019). Também se usou coeficientes dos preditores para interpretar estimativas de parâmetros em uma escala comparável usando o pacote 'jtools', com a finalidade de identificar os melhores modelos (Long, 2020). Para ilustração de gráfico neste estudo, usamos o pacote 'ggplot2' (Hadley, 2015).

3 RESULTADOS

Os dois eixos principais do PCA explicaram 68% da variação dos dados dos traços funcionais selecionados e o déficit hídrico climatológico (CWD). O primeiro eixo (PCA1) explicou 49,1% da variação dos dados e o segundo eixo explicou 18% da variabilidade dos dados. O CWD apresentou uma correlação positiva significativa com o primeiro eixo PCA1 ($R = 0,46$, $p < 0,05$), e com o segundo eixo PCA2 ($R = 0,61$, $p < 0,05$) (Figura 2). O PCA1 se correlacionou positivamente com todos os traços

relacionados com o teor de nutrientes na folha e com SLA ($R = 0,40$ $p < 0,05$). Enquanto, apenas dois traços funcionais tiveram uma correlação positiva significativa com o segundo eixo PCA2, o SLA ($R = 0,77$, $p < 0,05$) e altura ($R = 0,48$, $P < 0,05$).

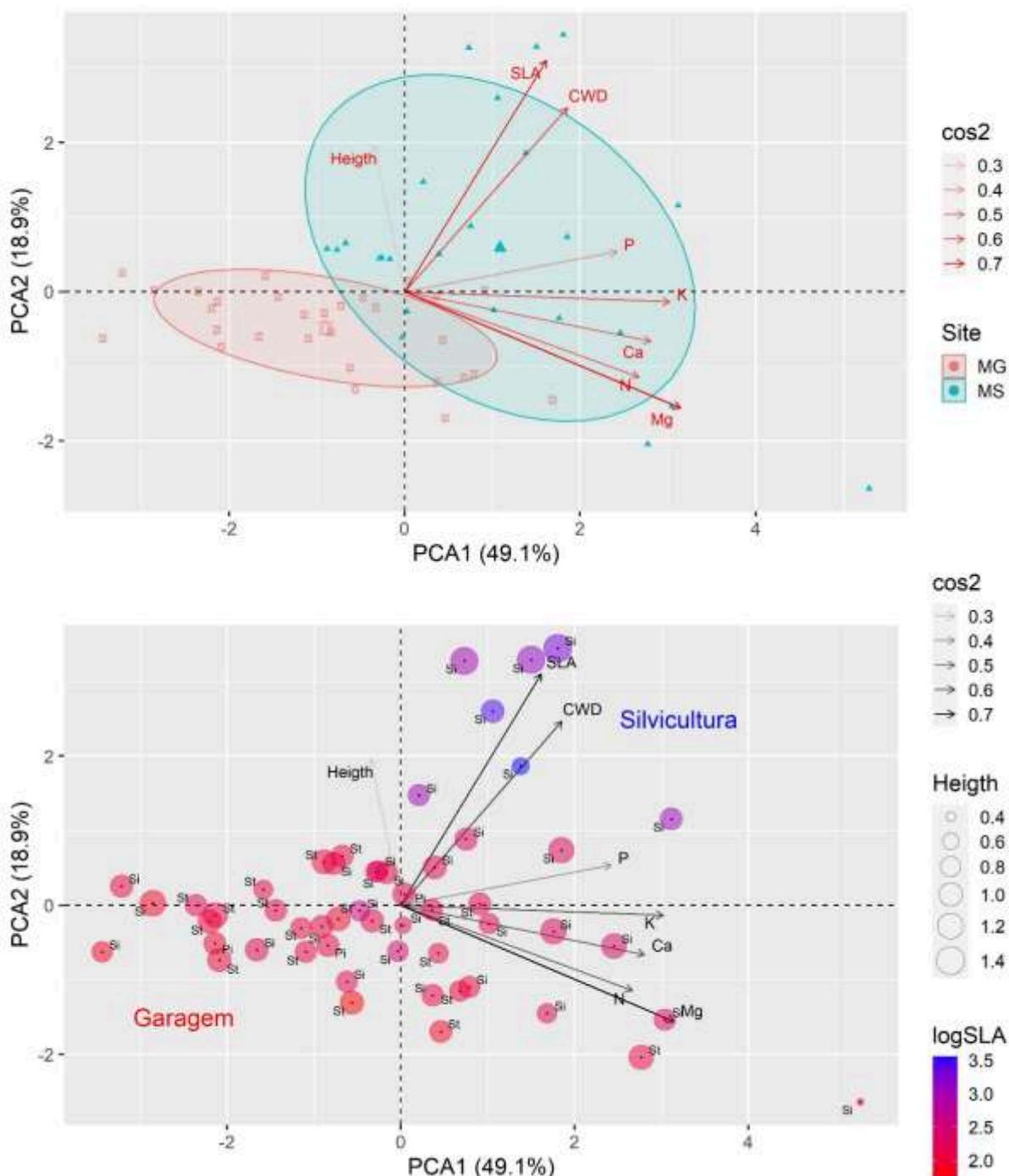


Figura 2: Análise de Componentes Principais (PCA) a partir dos traços funcionais altura (H), área foliar específica (SLA) e teor de nutrientes nas folhas ao longo de um gradiente de déficit hídrico entre Mata da Garagem (MG) e Silvicultura (MS), floresta da Mata Atlântica, Brasil.

Os resultados indicaram que existem diferenças significativas em apenas dois traços foliares, o SLA e K considerando a média entre espécies em cada sítio (Figura 3). Assim, observou-se que altura e a maior parte dos traços funcionais relacionados com teor de nutrientes da folha não tiveram diferenças significativas entre sítios (Figura 3).

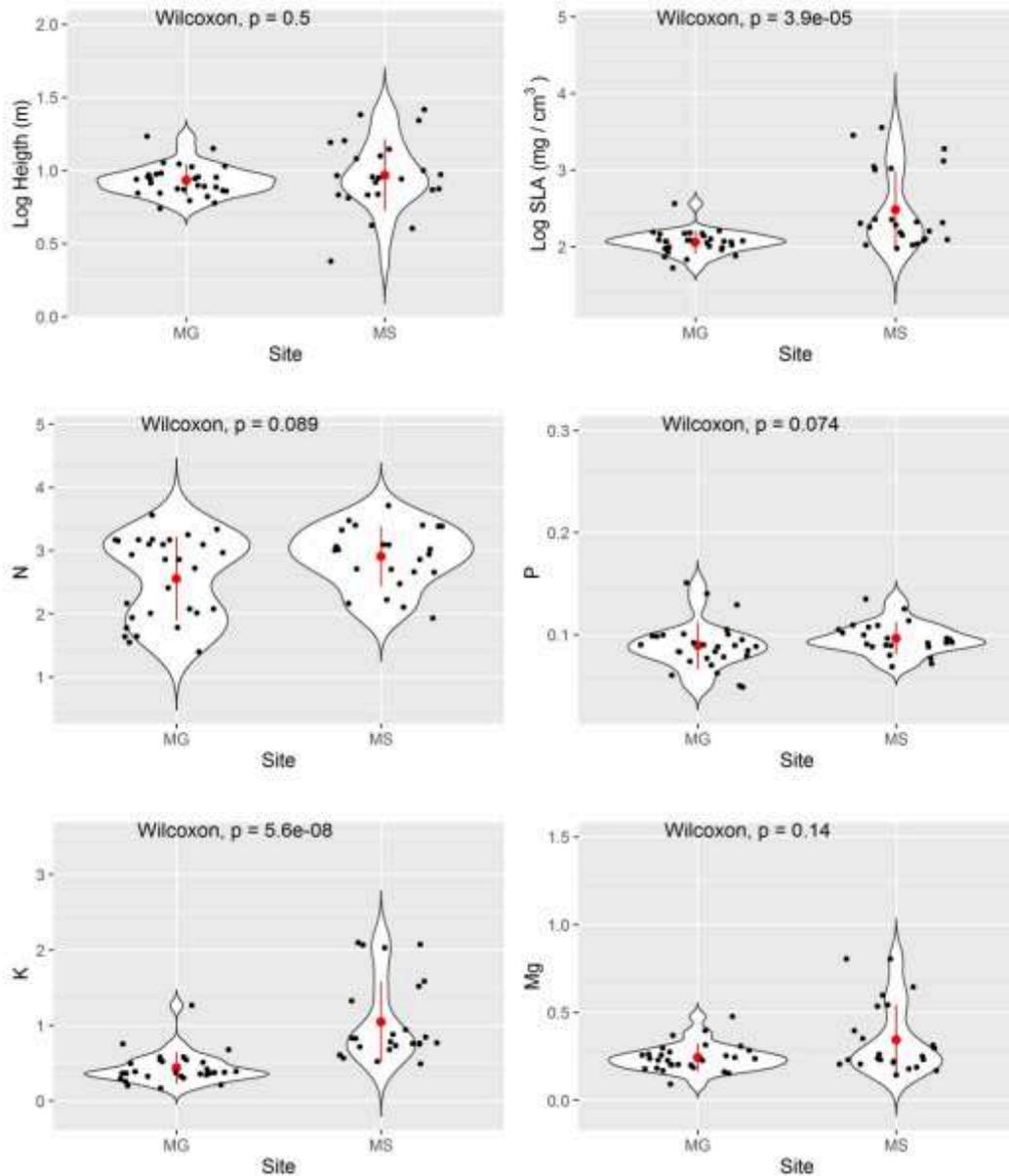


Figura 3: Diferenças entre traços funcionais entre fragmentos em estudo “Mata da Garagem” (A), e “Mata da Silvicultura” (B).

Os resultados sobre modelos LMM testados demonstram que CWD afeta significativamente à variação de SLA e K. Assim, se observou uma relação positiva

significativa entre SLA e CWD (LMM, Est. = -0,01; $t = 2.66$; $P < 0,001$); por enquanto o K é afetado negativamente pelo CWD (LMM, Est. = -0,01; $t = -2,11$; $P = 0,04$) (Figura 4).

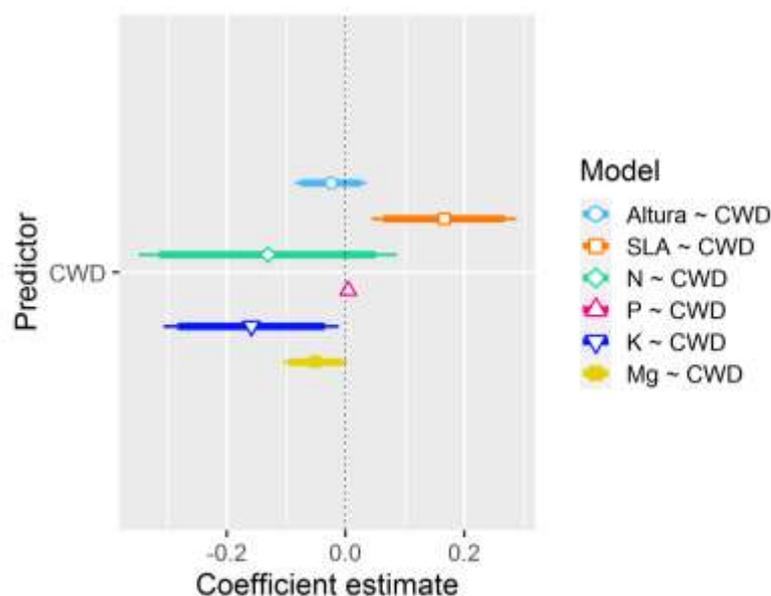


Figura 4: Coeficientes de regressão padronizados de diferentes modelos lineares de efeitos mistos (LMMs, com efeitos aleatórios e fixos) para testar os principais efeitos do CWD sobre traços funcionais. As estimativas dos parâmetros médios (coeficientes de regressão padronizados) dos preditores do modelo, os intervalos de confiança de 95% associados e a importância relativa de cada fator, expressa como a porcentagem da variância explicada, são indicados.

4 DISCUSSÃO

Os resultados desta pesquisa relevam que o gradiente de déficit hídrico em escala local promove diferenças em alguns traços funcionais de folhas (SLA e K) de árvores em uma floresta da Mata Atlântica. Assim, de acordo aos modelos testados, o CWD teve efeitos positivos significativos sobre a SLA, pelo contrário se observou uma relação negativa com o potássio (K). A variação dos traços funcionais das plantas depende de múltiplos fatores, principalmente fatores abióticos que determinam a disponibilidade de recursos para o crescimento (Reich et al. 1998; 2003; Wright et al. 2010). Respostas da SLA de árvores de floresta tropicais em relação ao déficit hídrico têm sido amplamente evidenciado em escala local, regional e continental (VAN DER SANDE et al. 2017; Poorter et al. 2017; MARACACHIPES et al. 2018; Silva et al. 2021). A correlação de traços ao longo do PCA1 está subjacente ao trade-off

crescimento-sobrevivência que é frequentemente observado em espécies arbóreas (Wright et al. 2010). Por exemplo, as espécies investem em tecidos que facilitam o crescimento rápido (ex, espécies pioneiras e secundárias iniciais) e econômico ou investem em tecidos duros e persistentes que melhoram a conservação de recursos e a sobrevivência das plantas, como por exemplo as espécies de estágios avançado de sucessão (Poorter e Bongers 2006; Kitajima e Poorter 2010).

Os dois fragmentos avaliados apresentaram um déficit hídrico climatológico (CWD) negativo, ou seja, tiveram déficits hídricos; no entanto observou-se que na Mata da Silvicultura teve maior déficit hídrico em comparação com a Mata da Garagem. Por este motivo, se infere que esta condição de déficit hídrico promove uma maior área foliar específica na Mata da Silvicultura onde há menor disponibilidade de água, onde as folhas menores (menor área) são mais grossas, e conseqüentemente apresentam maior peso comparada as demais (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Hofhansl et al. 2021). Em estudos sobre os mecanismos que conduzem a variação de traços funcionais de árvores em floresta tropical, os traços de folhas variaram principalmente em relação a disponibilidade de luz do dossel e o conteúdo de nutrientes do solo, enquanto os traços do caule (altura, densidade da madeira) foram relacionadas à posição da encosta topográfica e ao conteúdo de água no solo (Reich et al. 1998; Wright et al. 2010; Rodrigues et al. 2020). Esta abordagem baseada nas respostas dos traços funcionais às variações dos fatores abióticos, pode ser chave para definir estratégias de restauração a escala de sítios, principalmente em áreas onde ocorre uma alta variabilidade topográfica e edáfica que definem diferentes tipos de habitats em pequena escala espacial (Rodrigues et al. 2020). Esta diferenciação de habitats também pode simultaneamente afetar a variabilidade de traços funcionais que determinam a dominância de espécies de árvores (ex, altura máxima) e o funcionamento ecossistêmico, por exemplo produção de biomassa (Rodrigues et al. 2019; 2020).

No entanto, a resposta específica do potássio foliar em espécies de árvores de florestas tropicais tem sido menos estudada em relação ao nitrogênio que apresenta um efeito mais direto no processo da fotossíntese e na construção de biomassa (Wright et al. 2001; HOFFMANN et al. 2005). Contudo, estudos demonstram que em locais mais secos podem induzir maiores concentrações foliares de N e P para favorecer maior eficiência no uso da água durante a aquisição de carbono (Wright et

al. 2001; HOFFMANN et al. 2005). Por outro lado, maior área foliar específica facilitam a captura de luz (Reich et al. 1998), e altas concentrações de nitrogênio e fósforo permitem investimentos em proteínas fotossintéticas que aumentam a capacidade fotossintética e o ganho de carbono (Reich et al. 2003). Por isso, neste estudo se analisou os traços funcionais das árvores em duas áreas com contrastante déficit hídrico climatológico, para entender as respostas em relação ao espectro aquisitivo-conservativo ao longo de um gradiente de recurso em floresta da Mata Atlântica.

Os traços funcionais *aquisitivos* ocorrem nas plantas onde há maior disponibilidade de recurso para o crescimento, como por exemplo o SLA, que apresenta um papel importante na aquisição de carbono e na eficiência no uso de nitrogênio durante a fotossíntese (REICH et al. 1998; Wright et al. 2001; HOFFMANN et al. 2005). O mesmo traço (SLA) pode se tornar *conservativo* também, quando as árvores estão em condição de limitação de recurso, assim aumenta ainda mais a eficiência no uso da água, nitrogênio e o carbono na planta (REICH et al. 1998; HOFFMANN et al. 2005; MARACACHIPES et al. 2018). Neste estudo, o teor de K na folha teve contrastantes diferenças entre sítios e foi afetado pelo CWD, o que permite inferir que em condições de déficit as árvores podem investir mais nutrientes em estrutura foliar para conservação de recursos, e na recuperação de compostos fotossintéticos (Benlloch-González et al. 2008; HOFFMANN et al. 2005). Assim, o potássio pode contribuir a aumentar a resistência ao estresse nas plantas (Su et al., 2020), promove a síntese de clorofila, melhora a estrutura de cloroplastos e regula a concentração de substâncias nas células das plantas (HOFFMANN et al. 2005). Além disso, a alta concentração de K nas folhas é usada nas células-guarda para ajustar a abertura estomática em resposta à variação temporal nas condições ambientais, como disponibilidade água (Benlloch-González et al. 2008). No entanto, o teor de K pode variar em resposta a variáveis climáticas, como temperatura, umidade e radiação (Zhao et al. 2016). Dessa forma, é importante explorar as respostas destes traços funcionais relacionados com teor de nutrientes nas folhas das plantas em relação aos fatores abióticos, o que pode permitir prever as respostas das plantas às futuras mudanças climáticas e padrões de distribuição espacial (Condit et al. 2013; Li et al., 2021), até implicações para o manejo e conservação de florestas tropicais (Poorter et al. 2017).

Neste sentido, comunidades arbóreas com riqueza de táxons, com folhas finas ricas em N e alto SLA estavam localizadas principalmente em florestas semidecíduas e decíduas (por exemplo, Fabaceae). Pelo contrário, enquanto comunidades ricas em táxons com folhas grossas e pobres em N, baixo SLA são encontradas principalmente em florestas mais úmidas (Hoffmann 2005; Silva et al. 2021). Espécies com baixa estatura, alta densidade de madeira e folhas grossas são particularmente abundantes na parte norte da Mata Atlântica (por exemplo, Myrtaceae), enquanto espécies altas com madeira leve e folhas são abundantes no Sul, por exemplo, Lauraceae (Silva et al. 2021). Nesse sentido, os resultados deste estudo demonstram como a variabilidade de traços funcionais de espécies podem ser indicadoras do déficit hídrico em escala local, o que pode ser fundamental para definir listas de espécies durante restauração florestal ou durante a regeneração natural das florestas após um distúrbio e ao longo de gradientes ambientais (Condit et al. 2013; Rodrigues et al. 2019; 2020). Devido à alta heterogeneidade ambiental (déficit hídrico, topografias, solos) em fina escala, se sugere não generalizar ou propor mesmas técnicas de manejo ou restauração para uma paisagem florestal. Pelo contrário se deve levar em consideração as condições específicas de sítio através da avaliação das condições ambientais e do uso de espécies de árvores indicadoras ou no nível de espécies como indicado neste estudo.

5 CONCLUSÃO

As variações de traços funcionais e o balanço entre traços conservativos-aquisitivos de espécies de árvores foi fortemente influenciada pela disponibilidade de recursos nos sítios estudados. Dessa forma, observou-se como o teor de potássio (K) e área foliar específica (SLA) apresentam diferenças marcantes entre duas florestas secundárias contrastantes e condições de déficit hídrico climatológico (CWD). Também foi evidente que o CWD teve um efeito significativo positivo sobre a SLA como possível resposta de adaptação para manter funções de aquisição de carbono e do crescimento das árvores. Estes resultados, suportam a teoria de que uma mesma paisagem florestal com alta heterogeneidade ambiental pode apresentar múltiplas condições de sítio ou habitats para o crescimento das árvores, o que deve ser levado em consideração para as práticas de manejo e conservação.

6 REFERÊNCIAS

- ATKINSON, R., 2008. Grow fast–die young: Exploring the growth–survival trade-off in plants. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.150, p.51–55, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.04.039>
- CHAVE, J. *et.al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecol. Lett**, v.12, p. 351-366, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- CRAWLEY, M.J. **The R Book**. 2^aed. Wiley, London. 2013.
- CONDIT, R. *et.al.* Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees. **Proc Natl Acad Sci**, v.110, n.13, p.5064–5068, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1218042110>
- DIAZ, S. *et.al.* The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, p.167–171, 2016. <https://doi.org/doi:10.1038/nature16489>
- FERREIRA JÚNIOR, W.G. *et.al.* **Uma visão pedogeomorfológica sobre as formações florestais da Mata Atlântica**. In: MARTINS, S.V. (Ed.). *Ecologia de florestas tropicais do Brasil*. Viçosa: Editora UFV, p.109-142, 2012.
- GARNIER, E., NAVAS, M.-L., GRIGULIS, K. **Plant Functional Diversity Organism traits, community structure, and ecosystem properties**, 1st ed. Oxford University Press, 2016. 234 p.
- HADLEY, W. R ggplot2 package: An implementation of the grammar of graphics. 2015. Disponível em: <https://github.com/hadley/ggplot2>
- HODGSON, J.G. Trade-offs between seed and leaf size (seed–phytomer–leaf theory): functional glue linking regenerative with life history strategies... and taxonomy with ecology?. **Annals of Botany**, v.120, p.633–652, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/aob/mcx084>
- HOFHANSL, F. Mechanisms driving plant functional trait variation in a tropical Forest. **Ecology and Evolution**, 2021; 11:3856-3870. doi/epdf/10.1002/ece3.7256 <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.7256>
- HUSSON, F. *et.al.* “FactoMineR” package Multivariate: Exploratory data analysis and data mining. R Studio package version 1.0.14.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. 2^a ed. Rio de Janeiro: 275p. 2012.
- KITAJIMA, K. *et.al.* How cellulose-based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. *New Phytol*. 2012. 195(3):640–652. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04203.x

LI, X. *et.al.* Spatial variation in leaf potassium concentrations and its role in plant adaptation strategies. **Ecological Indicators**, v.130, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108063>

LONG, J.A. Analysis and Presentation of Social Scientific Data. 2020. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/jtools/index.html>

MCGILL, B.J. Rebuilding community ecology from functional traits 21, p.178–185, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

MARACAHIPES, L. 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. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et.al.* New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 61, n.3, p.167–234, (2013). Disponível em: <https://www.publish.csiro.au/bt/pdf/BT12225>

POORTER, L. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. **Glob. Ecol. Biogeogr**, v.26, p.1423-1434, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>

REICH, P. B. *et al.* Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 38, p. 13721–13726, 23 set. 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1216053111>

REICH, P.B. WALTERS, M.B, ELLSWORTH, D.S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proc Natl Acad Sci**, v.94, n.25, p.13730–13734, 1997. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>

REICH, P.B; ELLSWORTH, D.S; WALTERS, M.B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. **Funct Ecol**, v.12, n.6, p.948–958, 1998.

SILVA, M.; COELHO, R. RESOLUÇÃO CONAMA no 392, de 25 de junho de 2007. Minist. Meio Ambiente, p.1–4, 2007.

STERCK, F. *et.al.* Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **PNAS**, v.108, n.51, p. 20627–20632, 2011. Disponível em: <https://www.acheconcursos.com.br/concursos-espirito-santo>

SU, W. *et.al.* Research progress on the HAK function of plant high affinity potassium ion transporter. **Biotechnol Bull**, v.36, n.8, p.144–152, 2020.

SANDE, M.T.V. Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. **Funct Ecol**, v.32, n.2, p.461-474, (2017).. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12968>

SILVA, M.A.M. *et.al.* Does the plant economics spectrum change with secondary succession in the forest?. **Trees**, v.29, p.1521–1531.

STERCK, F. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. **PNAS**, v.108, p.20627–20632, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1106950108>

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA (UFV). **Boletim meteorológico 2016**. Departamento de Engenharia Agrícola. Estação Climatológica Principal de Viçosa. Viçosa, 2016.

WESTOBY, M. *et.al.* Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, p.125–159, 2002.

WRIGHT IJ, R.P.B. *et.al.* The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v.428, p.821–827, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00735>

WRIGHT, S.J. *et.al.* Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v.91, n.12, p.3664–3674, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/09-2335.1>

RODRIGUES, A.C, VILLA, P.M, NERI, A.N. Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic Forest. **Ecological Indicators**, v.102, p. 208-217, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.033>

RODRIGUES, A.C. Fine-scale habitat differentiation shapes the composition, structure and aboveground biomass but not species richness of a tropical Atlantic Forest. **Journal of Forestry Research**, v.31, p.1599–1611, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11676-019-00994-x>

POORTER, L; BONGERS, L; BONGERS, F. Architecture of 54 moist-forest tree species: traits, trade-offs, and functional groups. **Ecology**, v.87, n.5, p.1289–1301, 2006. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1289:AOMTST]2.0.CO;2

REICH, P.B. *et.al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v164(S3):S143–S164 2003 .Disponível em: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/374368>

WRIGHT, I. J. *et.al.* Global climatic drivers of leaf size. **Science**, v, 357, p.917–921, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>

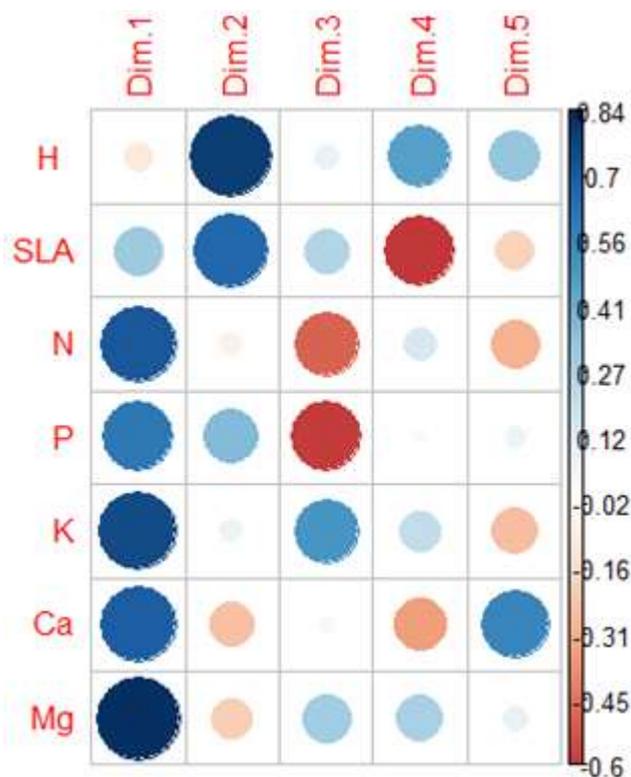
ZHAO, N. *et.al.* Coordinated pattern of multi-element variability in leaves and roots across Chinese forest biomes. **Global Ecologi and Biogeography**, v.25, n.3, p.359–367, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.12427>

ANEXOS

Anexo 1: Espécies de maior valor de importância da Mata da Garagem e Mata da Silvicultura, em Minas Gerais, Brasil.

Espécie	n	Dai	DR	DoA	DoR	FA	FR	VI%
Mata da Garagem								
<i>Apuleia leiocarpa</i>	66	132,00	8,97	4,67	20,44	90,00	2,93	10,78
<i>Myrcia splendens</i>	46	92,00	6,25	0,84	3,69	100,00	3,26	4,40
<i>Matayba elaeagnoides</i>	29	58,00	3,94	1,33	5,81	70,00	2,28	4,01
<i>Casearia ulmifolia</i>	30	60,00	4,08	0,97	4,26	100,00	3,26	3,87
<i>Mabea fistulifera</i>	42	84,00	5,71	0,56	2,45	90,00	2,93	3,70
<i>Siparuna guianensis</i>	42	84,00	5,71	0,26	1,16	100,00	3,26	3,37
<i>Garcinia gardneriana</i>	35	70,00	4,76	0,37	1,63	90,00	2,93	3,10
<i>Coussarea verticillata</i>	26	52,00	3,53	0,75	3,27	70,00	2,28	3,03
<i>Actinostemon concolor</i>	33	66,00	4,48	0,30	1,30	80,00	2,61	2,80
<i>Protium warmingianum</i>	20	40,00	2,72	0,68	2,97	60,00	1,95	2,55
<i>Continua</i>								
Total	1472	736	100	22,84	100	3070	100	100
Mata da Silvicultura								
<i>Anadenanthera peregrina</i>	45	45,00	3,23	5,98	20,89	70,00	1,56	8,56
<i>Siparuna guianensis</i>	215	215,00	15,42	0,77	2,68	100,00	2,23	6,78
<i>Bathysa nicholsonii</i>	185	185,00	13,27	1,44	5,01	90,00	2,01	6,76
<i>Pseudopiptadenia contorta</i>	38	38,00	2,73	2,92	10,21	60,00	1,34	4,76
<i>Casearia ulmifolia</i>	58	58,00	4,16	1,52	5,31	90,00	2,01	3,83
<i>Apuleia leiocarpa</i>	37	37,00	2,65	1,30	4,55	80,00	1,79	3,00
<i>Aparisthium cordatum</i>	69	69,00	4,95	0,44	1,54	70,00	1,56	2,68
<i>Ocotea odorifera</i>	30	30,00	2,15	0,64	2,22	90,00	2,01	2,13
<i>Myrcia splendens</i>	32	32,00	2,30	0,42	1,47	70,00	1,56	1,77
<i>Machaerium floridum</i>	15	15,00	1,08	0,41	1,42	80,00	1,79	1,43
<i>Continua</i>								
Total	1394	1394	100	28,64	100	4480	100	100

Anexo 2: Os níveis de significância são baseados nos coeficientes de correlação de Spearman entre os atributos estruturais e os componentes principais do PCA. Indica-se uma alta correlação do diâmetro (DBH), altura (H), e área basal (BA) com eixos dos PCA1 e de área foliar específica (SLA) com PCA2.



Sendo: altura (H); área foliar específica (SLA); N(nitrogênio); P (fósforo); K (potássio); Ca (cálcio), Mg (magnésio).

CAPÍTULO 3

EFEITO DOS FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA BIOMASSA E CARBONO EM FRAGMENTOS DE MATA ATLÂNTICA, BRASIL

RESUMO

As florestas apresentam importância global, pela sua biodiversidade, serviços ecossistêmicos, dentre eles a estocagem de carbono. A Mata Atlântica é dos principais *hotspots* mundiais, devido sua biodiversidade, endemismo e, sua intensa fragmentação. Em nosso estudo focamos em analisar como os fatores bióticos e abióticos podem influenciar os serviços ecossistêmicos que a floresta realiza, avaliando se existe similaridade entre as florestas estudadas e quais foram as principais variáveis que influenciaram a produção e estocagem de biomassa e carbono. O estudo foi conduzido em 134 parcelas destes fragmentos florestais em Minas Gerais, Brasil, Todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito ≥ 5 cm foram mensurados. Variáveis de temperatura e precipitação foram adquiridas da estação meteorológica mais próxima ao fragmento. O déficit hídrico climatológico (CWD) foi calculado. Amostras de solo foram coletadas aleatoriamente em cada parcela de cada fragmento, para análise química. Dados de topografia (Altitude, declividade e exposição do terreno) foram coletados. Modelos lineares de efeitos mistos (LMMs, com efeitos aleatórios e fixos) foram utilizados para testar os principais efeitos de múltiplos fatores sobre o carbono acima do solo. O software R foi utilizado para o processamento dos dados. A riqueza de espécie diferiu entre os fragmentos estudados, mesmo se tratando da mesma tipologia florestal. A Mata de São José (SJ) foi o fragmento com maior riqueza de espécies. De acordo com os modelos testados, verificou-se que a riqueza de espécies afetou positivamente a estocagem de carbono. Já a declividade e matéria orgânica apresentaram efeito negativo e significativo em relação a estocagem de carbono. Assim é possível concluir que tanto fatores bióticos, quanto abióticos influenciam a estocagem de carbono em fragmentos tão heterogêneos de Mata Atlântica.

Palavra-chave: riqueza de espécie, declividade, matéria orgânica, Modelos lineares de efeitos mistos

EFFECT OF BIOTIC AND ABIOTIC FACTORS ON BIOMASS AND CARBON IN ATLANTIC FOREST FRAGMENTS, BRAZIL

ABSTRACT

Forests are of global importance, due to their biodiversity, ecosystem services, including carbon storage. The Atlantic Forest is one of the main hotspots, due to its biodiversity, endemism and its intense fragmentation. In our study, we focused on analyzing how biotic and abiotic factors can influence the ecosystem services that the forest performs, evaluating whether there is similarity between the forests studied and what were the main variables that influenced the production and storage of biomass and carbon. In seven forest fragments in Minas Gerais, Brazil, samples were collected for analysis. Data from 134 plots were analyzed, collected between the years 1994 to 2017. All individuals with diameter at breast height ≥ 5 cm were measured. Temperature and precipitation variables were acquired from the meteorological station closest to the fragment. Climatological water deficit (CWD) was calculated. Soil samples were randomly collected from each plot of each fragment for chemical analysis. Topography data (altitude, slope and terrain exposure) were collected. The R software was used for data processing. Species richness differed between the studied fragments, even though they were of the same forest typology. Mata de São José (SJ) was the fragment with the highest species richness. According to the models tested, it was found that species richness positively affected carbon storage. On the other hand, slope and organic matter had a negative and significant effect on carbon storage. Thus, it is possible to conclude that both biotic and abiotic factors influence carbon storage in such heterogeneous fragments of the Atlantic Forest.

Keywords: species richness, slope, organic matter.

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são importantes fontes de serviços ecossistêmicos para o bem estar da humanidade, como dinâmica e estoque de carbono, e recursos florestais não-madeireiros (alimentos, medicamentos, fibras) como meio de subsistência sustentável (Chazdon et al., 2016; Roberts et al., 2018). Portanto, como uma das regiões mais biodiversas e densas em carbono da Terra, as florestas tropicais são fundamentais para os esforços de mitigação das mudanças climáticas (Ferreira et al. 2018; Hansen et al. 2020). Essas florestas representam cerca de um terço da produtividade primária bruta terrestre da Terra e 68% dos estoques globais de carbono florestal na vegetação terrestre (Pan et al. 2011; Lewis et al. 2015). No entanto, a mudança de biodiversidade induzida pelo homem prejudica o ciclo do carbono na floresta tropical, crucial para o sistema climático da Terra e o bem-estar humano (Lewis et al. 2015; Hubau et al. 2020).

No entanto, as florestas tropicais têm a capacidade de recuperar-se depois de um distúrbio (Rozendaal et al. 2019; Poorter et al. 2019). Atualmente, cerca de um terço das áreas florestais desmatadas no mundo são florestas secundárias (FSG) com diferentes estágios sucessionais (Hansen et al., 2013; Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Essas florestas podem apresentar uma grande variabilidade na produção de biomassa, devido a questões de qualidade do sítio, riqueza de espécies e comportamento de crescimento dessas espécies no habitat (Rai et al., 2021). Além disso, o FSG pode promover cobenefícios de carbono-biodiversidade, ou seja, a recuperação do estoque de carbono juntamente com uma relação positiva com a riqueza de espécies arbóreas (Liang et al., 2016; Matos et al., 2020; Osuri et al., 2020). No caso da Mata Atlântica, que é uma *hotspot* da biodiversidade (Myers et al., 2000), devido a sua alta riqueza e endemismo (Mittermeier et al. 2011) e também pela intensa fragmentação (Magnago et al. 2014; Lewis et al. 2015), existe essa grande variabilidade na produção de biomassa. Isso acontece, por esse bioma ter uma paisagem heterogênea, com fragmentos muito pequenos, principalmente com áreas menores de 50 ha (Ribeiro et al., 2009), e com diferentes níveis de distúrbios (Tabarelli et al., 2010), o que pode levar a distintos caminhos sucessionais (Arroyo-Rodríguez et al., 2017)

Em virtude disso, entender como os fatores bióticos e abióticos atuam nessas florestas altamente heterogêneas é algo relevante. Sabe-se que o clima afeta a

distribuição e armazenamento de carbono nas florestas globais (Pan et al., 2013). Ainda que a precipitação e temperatura estão claramente ligadas ao armazenamento de biomassa (Keith et al., 2009; Pan et al., 2013) e a variação destes, influência na produção de biomassa da floresta e conseqüentemente, na estocagem de carbono. A precipitação vai influenciar na disponibilidade de água, que vai afetar na absorção de nutrientes na área foliar e por conseqüência na produtividade da floresta (Eamus, 2003). A temperatura regula as taxas de assimilação de CO₂ das folhas e as perdas de carbono pela respiração associadas à manutenção do tecido vivo (Larjavaara e Muller-Landau, 2012).

As propriedades do solo podem influenciar a distribuição das árvores e a sua produção de biomassa, através do crescimento das raízes, que ao apresentar dificuldade por inibição física de alongamento, ou com a absorção de nutrientes, vai influenciar na biomassa produzida abaixo do solo e na biomassa acima do solo. Assim, o contrário também é verdadeiro, diante de maior disponibilidade de recursos, teremos maior produção (Bennett et al., 2020).

Desse modo, neste trabalho avaliou-se como fatores bióticos e abióticos influenciam a produção de biomassa e carbono em fragmentos de Mata Atlântica e respondeu-se a seguintes questões: (i) Existe diferenças da riqueza de espécies e composição florística entre florestas secundárias estudadas (ii) Quais são as principais variáveis (bióticas e abióticas) que influenciam a produção de biomassa e carbono?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

Para o presente estudo foram coletados dados de sete fragmentos na Mata Atlântica, no estado de Minas Gerais, Brasil (Figura 1). Os sítios são denominados Mata da Silvicultura, Mata da Garagem, Centev, Ipaba_M1, Ibaba_M2, São José e Cachoeira das Pombas. A vegetação é classificada como floresta estacional semidecidual (IBGE, 2012). A precipitação anual varia de 701 a 1737 mm. ano⁻¹, elevação de 242 a 1169 m acima do nível do mar e declividade de 2,97 a 65,81% entre os locais.

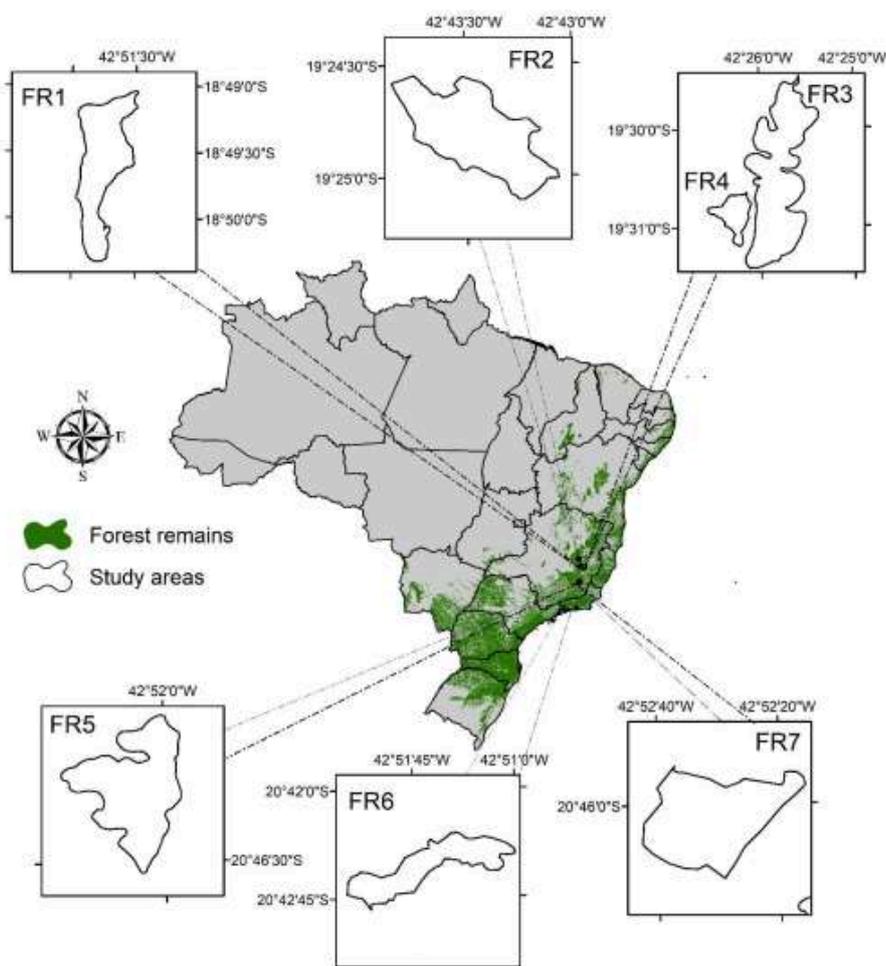


Figura 1: Localização dos sete fragmentos de Mata Atlântica estudados localizados em Minas Gerais, Brasil. Sendo: FR1: Cachoeira das Pombas; FR2: Mata da Garagem; FR3: Ipaba Mata1; FR4: Ipaba Mata2; FR5: Centev; FR6: São José and FR7: Mata da Silvicultura. Fonte: Rocha, 2021.

No total foram 134 parcelas, localizadas nos sete fragmentos florestais, acompanhadas nos anos de 2015 a 2017 (Tabela 1). As parcelas dos fragmentos da Mata da Garagem e Mata da Silvicultura apresentavam tamanhos diferentes dos demais fragmentos, desse modo, realizou-se a combinação das parcelas de 10 x 10 m em uma única parcela de 10 x 50 m para a Mata da Garagem, e para a Mata da Silvicultura subdividiu-se em parcelas de 20 x 50 m da mata da Silvicultura.

Todos os indivíduos com diâmetro a altura do peito (1,3 m acima do solo, dap) ≥ 5 cm tiveram sua altura total e circunferência mensurados e foram identificados botanicamente.

O número de fustes, volume e biomassa foram calculados para cada parcela nos diferentes fragmentos e anos de mensuração. O volume do componente arbóreo

para cada indivíduo nos diferentes anos de mensuração foi obtido por meio da equação ajustada por Amaro (2010), para árvores com casca, em uma Floresta Estacional Semidecidual, no Município de Viçosa – MG, conforme equação a seguir.

$$VF_{cc} = 0,000070 * DAP^{2,204301} * Ht^{0,563181} \quad [1]$$

Em que:

VF_{cc} = Volume do fuste com casca, em m³;

DAP = Diâmetro medido a 1,30 m do solo, em cm;

Ht = Altura total, em m.

Para se estimar a biomassa dos diferentes fragmentos multiplicou-se o volume de cada indivíduo pela sua densidade básica. A densidade básica foi obtida por meio de dados de diferentes literaturas (Zanne et al, 2009; Souza et al., 2012; Amaro et al., 2013; Torres et al., 2017). Para obtenção da estocagem de carbono multiplicou-se a biomassa de cada indivíduo pelo fator 0,5 (IPCC, 2003).

A idade de cada fragmento foi estimada por fotografias aéreas (1960, 1980 e 1990), imagens de satélites *Landsat* a partir do ano de 1985, entrevistas com os proprietários dos fragmentos e análises das escrituras do terreno.

Tabela 1: Informações de localização, tamanho do fragmento e anos de coleta dos sete fragmentos de Mata Atlântica estudados em Minas Gerais, Brasil.

Fragmento	Município	Tamanho da floresta (ha)	Parcelas	Tamanho da parcela (ha)	Ano da mensuração
Mata da Silvicultura	Viçosa	17,0	10	0,10	2016
Mata da Garagem	Viçosa	21,8	50	0,01	2018
CENTEV	Viçosa	44,1	20	0,05	2015
Ipaba – Mata 1	Caratinga	264,0	16	0,05	2017
Ipaba – Mata 2	Caratinga	37,3	6	0,05	2017
São José	Coronel Fabriciano	38,4	12	0,05	2017
Cachoeira das Pombas	Guanhães	106,0	20	0,05	2017

2.5 Variáveis climáticas

A temperatura média (°C), a precipitação anual (mm), a precipitação dos três meses mais secos (mm) e o número de meses com menos de 100 mm de chuvas foram utilizadas como variáveis climáticas e adquiridos das estações meteorológicas mais próximas dos fragmentos estudados. O déficit hídrico climático (CWD) é calculado como a diferença entre a evapotranspiração de referência mensal e a evapotranspiração real (Abatzoglou et al., 2018) e representa a quantidade de água perdida durante os meses secos (quando a evapotranspiração excede a pluviosidade), refletindo com mais precisão as condições de seca do que o total anual de precipitação. Dessa forma, quanto mais negativo seu valor, maior o estresse hídrico (Poorter et al., 2017). Para o cálculo do CWD seguiu-se a metodologia proposta por Lutz et al. (2010) e utilizou-se a função CWD e AET no software R (Redmond, 2019).

2.5 Solos e topografia

Amostras de solo foram coletadas aleatoriamente em cada parcela dos diferentes fragmentos florestais para obtenção de uma amostra composta para as profundidades de 0-20 cm e 20-40 cm. Essas amostras foram levadas ao laboratório de fertilidade do solo da Universidade Federal de Viçosa (UFV) e obteve-se o PH do solo em H₂O, cátions trocáveis (Ca²⁺, Mg²⁺, Al³⁺), acidez total (H⁺ + Al³⁺), capacidade de troca catiônica (CEC), Soma de Bases Trocáveis (SB), fósforo disponível (P), P remanescente em solução (P-res), Índice de Saturação por Alumínio (m) e Matéria Orgânica (MO) usando método padrão (Teixeira et al., 2017).

Em relação a topografia, calculou-se para cada parcela nos diferentes fragmentos a elevação (em metros), declividade (%) e da exposição do terreno (graus). Utilizou-se a ferramenta “*slope tool*” do software ArcGIS 10.3.11 (ESRI, 2015) e também modelos digitais de elevação gerados pelo “*Shuttle Radar*”.

2.6 Análises de dados

Utilizou-se do método de rarefação através de curvas de rarefação e extrapolação baseadas em número de indivíduos construídas com o primeiro número de Hill (Chao et al. 2014), para avaliar as diferenças de riqueza de espécies entre sítios amostrados. As extrapolações foram baseadas em dados de presença/ausência

e número de Hill de ordem 0 com 999 replicações de *bootstrap* para estimar intervalos de confiança de 95% dos valores observados e estimados (Colwell et al. 2012), usando o pacote “iNEXT” (Hsieh et al. 2016). Sempre que os intervalos de confiança de 95% não se sobrepõem, se considera que os números de espécies diferiram significativamente em $P < 0,05$ (Colwell et al. 2012).

Uma *Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrica* (NMDS) foi realizada com base nas diferenças de Bray-Curtis (Clarke 1993) para examinar as diferenças de composição de espécies entre sítios. No NMDS foi usada a função 'metaMDS' (Oksanen et al. 2018) e a análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA, 9999 *permutations*) para determinar diferenças na composição de espécies usando a rotina 'adonis' disponível no pacote "vegan" (Oksanen et al. 2018).

Os diferentes fatores bióticos (número de indivíduos, riqueza e variação da composição de espécies) e abióticos (clima, solo, topografia) foram resumidos através da análise de componentes principais (PCA) na matriz de correlação usando o pacote “FactoMineR” (Husson et al., 2017). Assim, foram apresentadas as correlações entre pares de variáveis individuais e escores de PCA para todos os fatores abióticos e bióticos selecionados. Adicionalmente realizou-se uma análise de correlação de Pearson, para selecionar os principais fatores por categorias, que foram redundantes entre eles e que mais explicam a variação no PCA. Por exemplo, das propriedades químicas do solo foi selecionada Matéria Orgânica (MO) e Soma de bases Trocáveis (SB) como importantes preditores de fertilidade com alta correlação com os eixos do PCA e com diferentes nutrientes e outros indicadores químicos do solo. O déficit hídrico climático (CWD) foi selecionado como principal preditor entre as variáveis climáticas.

Modelos lineares de efeitos mistos (LMMs, com efeitos aleatórios e fixos) foram utilizados para testar os principais efeitos de múltiplos fatores bióticos (atributos taxonômicos e estruturais) sobre o carbono acima do solo. Preditores com efeitos fixos (variáveis explicativas contínuas) foram agrupados como atributos bióticos (ou seja, riqueza de espécies e eixos NMDS 1 como proxy da variabilidade da composição florística, e abundância), e atributos abióticos, como as propriedades do solo relacionadas com fertilidade (bases totais trocáveis e matéria orgânica), clima (CWD) e topografia (declividade, elevação). A idade do fragmento e as parcelas foram consideradas como um efeito aleatório (1 | idade: parcelas) em todos os modelos

(Rozendaal et al., 2019). A distribuição de erro gaussiana foi testada depois disso as distribuições de resíduos foram verificadas visualmente e a distribuição e função de ligação mais adequadas (normalidade foi confirmada pelo gráfico QQ e teste Shapiro – Wilk) foi avaliada (Zuur et al., 2009; Crawley, 2013). Avaliou-se a colinearidade entre as variáveis preditoras selecionadas por meio da análise de correlação de Pearson; quando duas variáveis foram fortemente correlacionadas ($r \geq 0,7$), elas foram incluídas em modelos univariados (anexo 1). Todos os modelos foram calculados usando o pacote “lme4” (Bates et al., 2019) na plataforma R (R-Core-Team, 2019). Também usamos coeficientes dos preditores para interpretar estimativas de parâmetros em uma escala comparável usando o pacote 'jtools', com a finalidade de identificar os melhores modelos (Long, 2020). Para ilustração de gráficos neste estudo, usamos o pacote 'ggplot2' (Hadley, 2015).

3 RESULTADOS

A riqueza de espécies diferiu entre os sítios estudados conforme o método de rarefação, baseado no número de indivíduos, principalmente pelas diferenças entre os sítios São José (SJ), Garagem e CENTEV em relação aos demais sítios (Figura 2A). A maior riqueza observada acumulada foi em SJ com 280 espécies, já a menor riqueza foi na Mata da Garagem com 120 espécies. Por outro lado, o NMDS revelou que a composição de espécies arbóreas variou consideravelmente entre os sítios estudados, separando marcadamente a variação de espécies entre os sítios Silvicultura e SJ ao longo do primeiro eixo (Fig. 1B). Apesar das diferenças significativas da composição florística entre sítios (Stress= 0,19; Permanova: $F_{6, 126} = 5,32$; $p < 0,001$), existe sobreposição de espécies compartilhada entre alguns sítios como Cachoeira e SJ, Ipaba-M1 e Ipaba-M2, e entre CENTEV e Mata da Garagem, a qual apresenta um alto aninhamento entre parcelas (Figura 2B).

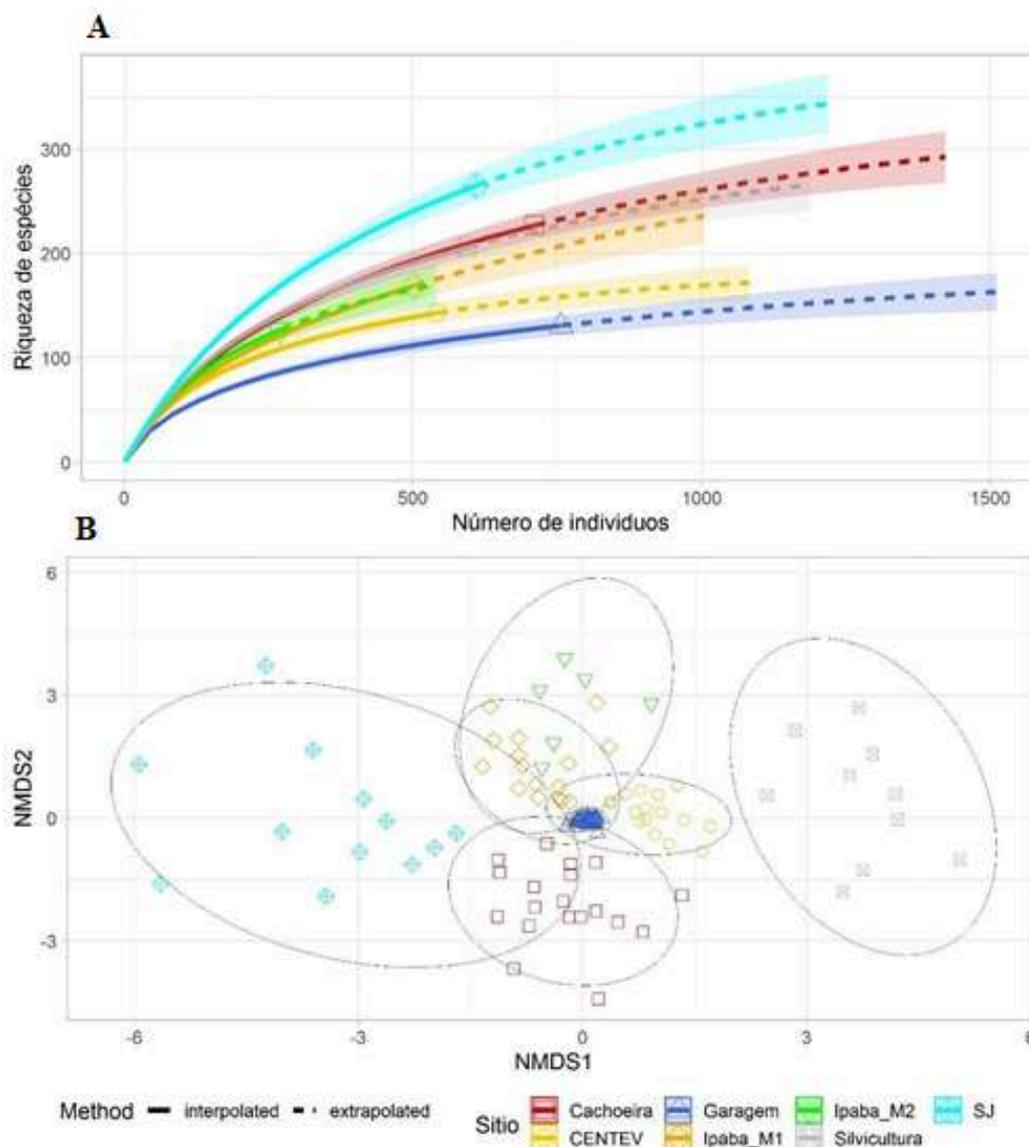


Figura 2: A) Relação entre a riqueza de espécies e o número de indivíduos nos fragmentos em estudo. **B)** Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrica (NMDS) dos fragmentos em estudo, observando a distribuição das parcelas em floresta de Mata Atlântica.

Os dois eixos principais do PCA explicaram 47,4% da variação nos dados analisados de todas as variáveis abióticas e bióticas (Figura 2). O primeiro eixo (PCA1) explicou 28,9% da variação nos dados, em que o Soma de Bases Trocáveis (SB) foi a variável que apresentou a maior correlação positiva significativa com o primeiro eixo ($R = 0,97$; $p < 0,05$), e negativamente com Índice de Saturação por Alumínio (m) ($R = -0,95$; $p < 0,05$). Enquanto, os fatores bióticos (número de indivíduos, riqueza e variação da composição de espécies) não tiveram uma correlação significativa com

eixos do PCA. O segundo eixo explicou 18,5% da variabilidade dos dados, principalmente pela alta correlação positiva da Matéria Orgânica (MO) ($R = 0,79$; $p < 0,05$) e Acidez potencial (H+AL) ($R = 0,87$; $p < 0,05$) (Figura 2), os quais tiveram uma alta correlação entre eles.

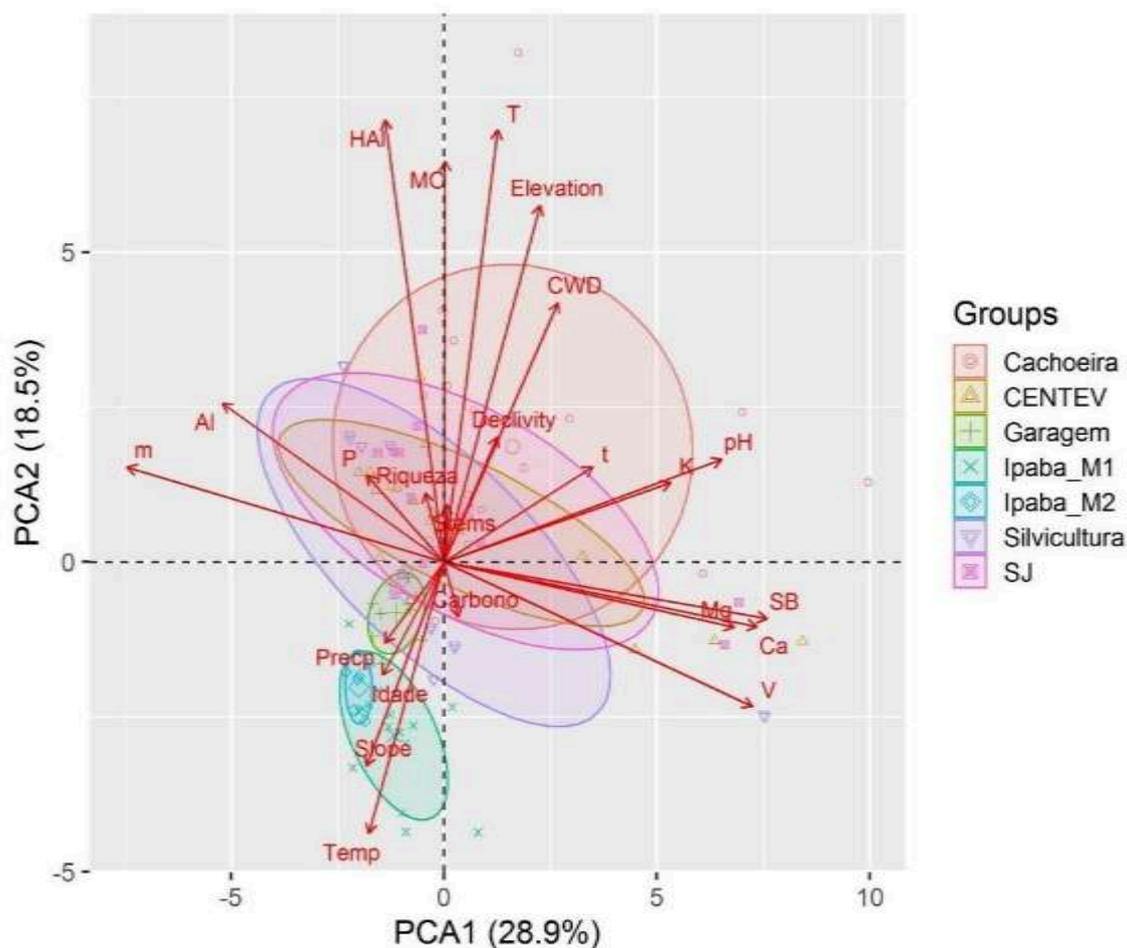


Figura 2: Análise de componentes principais dos fatores bióticos e abióticos (Declividade, elementos químicos do solo, Temperatura média, Precipitação média, Idade dos indivíduos, riqueza de espécies) para a área de estudo em Mata Atlântica.

De acordo com os modelos testados, observou-se que a estocagem de carbono acima do solo foi afetada principalmente pela riqueza de espécies (LMM, Estimativa = 0,04, $t = 2,68$, $p = 0,001$) com um efeito significativo e positivo, explicando até 60% da variação total (Figura 3). Pelo contrário, observou-se que a declividade (LMM, Estimativa = -0,03, $t = -2,90$, $p = 0,001$) e matéria orgânica (LMM, Estimativa = -0,38, $t = -2,70$, $p = 0,001$) tiveram efeitos negativos significativos sobre o carbono, explicando uma variação total de 40% e 42% respectivamente (Figura 3)

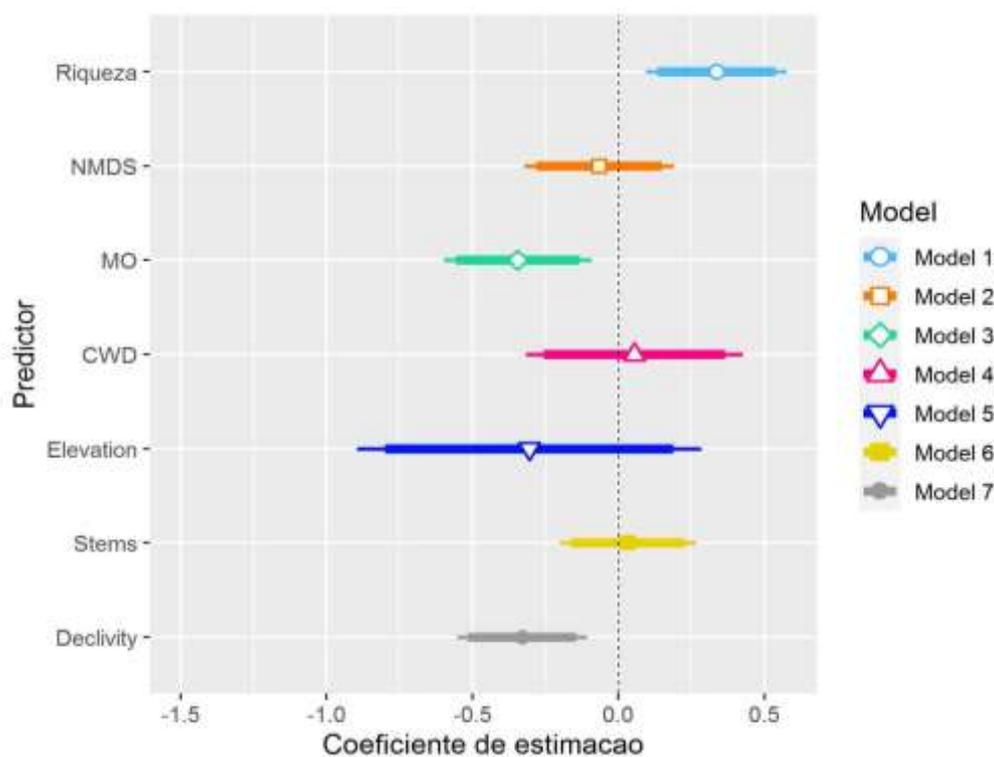


Figura 3: Influência dos modelos matemáticos no estoque de carbono da floresta de Mata Atlântica, Brasil.

4 DISCUSSÃO

Apesar de bastante fragmentada, a Mata Atlântica ainda apresenta uma grande diversidade (conjunto de espécies com seu número de representantes), riqueza (número de indivíduos de determinadas espécies) e estocagem de carbono ao longo de sua extensão (Ribeiro et al., 2009; Scarano e Ceotto, 2015) e isso foi observado nos fragmentos estudados (Figura 2). Essa grande variação da composição florística e também da biomassa é moldada por fatores bióticos e abióticos (van der Sande et al., 2017; Bezerra et al., 2021). Neste estudo encontrou-se que a riqueza, matéria orgânica do solo e declividade são as principais variáveis que influenciam a estocagem de carbono nos fragmentos.

Os fragmentos tiveram uma grande variabilidade na composição florística e na riqueza de espécies (Figura 2), destacando-se o São José com maior riqueza e também uma maior diferenciação de espécies e a Mata da Garagem com menor riqueza. Áreas em paisagens heterogêneas, como a Mata Atlântica, têm fragmentos

com diferentes históricos de uso, graus de distúrbios e condições ambientais que moldam seus caminhos sucessionais (Arroyo-Rodríguez et al., 2017). Isso acontece, por exemplo, com o fragmento São José, que é uma área bem preservada, em uma altitude média acima de 840 m e uma declividade média de 36,35%. Um oposto encontrado é a Mata IPABA_M2, que é uma área que já passou por um corte raso, tem em média 267,83 m de altitude e uma declividade de 29,07%. A baixa riqueza da Mata da Garagem pode estar associada à forma de alocação das parcelas onde são contíguos, o que pode ter influenciado esse resultado.

A riqueza de espécies influenciou positivamente a estocagem de carbono nos fragmentos estudados. Essa relação positiva foi encontrada em outros estudos em florestas tropicais (Poorter et al. 2017; van der Sande et al., 2017) e pode ser explicada pela complementaridade de nicho (ex.: maior eficiência do uso de recursos) e efeitos de facilitação (ex.: espécies fixadoras de nitrogênio aumentando a estocagem de outras espécies) (Poorter et al. 2015).

A declividade teve uma influência negativa na estocagem de carbono, ou seja, quanto mais declivoso, menor a estocagem. Variáveis topográficas, como a declividade, funcionam como filtros ambientais que moldam a composição de espécies e também a biomassa em fragmentos de Mata Atlântica (Rodrigues, et al., 2020). Em áreas mais íngremes existe um maior investimento para a produção de biomassa abaixo do solo do que acima do solo, isso acontece para que as árvores tenham maior estabilidade em terrenos mais instáveis (Werner e Homeier, 2015). Além disso, existe também uma diminuição de nutrientes disponíveis para planta, devido a lixiviação, o que faz com que a biomassa seja menor (Werner e Homeier, 2015 e Jucker et al., 2018).

A matéria orgânica também apresentou uma influência negativa no estocagem de carbono nas florestas, que pode estar relacionado com a dinâmica da floresta. Isso indica que florestas com alta quantidade de matéria orgânica são áreas com uma ciclagem mais rápida e com uma menor biomassa acima do solo (Brown e Lugo, 1982; de la Cruz-Amo et al., 2020; Soong et al., 2020).

Apesar do déficit climatológico hídrico (CWD) não ser significativo pelos modelos testados, muitos estudos indicam a influência negativa da seca na mortalidade de indivíduos e, conseqüentemente, na estocagem de carbono (Vitória et al., 2019, Rocha et al., 2020, Souza, et al., 2021). Essa alta mortalidade,

principalmente em árvores de grande porte, é, provavelmente, causado por uma falha catastrófica do sistema hidráulico da planta (McDowell et al., 2011; Choat et. al., 2018).

5 CONCLUSÃO

A riqueza de espécies diferiu nos ambientes estudados, além disso sua composição de espécies arbóreas variou consideravelmente, umas das causas para esse fato seria o histórico de uso do solo, além das variações edafoclimáticas,

A riqueza de espécies afetou de forma positiva o armazenamento de carbono acima do solo. Além disso, a Matéria Orgânica e Declividade tiveram influência negativa sobre o armazenamento do carbono da biomassa acima do solo e o carbono.

6 REFERÊNCIAS

ABATZOGLOU, J. T. *et.al.* TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from. **Scientific data**, v.5, p. 1958–2015, 2018. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/sdata2017191>

AMARO, M. *et.al.* Estoque volumétrico, de biomassa e de carbono em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, Minas Gerais. **Revista Árvore**, v. 37, n. 5, p. 849-857, 2013. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rarv/a/4qcwXR4kPDwGnkDGQz-mmLHK/?format=pdf&lang=pt>

BARTON, K. 'MuMIn': Multi-Model Inference. **R package version 1.40.0**, 2020. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>

BATES, D. *et.al.* 'lme4': Linear Mixed-Effects Models using 'Eigen' and S4. **R package**, v.1, p.1-21, 2022. Disponível em: <https://cran.rproject.org/web/packages/lme4/lme4.pdf>

BENNETT, A. C. *et.al.* Climate more important than soils for predicting forest biomass at the continental scale. **Ecography**, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.5061/dryad.dr7sqv9w9>

BRAVO-OVIEDO, A. *et.al.* 2021. Similar tree species richness-productivity response but differing effects on carbon stocks and timber production in eastern US and continental Spain. **Sci. Total Environ**, v.793. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148399>

BURNHAM, K.P.; ANDERSON, D.R. **Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach**. New York, Springer. 2002.

BURNHAM, K.P., ANDERSON, D.R., HUYVAERT, K.P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behav. Ecol. Sociobiol**, v.65, p.23–35, 2011. Disponível em: <https://link.springer.com/book/10.1007/b97636>

CLARKE, K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, v.18, p.117–143, 1993. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>

Chazdon, R.L., Broadbent, E.N., Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., María, A., Zambrano, A., Aide, T.M., Balvanera, P., Becknell, J.M., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Craven, D., Almeida-cortez, J.S., Cabral, G.A.L., Jong, B. De, Denslow, J.S., Dent, D.H., Dewalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-gaona, S., Orihuela-belmonte, E., Peña-claros, M., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-azofeifa, A., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics.

COLWELL, R.K. *et.al.* Models and estimators linking individual-based and sample based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology**, v.5, p.3–21, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>

Ferreira J, et al. 2018. Carbon-focused conservation may fail to protect the most biodiverse tropical forests. *Nat Clim Chang* 8:744-749. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0225-7>

GOEBES, P. *et.al.* The strength of soil-plant interactions under forest is related to a Critical Soil Depth. **Scientific reports**, v.9, n.1, 2019, p.1-12. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41598-019-45156-5>

Hansen AJ, Burns P, Ervin J, et al. 2020. A policy-driven framework for conserving the best of Earth's remaining moist tropical forests. *Nat Ecol Evol* 4:1377-1384 <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1274-7>

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Manuais Técnicos em Geociências, v.2, 2012, 275p.

HADLEY, W. R ggplot2 package: An implementation of the grammar of graphics. 2015. Disponível em: <https://github.com/tidyverse/ggplot2>

HANSEN, A. J. *et.al.* A policy-driven framework for conserving the best of Earth's remaining moist tropical forests. **Nature Ecology & Evolution**, n.4, p.1377-1384, 2020. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/s41559-020-1274-7>

Hubau W, Lewis SL, Phillips OL, et al. 2020 Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature* 579:80-87 <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0>

HSIEH, T.C. MA, K.H., CHAO, A. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. **R package version 2.0.12**, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>

KEITH, H. *et al.* Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. **Proc. Natl Acad. Sci. USA** v,106, p.11635–11640, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.0901970106>

LARJAVAARA, M.; MULLER-LANDAU, H. C. Temperature explains global variation in biomass among humid old-growth forests. **Global Ecol. Biogeogr**, v, 21, p.998–1006, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00740.x>

LAN, T., GU, J., WEN, Z. Spatial distribution characteristics of carbon storage density in typical mixed fir and broadleaf forests. **Energy Rep**, v.7, p.7315–7322, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.egyr.2021.10.094>

LEWIS, S.L. EDWARDS DP, GALBRAITH D. Increasing human dominance of tropical forests. **Science**, v.349, p.827–832, 2015. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aaa9932>

Lewis SL, Edwards DP, Galbraith D. 2015. Increasing human dominance of tropical forests. *Science* 349:827-832. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9932>

LONG, J.A. “jtools” package: Analysis and Presentation of Social Scientific Data. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/jtools/index.html>

LUTZ, J. A., VAN WAGTENDONK, J. W., FRANKLIN, J. F. Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park. **Journal of Biogeography**, v.37, n.5, p.936-950, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02268.x>

MAGNAGO, L.F.S. *et.al.* Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. **Biodivers. Conserv**, v.24, p.2305–2318, 2015. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-015-0961-1>

MCNICOL, I. M. *et.al.* Aboveground carbon storage and its links to stand structure, tree diversity and floristic composition in south-eastern Tanzania. **Ecosystems**, v.21, n.4, p.740-754, 2018. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10021-017-0180-6>

MYERS, N. *et.al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v.403, p.853–858. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/35002501>

MITTERMEIER, R.A. *et.al.* Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-20992-5_1

OUYANG, S. *et.al.* Effects of stand age, richness and density on productivity in subtropical forests in China. **Journal of Ecology**, v.107, n.5, p.2266-2277, 2019.

POORTER, L. *et.al.* Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. **Global ecology and biogeography**, v.26, n.12, p.1423-1434, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.12668>

POORTER, L. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v.24, p.1314–1328, 2015. Disponível em: <https://doi.org.ez35.periodicos.capes.gov.br/10.1111/geb.12364>

Poorter L, et al. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nat Ecol Evol* 3:928-934. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0882-6>

Rozendaal DMA, et al. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Sci. Adv.* <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>

PAN, Y. D. *et al.* A large and persistent carbon sink in the world's forests. **Science**, v.333, n.6045, p.988-993, 2011. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1201609>

PAN, Y. *et al.* The structure, distribution and biomass of the world's forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.44, p.593–622, 2013. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>

RAI, P. G. *et.al.* Carbon storage of single tree and mixed tree dominant species stands in a reserve forest-Case study of the Eastern Sub-Himalayan Region of India. **Land**, v.10, n.4, p. 435, 2021. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-445X/10/4/435>

RIBEIRO, M.C. *et.al.* The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v.142, p.1141–1153, 2015. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320709000974>

Roberts, P., Boivin, N., Kaplan, J.O., 2018. Finding the anthropocene in tropical forests. *Anthropocene* 23, 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2018.07.002>

ROCHA, S.J.S.S. **Métodos de aprendizado de máquina aplicados a modelagem de florestas inequidêneas**. Tese (Doutorado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2021, 139p.

SOUZA, A.L. *et.al.* Estrutura fitossociológica, estoques de volume, biomassa, carbono e dióxido de carbono em Floresta Estacional Semidecidual. **Revista Árvore**, v.36, n.1, p.169-179, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000100018>

TABARELLI, M. *et.al.* Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**, v.143, p.2328–2340, 2010. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006320710000443>

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, M.W. *et.al.* 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. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

TORRES, C.M.M.E. *et.al.* Análise fitossociológica e valor de importância em carbono para uma Floresta Estacional Semidecidual. **Floresta e Ambiente**. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/2179-8087.099714>

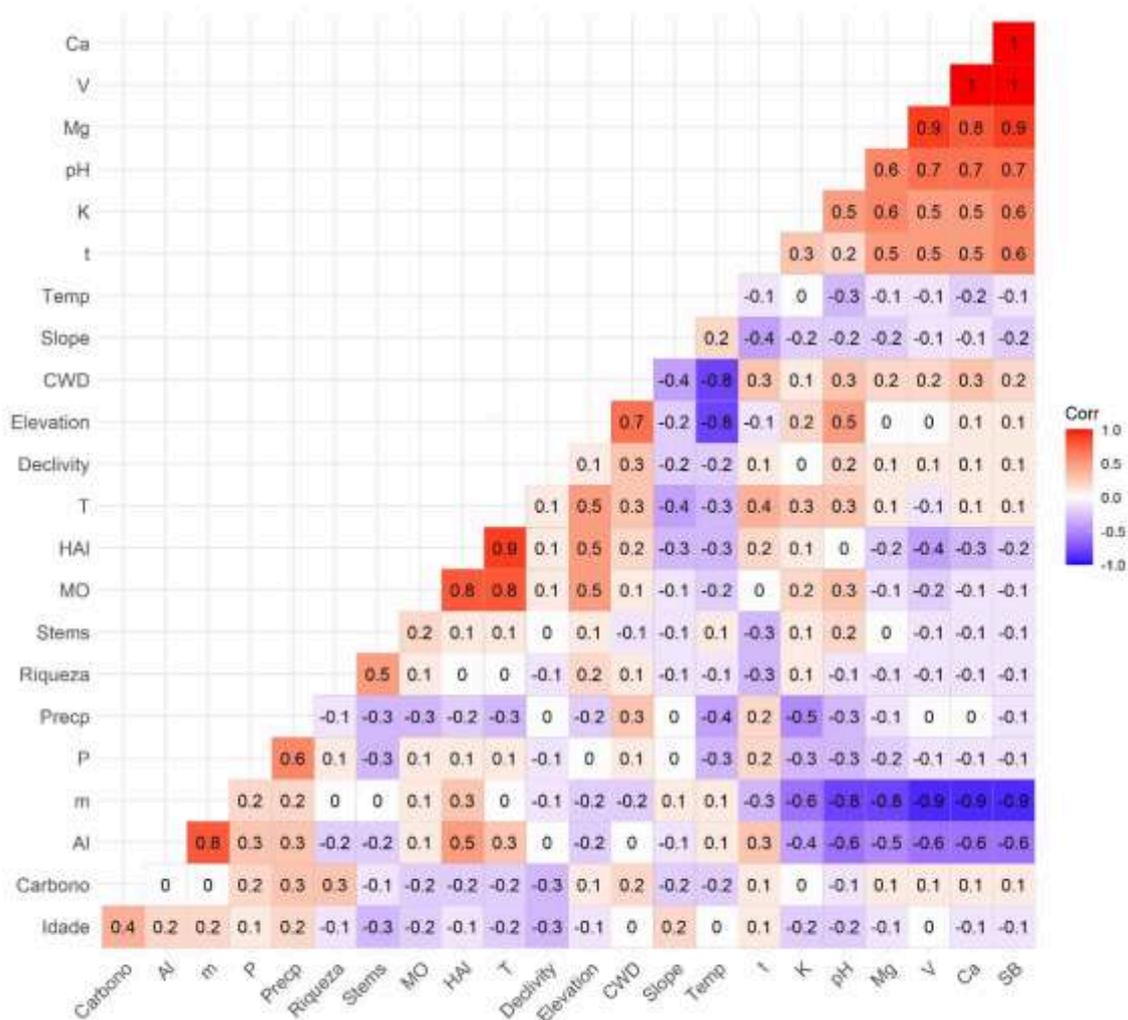
ZANNE, A.E. *et.al.* Global Wood Density Database. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. **Dryad Digital Repository**, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.5061/dryad.234>

ZANNE, A.E. *et.al.* Global Wood Density Database. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. **Dryad Digital Repository**, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.5061/dryad.234>

ZUUR, A. *et.al.* Mixed effects models and extensions in ecology with R. **Springer**, New York, 2009. Disponível em: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-0-387-87458-6>

ANEXOS

Anexo 1: Correlação entre todas as variáveis individuais medidas em todos os sítios. Para análise de atributos bióticos dependentes da idade do povoamento (riqueza), atributos abióticos déficit climatológico hídrico (CWD), topografia (declividade, elevação) variabilidade de propriedades químicas do solo. As seguintes propriedades do solo estão incluídas: Carbono, fósforo disponível (P), potássio (K⁺), cálcio (Ca²⁺), magnésio (Mg²⁺), ferro (Fe), zinco (Zn), acidez trocável (H⁺Al), pH, matéria orgânica (MO) e textura do solo (teores de areia, argila e silte). Usamos bases totais trocáveis (SB - a soma dos cátions de base Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺ e Na⁺, em cmolc/dm³) como indicador de fertilidade do solo.



CONCLUSÕES GERAIS

A partir dos estudos realizados em fragmentos de mata atlântica, verificamos que é possível realizar a identificação e discriminação de espécies utilizando dados de refletância. A espectroscopia foliar baseada em amostragem diretamente em campo pode ser usada como ferramenta para auxiliar nas medições laboratoriais de traços funcionais. A área foliar específica e a refletância foliar podem ser usadas como preditores em modelos.

Os traços funcionais foram influenciados pela disponibilidade de recursos na floresta, nesse caso em especial o teor de potássio e a área foliar específica. Ainda o efeito do déficit hídrico em relação a área foliar foi evidente, como uma resposta de adaptação das árvores. Assim, verificamos que na mesma paisagem podemos apresentar condições de sítio diferentes.

A riqueza de espécies apresentou efeito significativo positivo em relação ao armazenamento de carbono acima do solo. Já a Matéria Orgânica e Declividade apresentaram efeito significativo negativo, o que significa uma ciclagem mais acelerada e que o material depositado no terreno seja levado mais facilmente por vento ou chuvas.