



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Efeito da adição de nutrientes no solo sobre a
diversidade e estrutura funcional de espécies lenhosas
de Cerrado**

Isabela Bezerra de Castro

Orientadora: Profa Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante

Brasília – DF

Dezembro de 2023



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Efeito da adição de nutrientes no solo sobre a
diversidade e estrutura funcional de espécies lenhosas
de Cerrado**

Isabela Bezerra de Castro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia. Orientadora: Profa Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante.

Brasília – DF

Dezembro de 2023

Dedicatória

À minha avó, Terezinha Bezerra de Menezes (*in memoriam*), que me ensinou a observar as flores do jardim ao invés de arrancá-las para ter para mim.

Agradecimentos

Agradeço à Mercedes Bustamante, por ter me orientado durante este período e ter me dado toda a confiança, suporte e apoio durante a realização deste trabalho. Por todo o conhecimento construído conjuntamente e pela sua contribuição para a minha formação.

Aos membros do Laboratório de Ecossistemas, principalmente à Alexandra Martins, Aina França, Thiago Mello, Regina Sartori e Maria Desterro, por todo o auxílio prático e burocrático que tornaram este trabalho possível. Aos amigos do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, em especial Amanda Vasconcelos e Emanuel Messias, por toda a convivência e auxílio em campo e em processamento de materiais. Aos professores do Programa, pelas ideias e pela contribuição para a minha formação. Ao professor Murilo Dias, pelo auxílio no modelo estatístico e por todo o suporte para além deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), por ter investido no meu projeto através do Programa Ecológico de Longa Duração (PELD) e pela bolsa que tornou possível a minha permanência na Universidade. À Universidade de Brasília, por ser responsável pela mudança na minha história e na da minha família.

Aos amigos Leonardo Ferreira e Izabel Salvi, por terem sido minha rede de apoio e terem me auxiliado em campo. Aos demais bons amigos que fiz pelo caminho, em especial Alexandra Martins, Gabriel Amorim, Hudson Fontenele e Marcelle Cavalheiro.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho: Ana Terra, Bianca Rius, Jair Faria, Leandro Maracahipes, Milena Sousa, Thaís Carvalho e Waira Machida. À equipe da Reserva Ecológica do IBGE. Ao Instituto Serrapilheira e ao ICTP-SAIFR.

Às membras da banca Cássia Munhoz, Luisa Cavalheiro e Heloísa Miranda, pelas contribuições valiosas neste trabalho.

Por fim, e não menos importante, agradeço à minha mãe, por ter investido na minha educação e por acreditar no meu sonho. À minha avó, que me viu começar esta fase, mas não pôde ver sua finalização. A todos que estiveram comigo nos difíceis momentos de luto durante os dias de campo e coleta de dados.

Sumário

Lista de figuras	7
Lista de tabelas	8
Introdução Geral	10
Referências	12
Capítulo 1: Adição de nutrientes no solo altera a composição e a diversidade taxonômica e funcional de espécies lenhosas de uma savana tropical	16
Resumo	17
Palavra-chave.....	18
Introdução	19
Material e Métodos.....	21
Área de estudo.....	21
Experimento de Fertilização.....	22
Escolha das espécies e levantamento florístico.....	23
Coleta de atributos	24
Análise de dados	25
Diversidade taxonômica	25
Estrutura funcional	25
Partição da variância.....	27
Resultados	27
Diversidade taxonômica	27
Diversidade funcional.....	30
Discussão	33
Diversidade taxonômica	33
Diversidade funcional	37
Fontes de variação em atributos funcionais	39
Conclusão	40
Referências	41
Anexos.....	50

Capítulo 2: Variação intraespecífica de atributos e a mudança no espectro de economia foliar de espécies lenhosas de uma savana tropical sob adição de nutrientes no solo	52
Resumo	53
Palavras-chave	54
Introdução	55
Material e Métodos	57
Área de estudo.....	57
Experimento de Fertilização.....	57
Escolha das espécies.....	58
Coleta de atributos	59
Análise de dados	61
Resultados	62
Atributos nutricionais	62
Atributos morfológicos.....	65
Discussão	66
Atributos nutricionais	67
Atributos morfológicos.....	70
Restrições a ITV e o bioma Cerrado.....	71
Conclusão	72
Referências	73
Anexos.....	81

Lista de figuras

Capítulo 1: Adição de nutrientes no solo altera a composição e a diversidade taxonômica e funcional de espécies lenhosas de uma savana tropical

Figura 1. Desenho experimental do experimento de fertilização localizado na Reserva Ecológica do IBGE em uma área de Cerrado sentido restrito, Brasília, Brasil. Controle (C), Nitrogênio (N), Fósforo (P), Nitrogênio + Fósforo (NP) e Calagem (Ca).....22

Figura 2. Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) da composição das espécies entre os tratamentos no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. Cinza = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca). Os nomes indicam as espécies que compunham 80% da abundância em cada tratamento.....28

Figura 3. Hipervolumes probabilísticos performados com os atributos SLA, LT, LDMC, e conteúdo de N e P foliar, coletados de indivíduos do experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. Os hipervolumes dos tratamentos foram plotados com o hipervolume do controle. PC1, PC2 e PC3 são os eixos obtidos na PCA ponderada. Círculos centrais representam a média dos valores dos atributos nas simulações. Preto = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca).....30

Figura 4. Distribuição probabilística de atributos SLA, LT, LDMC, e conteúdo de N e P foliar coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. Branco = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca).....31

Figura 5. Componentes da diversidade funcional baseados na distribuição probabilística dos atributos SLA, LT, LDMC, e conteúdo de N e P foliar coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. FRic = riqueza funcional; FEve = equitabilidade funcional; FDiv = divergência funcional. Preto = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca).....32

Figura 6. Partição da variância nos níveis hierárquicos de espécie, tratamento, parcela e variação dentro dos grupos (intra) nos atributos SLA, LT, LDMC, conteúdo de N e P foliar coletados o experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil.....33

Capítulo 2: Variação intraespecífica de atributos e a mudança no espectro de economia foliar de espécies lenhosas de uma savana tropical sob adição de nutrientes no solo

Figura 1. Desenho experimental do experimento de fertilização. Controle (C), Calagem (Ca), Nitrogênio (N), Nitrogênio + Fósforo (NP) e Fósforo (P).....58

Figura 2. Estimativas de tamanho de efeito de atributos nutricionais obtidos pelos efeitos marginais dos modelos bayesianos hierárquicos. Pontos representam a média

da estimativa e linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Círculo aberto representa valores significativos. Verde = tratamento nitrogênio (N), Azul = tratamento nitrogênio e fósforo (NP), Rosa = tratamento fósforo (P), Vermelho = tratamento calagem (Ca). N = nitrogênio, P = fósforo, K = potássio, Ca = cálcio, Mg = magnésio, S = enxofre, Al = alumínio. Atributos foram coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito localizada na Reserva do IBGE, Brasília, Brasil.....64

Figura 3. Estimativas de tamanho de efeito de atributos indiretos obtidos pelos efeitos marginais dos modelos bayesianos hierárquicos. Pontos representam a média da estimativa e linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Círculo aberto representa valores significativos. Verde = tratamento nitrogênio (N), Azul = tratamento nitrogênio e fósforo (NP), Rosa = tratamento fósforo (P), Vermelho = tratamento calagem (Ca). H = altura, LA = área foliar, SLA = área foliar específica, LT = espessura da folha, LDMC = conteúdo de massa seca da folha. Atributos foram coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito localizada na Reserva do IBGE, Brasília, Brasil.....65

Lista de tabelas

Capítulo 1: Adição de nutrientes no solo altera a composição e a diversidade taxonômica e funcional de espécies lenhosas de uma savana tropical

Tabela 1. Espécies selecionadas, suas famílias, o número de indivíduos com atributos coletados e o ano da coleta no experimento de fertilização localizado em uma área de Cerrado sentido restrito na Reserva do IBGE, Brasília, Brasil.....23

Tabela 2. Lista de espécies que representam 80% de abundância relativa nos tratamentos e número respectivo de indivíduos encontrados no critério de inclusão amostrados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília.....28

Tabela 3. Número de indivíduos, espécies e índices de diversidade de Shannon (H'), Simpson ($D1$), InvSimpson ($1/D$) e Pielou's (J) performados com as espécies inventariadas nas parcelas fertilizadas na Reserva Ecológica do IBGE em área de Cerrado sentido restrito, Brasília, Brasil.....29

Tabela 4. Índices de similaridade de Jaccard e Sorensen dos hipervolumes probabilísticos obtidos com os atributos SLA, LT, LDMC e conteúdo de N e P foliar coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE. Tratamentos estão sendo comparados com o controle (C).....31

Capítulo 2: Variação intraespecífica de atributos e a mudança no espectro de economia foliar de espécies lenhosas de uma savana tropical sob adição de nutrientes no solo

Tabela 1. Atributos funcionais coletados e sua significância funcional.....60

Anexos

Tabela A.1.1. Lista de espécies, famílias e abundância nos tratamentos no inventário florístico realizado nas parcelas de fertilização em uma área de Cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil.....50

Tabela A.2.1. Concentração de nutrientes foliares (g.kg-1) das espécies para os tratamentos controle (C), nitrogênio (N), fósforo (P), nitrogênio + fósforo (NP) e calagem (Ca). Valores de média \pm desvio padrão.....81

Tabela A.2.2. Atributos morfológicos das espécies para os tratamentos controle (C), nitrogênio (N), fósforo (P), nitrogênio + fósforo (NP) e calagem (Ca). Valores de média \pm desvio padrão.....83

Introdução Geral

Ecossistemas tropicais abrigam diversos *hotspots* para a conservação da biodiversidade (Myers, 2000; Mittermeier, 2011). Estas regiões, localizadas no Sul global, são historicamente menos estudadas e as mais vulneráveis, com estressores ambientais como mudança no uso da terra e mudanças climáticas ameaçando a manutenção da sua biodiversidade e de seus serviços ecossistêmicos (Barlow et al., 2018). Para além das mudanças no ciclo do carbono e água e seus impactos na temperatura global, mudanças em outros ciclos biogeoquímicos como nitrogênio (N) e fósforo (P) também ameaçam a integridade dessas áreas. Alterações nos ciclos biogeoquímicos do nitrogênio e do fósforo têm sido detectadas há décadas (Vitousek & Hooper, 1994) e hoje este limite planetário já foi transgredido (Richardson et al., 2023; Rockström et al., 2023), principalmente devido ao setor da agricultura (Campbell et al., 2017). Estudos clássicos como os de Tilman (2001, 2006) já demonstraram os efeitos negativos do enriquecimento de nutrientes em áreas naturais, não apenas a nível de população, mas também em termos de comunidade e ecossistema, com diminuição de diversidade e estabilidade.

A adição de nitrogênio no solo promove mudança na composição de espécies de plantas e perda de diversidade, efeito que pode ser causado por diversos fatores como intoxicação por N, mudança na interação entre espécies, acidificação do solo e aumento na suscetibilidade à distúrbios (Bobbink et al., 2010), porém, outros efeitos secundários que levam à alteração nos padrões de diversidade também podem ser significativos. Experimentos de fertilização em áreas campestres sob adição crônica de N apresentaram aumento na produtividade no início da fertilização, porém esse efeito foi perdido a longo prazo, com declínio na produtividade e diminuição na diversidade de plantas devido à acidificação do solo e perda de espécies não aleatórias (Isbell et al., 2013). Diminuição na diversidade, principalmente com a extinção local de espécies raras e de determinados grupos funcionais, também foi reportada em um compilado de experimentos de fertilização em áreas campestres norte-americanas (Suding et al., 2005). Uma das razões para a menor diversidade nesses sistemas é a diminuição na competição por recursos do solo e aumento na competição por luz, que acelera o processo de exclusão competitiva (DeMalach et al., 2017).

As mudanças no estrato lenhoso em áreas tropicais resultantes de adição de nutrientes têm sido pouco estudadas (Bobbink et al., 2010), e lacunas em relação às principais causas da perda de suas espécies permanecem. Diferentemente dos ecossistemas campestres, não há evidências de que o aumento na competição por luz influencie na perda de espécies lenhosas. No caso da savana brasileira, o Cerrado, plantas arbóreas não atingem alta estatura como espécies de florestas tropicais. Limitações hidráulicas, nutricionais e interações com distúrbios como fogo moldam as características destas espécies (Franco et al., 2002; Franco et al., 2005; Chiminazzo et al., 2023). Além disso, o Cerrado é mais severamente limitado por P, o que levanta questões sobre como a adição deste nutriente pode afetar as comunidades lenhosas. Abrigando cerca de 13 mil espécies vegetais (Mendonça et al., 2008), o Cerrado é um bioma considerado *hotspot* global para conservação da biodiversidade (Myers et al., 2000). Com apenas 11% das suas áreas naturais representadas por unidades de conservação e territórios indígenas (Sano et al., 2019), o Cerrado abriga altas taxas de endemismo e alta biodiversidade (Klink & Machado, 2005). No entanto, aproximadamente 50% da sua área natural original já foi convertida, principalmente em áreas agriculturáveis, efeito este intensificado pela queda nas taxas de desmatamento na Amazônia (Lapola et al., 2013; Lahsen et al., 2016; Alencar et al., 2020).

Com solos pobres em N e P, alta concentração de Al e baixa capacidade de troca catiônica, a indústria da agricultura investe em transformações edáficas como fertilização com N e P e a prática da calagem, que aumenta o pH do solo diminuindo a toxicidade por Al (Miranda et al., 2007). No entanto, este *input* de N e P juntamente com o aumento do pH do solo através da calagem podem oferecer riscos à vegetação nativa e ao funcionamento ecossistêmico de áreas naturais do Cerrado. Estes efeitos foram estudados em diversos aspectos como ciclagem de nutrientes e decomposição (Kozovits et al., 2007); diversidade florística (Jacobson et al., 2010; Bustamante et al., 2012, Mello, 2019); herbivoria, química foliar e fungos micorrízicos arbusculares (Martins, 2019); comunidade microbiana (Silveira et al., 2021); arquitetura hidráulica do estrato lenhoso (Costa et al., 2021) e decomposição e interações com macrofauna (Pompermeier et al., 2021). No entanto, estudos que relacionem a diversidade de espécies lenhosas e sua estrutura funcional ainda não foram reportados para o Cerrado. Aliar as abordagens baseada em abundância e baseada em atributos funcionais pode auxiliar na compreensão

de como a adição de nutrientes afeta as comunidades em termos de seu funcionamento e impacto direto no ecossistema (Suding et al., 2005). Com isso, no capítulo 1 deste trabalho objetivamos compreender como a adição de nutrientes altera a composição e diversidade de espécies, juntamente com a diversidade funcional e seus componentes. No capítulo 2, plasticidade e alterações fenotípicas via variação intraespecífica de atributos funcionais e suas relações com as estratégias de aquisição de nutrientes foram avaliadas em dez espécies dominantes da área.

Referências

Alencar, A., Z. Shimbo, J., Lenti, F., Balzani Marques, C., Zimbres, B., Rosa, M., Arruda, V., Castro, I., Fernandes Márcico Ribeiro, J., Varela, V., Alencar, I., Piontekowski, V., Ribeiro, V., M. C. Bustamante, M., Eyji Sano, E., Barroso, M. (2020). Mapping Three Decades of Changes in the Brazilian Savanna Native Vegetation Using Landsat Data Processed in the Google Earth Engine Platform. *Remote Sensing*, 12, 924. <https://doi.org/10.3390/rs12060924>

Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E. P., Ferreira, J., Guénard, B., & others. (2018). The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559(7715), 517–526. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>

Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., & others. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 20(1), 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>

Bustamante, M. M., de Brito, D. Q., Kozovits, A. R., Luedemann, G., de Mello, T. R., de Siqueira Pinto, A., Munhoz, C. B., & Takahashi, F. S. (2012). Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecology*, 213, 795–808. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4>

Campbell, B. M., Beare, D. J., Bennett, E. M., Hall-Spencer, J. M., Ingram, J. S. I., Jaramillo, F., Ortiz, R., Ramankutty, N., Sayer, J. A., & Shindell, D. (2017). Agriculture production as a major driver of the Earth system exceeding planetary boundaries. *Ecology and Society*, 22(4). <https://doi.org/10.5751/ES-09595-220408>

Chiminazzo, M. A., Bombo, A. B., Charles-Dominique, T., & Fidelis, A. (2023). To protect or to hide: Why not both? An investigation of fire-related strategies in Cerrado woody species. *Flora*, 306, 152350. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152350>

Costa, L. S., De Moura, C. O., Bucci, S. J., Sonsin-Oliveira, J., Gomes, S. M., & Bustamante, M. M. D. C. (2021). Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. *Environmental Research Letters*, *16*(5), 055021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>

DeMalach, N., Zaady, E., & Kadmon, R. (2017). Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecology Letters*, *20*(1), 60–69. <https://doi.org/10.1111/ele.12706>

Franco, A. C. (2002). Ecophysiology of woody plants. In *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (pp. 178–198). Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-009>

Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L., Goldstein, G., Meinzer, F., Kozovits, A., Rundel, P., & Coradin, V. T. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, *19*, 326–335. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>

Isbell, F., Reich, P. B., Tilman, D., Hobbie, S. E., Polasky, S., & Binder, S. (2013). Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(29), 11911–11916.

Jacobson, T. K. B., da Cunha Bustamante, M. M., & Kozovits, A. R. (2011). Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environmental Pollution*, *159*(10), 2236–2242. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.019>

Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation Biology*, *19*(3), 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>

Kozovits, A. R., Bustamante, M. da C., Garofalo, C. R., Bucci, S., Franco, A. C., Goldstein, G., & Meinzer, F. (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, *21*(6), 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>

Lahsen, M., Bustamante, M. M., & Dalla-Nora, E. L. (2016). Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development*, *58*(6), 4–15. <https://doi.org/10.1080/00139157.2016.1229537>

Lapola, D. M., Martinelli, L. A., Peres, C. A., Ometto, J. P., Ferreira, M. E., Nobre, C. A., Aguiar, A. P. D., Bustamante, M. M., Cardoso, M. F., Costa, M. H., & others. (2014). Pervasive transition of the Brazilian land-use system. *Nature Climate Change*, *4*(1), 27–35. <https://doi.org/10.1038/nclimate2056>

Martins, A. C. (2019). *Efeito da adição de nutrientes em longo prazo nas interações acima e abaixo do solo de espécies lenhosas do Cerrado* [Tese de Doutorado]. Universidade de Brasília.

Mello, T. R. B. (2019). *Efeitos da adição de nutrientes na vegetação herbácea-arbustiva e interações acima e abaixo do solo em um cerrado típico* [Tese de Doutorado]. Universidade de Brasília.

Mendonça, R. C., Felfili, J. M., Walter, B. M. T., da Silva Júnior, M. C., Rezende, A. V., Filgueiras, T. S., & Nogueira, P. E. (2008). Flora vascular do bioma Cerrado. *Cerrado: Ecologia e Flora* (Eds SM Sano, SP de Almeida, JF Ribeiro) Pp, 1028–1059.

Miranda, L. N. de, Miranda, J. C. C. de, Rein, T. A., & Gomes, A. C. (2007). Manejo da calagem para culturas anuais no sistema de plantio direto e convencional. *Resultados de pesquisa para o Cerrado: 2004-2005*. Embrapa Cerrados.

Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global biodiversity conservation: The critical role of hotspots. In *Biodiversity hotspots: Distribution and protection of conservation priority areas* (pp. 3–22). Springer.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

Pompermaier, V. T., Campani, A. R., Dourado, E., Coletta, L. D., Bustamante, M. M. da C., & Nardoto, G. B. (2022). Soil mesofauna drives litter decomposition under combined nitrogen and phosphorus additions in a Brazilian woodland savanna. *Austral Ecology*, 47(1), 26–34. <https://doi.org/10.1111/aec.13082>

Richardson, K., Steffen, W., Lucht, W., Bendtsen, J., Cornell, S. E., Donges, J. F., Drüke, M., Fetzer, I., Bala, G., von Bloh, W., & others. (2023). Earth beyond six of nine planetary boundaries. *Science Advances*, 9(37), eadh2458. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh2458>

Rockström, J., Gupta, J., Qin, D., Lade, S. J., Abrams, J. F., Andersen, L. S., Armstrong McKay, D. I., Bai, X., Bala, G., Bunn, S. E., & others. (2023). Safe and just Earth system boundaries. *Nature*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06083-8>

Sano, E. E., Rodrigues, A. A., Martins, E. S., Bettiol, G. M., Bustamante, M. M., Bezerra, A. S., Couto Jr, A. F., Vasconcelos, V., Schüler, J., & Bolfe, E. L. (2019). Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of Environmental Management*, 232, 818–828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>

Silveira, R., de Mello, T. de R. B., Silva, M. R. S. S., Krüger, R. H., & Bustamante, M. M. da C. (2021). Long-term liming promotes drastic changes in the

composition of the microbial community in a tropical savanna soil. *Biology and Fertility of Soils*, 57(1), 31–46. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01504-6>

Suding, K. N., Collins, S. L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E. E., Gross, K. L., Milchunas, D. G., & Pennings, S. (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(12), 4387–4392. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408648102>

Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294(5543), 843–845. <https://doi.org/10.1126/science.1060391>

Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441(7093), 629–632. <https://doi.org/10.1038/nature04742>

Vitousek, P. M., & Hooper, D. (1993). Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In *Biodiversity and ecosystem function* (pp. 3–14). Springer.

Capítulo 1: Adição de nutrientes no solo altera a composição e a diversidade taxonômica e funcional de espécies lenhosas de uma savana tropical

Resumo

Adição de nutrientes em ambientes distróficos altera diversos aspectos das comunidades de plantas e conseqüentemente o funcionamento de ecossistemas. Na savana brasileira conhecida como Cerrado, um *hotspot* para a conservação da biodiversidade, plantas lenhosas são adaptadas aos solos pobres em nutrientes, possuindo uma estratégia conservativa no uso de recursos. Respostas taxonômicas e funcionais de plantas tropicais à adição de nutrientes no solo são pouco estudadas apesar das rápidas mudanças observadas nestes ecossistemas. Para compreender a resposta da comunidade de plantas à adição de nutrientes, foi realizado um estudo em um experimento de fertilização de longa duração, em que N, P, NP e calagem foram aplicados no solo, com última aplicação em 2018. Hipotetizamos que: I) há alteração na composição das espécies e menor diversidade taxonômica nos tratamentos de adição de nutrientes, principalmente no tratamento NP; II) adição de nutrientes no solo altera a riqueza, equitabilidade e divergência funcionais, diminuindo a diversidade funcional nos tratamentos, principalmente em NP e calagem; e III) a variação nos atributos funcionais será explicada principalmente pela mudança de espécies, porém a variação intraespecífica será significativa. Para testar estas hipóteses, foi realizado um inventário florístico de espécies lenhosas e a coleta de atributos relacionados ao uso de recursos nutricionais em 676 indivíduos de 18 espécies dominantes na área, representando 75% da abundância relativa em cada tratamento. Os atributos coletados foram área foliar específica, conteúdo de massa seca da folha, espessura da folha e conteúdo de N e P foliar. Foi observada alteração na composição de espécies e diminuição da diversidade taxonômica em todos os tratamentos, principalmente no NP. A diversidade funcional foi maior no tratamento N, seguida pelo NP, controle, P e por fim calagem, com o menor valor de diversidade funcional. A variação nos atributos foi explicada principalmente pela composição de espécies, seguido do componente intraespecífico de variação. Interações competitivas podem explicar as alterações na composição de espécies, com algumas delas se beneficiando da adição de nutrientes. Diferenças na riqueza, equitabilidade e divergência funcionais entre os tratamentos descrevem as mudanças na diversidade funcional. Os resultados aqui encontrados mostram que a adição de nutrientes no solo afeta diversos aspectos das comunidades de plantas lenhosas, com efeitos residuais sendo encontrados mesmo após cinco anos sem novas fertilizações.

Palavras-chave:

Uso de nutrientes. Espectro de economia foliar. Atributos foliares. Biogeoquímica em ecossistemas tropicais.

Introdução

Mudanças ambientais globais têm impactado os ecossistemas terrestres em larga escala. Alterações nos ciclos biogeoquímicos do nitrogênio e fósforo causados por *inputs* de fonte antropogênica, principalmente pela agricultura, estão além dos limites planetários seguros (Richardson et al., 2023; Rockström et al., 2023), e seus efeitos negativos impactam comunidades de plantas em todo o globo. Maior disponibilidade de N e P para as plantas terrestres culmina em maior produtividade, mudanças na composição das espécies incluindo a invasão de espécies exóticas, diminuição da diversidade, alterações na estrutura funcional e, conseqüentemente, no funcionamento dos ecossistemas (Bobbink et al., 2010; Tsvuura & Kirkman, 2013; Helsen et al., 2014; Massi et al., 2021). No caso do nitrogênio, sabe-se que a alteração na composição das espécies se dá através de mecanismos de interação, como competição, selecionando espécies que se beneficiam com o aumento da disponibilidade de N e causando exclusão competitiva, seguida de diminuição na abundância e até mesmo perda de espécies (Bobbink et al., 2010).

Abordagens baseadas em atributos e em abundância têm sido utilizadas para a melhor compreensão dos efeitos da adição de nutrientes nas comunidades de plantas (Suding et al., 2005), já que ambas podem responder de modo diferente à distúrbios ambientais. Com um aumento nos últimos anos, a abordagem baseada em atributos pode ser uma ferramenta chave para a previsão de modificações em ecossistemas em razão de mudanças globais (Green et al., 2022). Os atributos funcionais são importantes preditores de respostas e efeitos da vegetação à adição de nutrientes no solo (Lavorel & Garnier, 2002; Báez & Homeier, 2018) por serem características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que impactam direta ou indiretamente o *fitness* de um indivíduo em termos de crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle et al., 2007), permitindo a compreensão das interações bióticas e abióticas em diferentes níveis de organização ecológica (Garnier et al., 2016). Esses atributos podem variar nas comunidades devido à variação interespecífica (diferenças na composição de espécies) e à variação intraespecífica (diferenças fenotípicas), sendo os principais geradores de diversidade funcional. A diversidade funcional é definida pela distribuição e pelo aspecto quantitativo de atributos funcionais em um ecossistema (Díaz & Cabido, 2001; de Bello et al., 2021),

e sendo analisada pela perspectiva de nicho ecológico, possui três componentes: I) riqueza funcional, que representa a quantidade de nichos ocupados pelas espécies dentro da comunidade; II) equitabilidade funcional, que considera a uniformidade da distribuição da abundância no espaço de nicho preenchido, e III) divergência funcional, sendo o grau em que a distribuição da abundância nos nichos maximiza as divergências em características funcionais na comunidade (Mason et al., 2005; Carmona et al., 2016). Logo, o uso das variações intra e interespecíficas juntamente com a composição de espécies e diversidade taxonômica pode auxiliar no preenchimento de lacunas em questões relacionadas aos efeitos da adição de nutrientes em espécies lenhosas que ocorrem em ambientes pobres em nutrientes, particularmente nos trópicos, que são pouco estudados em termos de efeitos de enriquecimento de nutrientes, biodiversidade e funcionamento de ecossistemas (Bobbink et al., 2010; Clark et al., 2017).

Savanas tropicais são caracterizadas por solos distróficos, com baixo pH, altas taxas de intemperismo, severa limitação por P e baixa capacidade de troca catiônica (Sarmiento et al., 1985). O Cerrado brasileiro é uma dessas savanas, e é considerado um *hotspot* global para a conservação da biodiversidade (Myers et al., 2000). Com apenas 11% de sua área natural representada por unidades de conservação e territórios indígenas (Sano et al., 2019), o Cerrado abriga alta diversidade e taxas de endemismo (Klink & Machado, 2005). No entanto, aproximadamente 50% da sua área natural já foi convertida em áreas agriculturáveis, um efeito intensificado pela diminuição nas taxas de desmatamento na Amazônia (Lapola et al., 2013; Lahsen et al., 2016). A conversão de áreas naturais em pastagens e monoculturas geralmente envolve o uso de fertilizantes e de correção do solo, afetando regionalmente os ciclos biogeoquímicos. Espécies lenhosas de Cerrado são adaptadas às limitações ambientais como distribuição sazonal de precipitação (Hoffmann et al., 2005; Franco et al., 2005), distúrbios como fogo (Simon et al., 2009; Chiminazzo et al., 2023) e baixa disponibilidade de nutrientes (Franco, 2002; Haridasan, 2008). Adaptações à baixa disponibilidade de nutrientes podem ser detectadas nos atributos do espectro de economia foliar destas plantas (Wright et al., 2004), como baixa área foliar específica (SLA), alto conteúdo de massa seca da folha (LDMC), alta espessura foliar (LT) e baixo conteúdo de N e P foliar (Turner, 1994; Hoffmann et al., 2005; Souza et al., 2014; Araújo et al., 2021). Esses atributos representam uma estratégia

conservativa no uso de recursos (Reich, 2014), e a diminuição na limitação nutricional pode alterá-los.

Em um experimento de fertilização de longa duração com aplicação de N, P, NP e calagem no Cerrado, foram observadas mudanças na composição e diversidade florística do estrato lenhoso e herbáceo-subarbustivo, sendo encontrada menor diversidade no tratamento NP (Jacobson et al., 2010; Bustamante et al., 2012), alteração na decomposição da serrapilheira e ciclagem de nutrientes (Kozovits et al., 2007) e arquitetura hidráulica (Bucci et al., 2006; Costa et al., 2021). Avaliar a resposta da estrutura funcional deste ecossistema à adição de nutrientes pode fornecer importantes informações acerca do funcionamento de savanas tropicais sob alterações edáficas. Para isto, propomos as hipóteses de que H1) há mudança na composição de espécies e menor diversidade taxonômica nos tratamentos, sobretudo no tratamento com adição de N e P combinados. Isso é esperado já que múltiplos recursos adicionados ao solo levam a uma perda de diversidade mais severa, com um longo processo de recuperação (Harpole & Tilman, 2007). De fato, a adição combinada de N e P resultou na menor diversidade taxonômica em diferentes estratos de planta neste experimento em diferentes estudos (Jacobson et al., 2011; Bustamante et al., 2012); H2) a adição de nutrientes afetará a riqueza, equitabilidade e divergência funcionais, diminuindo a diversidade funcional em todos os tratamentos, especialmente no NP e na calagem. Já que diversas alterações na composição de espécies foram encontradas nestes tratamentos (Bustamante et al., 2012), é esperado que alterações também fossem pronunciadas na estrutura funcional da comunidade de espécies lenhosas, afetando diferentes aspectos dos componentes da diversidade funcional; e H3) a variação nos atributos funcionais será explicada principalmente pela mudança de espécies, porém a variação intraespecífica também será significativa. A variação intraespecífica de atributos é frequentemente negligenciada, apesar de ser um dos fatores que afetam a diversidade funcional.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no bioma Cerrado, na Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR – IBGE), inserida na Área de Proteção Ambiental Gama Cabeça de Veado, localizada a 35 km ao sul do centro de Brasília (15° 55' S, 47°

51' W). O clima da região é classificado como Aw, de acordo com a classificação de Köppen, possuindo estação seca e chuvosa bem definidas (Alvares et al., 2013). A pluviosidade média anual é de 1200 mm por ano, com temperatura média entre 20°C e 26°C e altitude média e de 1.100 m.

A área do experimento está situada na fitofisionomia de Cerrado Típico, uma subdivisão fitofisionômica de Cerrado sentido restrito. A cobertura arbórea varia entre 20% e 50%, e há a predominância de estrato arbóreo-arbustivo descontínuo (Ribeiro & Walter, 2008). O tipo de solo encontrado é Latossolo-Vermelho, que possui um estágio avançado de intemperização, baixa capacidade de troca catiônica e alta acidez (Embrapa, 1999).

Experimento de Fertilização

Uma área de 0.45 ha foi dividida em blocos aleatorizados compondo quatro réplicas de quatro tratamentos (nitrogênio (N), fósforo (P), calagem (Ca) e nitrogênio e fósforo (NP)) e grupo controle (C), totalizando vinte parcelas de 15x15m, separadas a uma distância de no mínimo 10m, com *buffer* de 1 m (Figura 1).

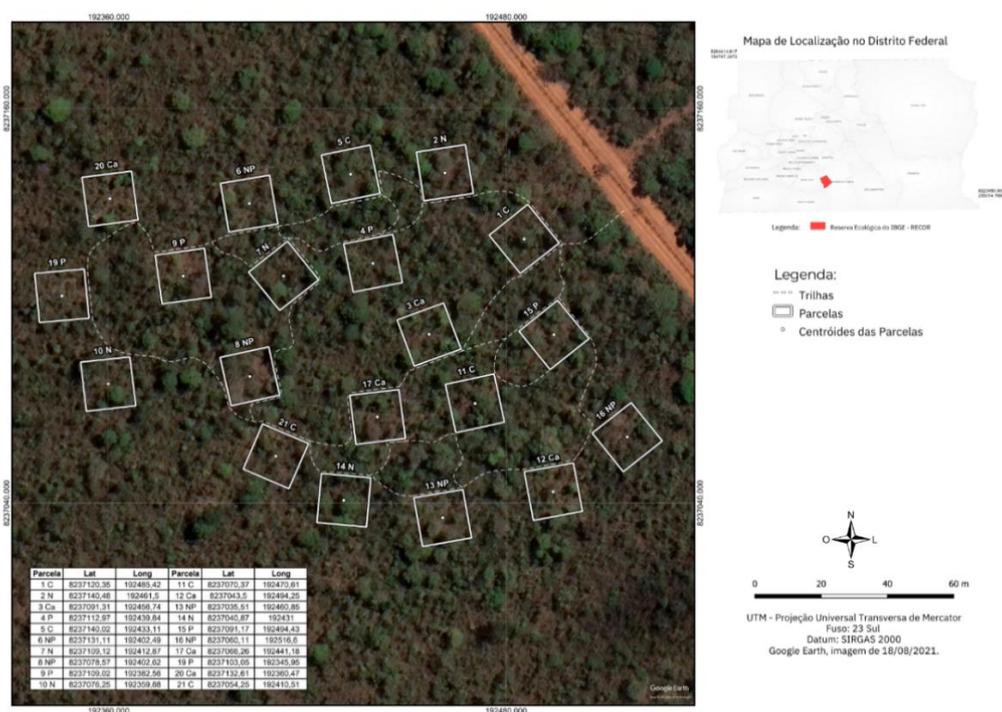


Figura 1. Desenho experimental do experimento de fertilização localizado na Reserva Ecológica do IBGE em uma área de Cerrado sentido restrito, Brasília, Brasil. Controle (C), Nitrogênio (N), Fósforo (P), Nitrogênio + Fósforo (NP) e Calagem (Ca)

A adição de nutrientes foi iniciada em 1998, com aplicação na camada superficial de serrapilheira bianualmente até 2006, sendo retomada em 2017 e 2018 com uma aplicação cada, exceto no tratamento calagem, que recebeu aplicação apenas no início da estação chuvosa em 2017. A área do experimento teve eventos de queima em 1994, 2005 e 2011. Antes da aplicação da primeira fertilização na área, um levantamento foi realizado e a densidade de plantas com altura acima de um metro e circunferência do tronco à 20 cm do solo acima de quatro centímetros era de 1527 plantas por hectare (Kozovits et al., 2007)

Para a adição de nutrientes, o procedimento adotado foi: Nitrogênio (N) – adição de sulfato de amônio ((NH₄)₂SO₄); Fósforo (P) – adição de superfosfato simples 20% (Ca(H₂PO₄)₂ + CaSO₄·2H₂O); Calagem (Ca) – adição de 60% de calcário dolomítico (CaO+MgO) e 40% de gesso agrícola (CaSO₄·2H₂O). Nitrogênio e fósforo (NP) – adição de sulfato de amônio e superfosfato simples 20%. A quantidade adicionada foi de 100 kg/ha ao ano em cada tratamento, exceto na calagem, com adição de 4000 kg/ha ao ano.

Escolha das espécies e levantamento florístico

A escolha das espécies se deu em duas fases distintas: I) fase de coleta de atributos para análise da variação intraespecífica (Capítulo 2), em maio de 2022. Utilizando os dados de levantamento florístico realizado em 2017 (dados não publicados) foram selecionadas as 10 espécies mais abundantes da área, com no mínimo 10 indivíduos por tratamento e controle; e II) fase de levantamento florístico e coleta de atributos para análises de estrutura funcional, em abril de 2023. Todas as espécies lenhosas presentes nas parcelas com circunferência à altura do solo com no mínimo nove centímetros (CAS_{solo} ≥ 9 cm) foram identificadas em campo, e, quando não, tiveram ramos coletados para identificação no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade de Brasília. As espécies que compunham até 75% da abundância relativa por tratamento no levantamento de 2017 foram escolhidas para terem seus atributos mensurados nas análises de estrutura funcional, como recomendado por Cornelissen e colaboradores (2003). No total, foram amostradas 18 espécies, totalizando 676 indivíduos (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies selecionadas, suas famílias, o número de indivíduos com atributos coletados e o ano da coleta no experimento de fertilização localizado em uma área de Cerrado sentido restrito na Reserva do IBGE, Brasília, Brasil.

Tratamentos	Espécie	Família	n° total de indivíduos	Ano de coleta
-------------	---------	---------	------------------------	---------------

Todos	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	Myrtaceae	50	
Todos	<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	50	
Todos	<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Fabaceae	50	
Todos	<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart.	Calophyllaceae	45	
Todos	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	Melastomataceae	50	
Todos	<i>Ouratea hexasperma</i> (A.St.-Hil.) Baill.	Ochnaceae	49	2022
Todos	<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Vochysiaceae	50	
Todos	<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	50	
Todos	<i>Rourea induta</i> Planch.	Connaraceae	50	
Todos	<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styracaceae	50	
Todos	<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	Fabaceae	40	
N	<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Connaraceae	7	
C, N, Ca	<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	Dilleniaceae	24	
C, N, NP	<i>Didymopanax macrocarpum</i> (Cham. & Schlttdl.) Seem	Araliaceae	26	
C, N	<i>Eremanthus glomerulatus</i> Less.	Asteraceae	12	2023
N, NP, Ca	<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	Lythraceae	24	
C, N, P, Ca	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Primulaceae	40	
C	<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima	Fabaceae	9	

Para a seleção dos indivíduos, os seguintes critérios foram seguidos: I) indivíduos saudáveis e com folhas totalmente expandidas suficientes para a mensuração de atributos foliares e; II) tamanhos de circunferência a 30 cm do solo similares, com no mínimo 5 cm ($CAS_{30cm} \geq 5$ cm).

Coleta de atributos

Os atributos foram coletados na transição entre estação chuvosa e seca, em maio de 2022 e em abril de 2023, e foram escolhidos por terem relação com o espectro de economia foliar (Tabela 1, Capítulo 2). Os atributos selecionados para a análise de estrutura funcional foram: área foliar específica (SLA), conteúdo de massa seca da folha (LMDC), espessura foliar (LT) e conteúdo de N e P foliar. Para cada indivíduo, foram coletadas de seis a dez folhas totalmente expandidas distribuídas por toda a copa, posteriormente etiquetadas e armazenadas em sacos plásticos úmidos para a manutenção da qualidade do material.

Em laboratório, foi medida a massa fresca de seis unidades foliares (folhas, folíolos ou foliólulos) de cada indivíduo, sem pecíolo, em até seis horas após a coleta. As unidades foliares foram escaneadas e tiveram três espessuras mensuradas com o auxílio

de um micrômetro digital. Posteriormente as amostras foram alocadas em estufa a 60° por 72h para obtenção da massa seca. A obtenção de todos os valores de atributos morfológicos foi feita de acordo com o protocolo de Pérez-Harguindeguy e colaboradores (2016).

Para a análise de nutrientes, o material foliar foi triturado e analisado no Laboratório de Análise de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizante da Universidade Federal de Viçosa (UFV). O protocolo utilizado para estimar a concentração de N foi de digestão sulfúrica e quantificação via método de Kjeldahl. Para a determinação da concentração de P, utilizou-se o protocolo de digestão nítricoperclórica e quantificação com espectrômetro de emissão ótica com plasma indutivamente acoplado (ICP- OES; Perkin Elmer Modelo Optima 8300 DV).

Análise de dados

Diversidade taxonômica

Com os dados do levantamento florístico de 2023, foram realizadas análises de diversidade taxonômica através da obtenção dos índices de Shannon (H'), Simpson (D1) (Morris et al., 2014), e equitabilidade de Pielou (J). Para verificar a significância entre a diversidade de Shannon (H') dos tratamentos em relação ao controle foi aplicado o Shannon t-test (Hutcheson, 1970). A mudança na dinâmica de composição e abundância de espécies nos tratamentos foi avaliada através da análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS), utilizando os dados de abundância de todas as parcelas com o método de distância de Bray-Curtis, para todos os tratamentos. Em seguida, foi realizada um análise multivariada para verificar a homogeneidade da dispersão (variâncias) dos tratamentos, com análises de permutação (Anderson, 2006). As análises foram performadas no software R com os pacotes *vegan*, *inext*, *lattice*, *permute* e *ggplot2*.

Estrutura funcional

Para a obtenção da estrutura funcional, foi utilizada a abordagem de hipervolumes probabilísticos (Blonder et al., 2014, 2018). Vários índices são utilizados para estimar a diversidade funcional, com diferentes bases metodológicas e premissas de análise (Mammola et al., 2021), no entanto esses estimadores consideram diferentes

componentes da diversidade funcional, sem integrá-los (De Bello et al., 2021). Nesse sentido, a abordagem de hipervolumes probabilísticos incorpora o conceito de nicho de Hutchinson (1957), sendo uma forma de estimar a diversidade funcional utilizando como base a probabilidade de densidade de atributos. Análises de hipervolume são limitadas pela quantidade de dimensões suportadas pelo modelo. O tratamento de dados através de análises de ordenação como PCA ou PcoA é utilizado a fim da obtenção de eixos ortogonais centralizados e dimensionados, preservando a variação dos dados em poucas dimensões, com a utilização dos *factor scores* da análise de ordenação como *input* nos hipervolumes ao invés dos atributos em si (Barros et al., 2016; Rius et al., 2023). Porém, como as análises a nível de comunidade são afetadas e dependentes da abundância relativa das espécies nos tratamentos, foi realizada uma PCA ponderada com os atributos SLA, LT, LDMC e conteúdo de N e P foliar, com a matriz de atributos sendo multiplicada pelos respectivos valores de abundância relativa das espécies. Após a obtenção dos *factor scores* dos três principais eixos da PCA ponderada, seguindo a metodologia de Barros e colaboradores (2016) e Rius e colaboradores (2023), os hipervolumes foram construídos com estimadores de densidade de Kernel. Posteriormente, foram obtidas métricas de diversidade funcional como índice de Sonresen e Jaccard e o volume dos hipervolumes, para inferência da diversidade funcional da comunidade.

Os hipervolumes representam a estrutura funcional dos atributos selecionados nas comunidades, no entanto, compreender como cada atributo está sendo representado pode auxiliar na inferência de quais atributos estão sendo mais alterados em razão da adição de nutrientes no solo. Para isso, foram realizadas análises de diversidade funcional com a abordagem de *trait probability density* (TPD), proposta por Carmona e colaboradores (2016). Esta abordagem é similar à dos hipervolumes de Blonder e colaboradores (2014, 2017), já que utiliza estimadores de densidade de Kernel e incorpora o conceito probabilístico de nicho de Hutchinson (1957). A diferença é que nesta abordagem é possível analisar os atributos separadamente e obter o particionamento da diversidade funcional. Além disso, a modelagem implementa diferentes níveis de organização ecológica e diferentes escalas espaciais, considerando as variações interespecíficas e intraespecíficas dos atributos (Carmona et al., 2016, 2019). Para a análise de diversidade funcional primeiramente foi calculado o TPDs das populações, considerando a variação

intraespecífica dos atributos, sendo posteriormente calculado o TPD_C dos tratamentos e controle, considerando a abundância das espécies. Após a obtenção do TPD_C e a distribuição dos atributos, foram extraídos os valores de riqueza, divergência e equitabilidade funcionais para cada atributo em cada tratamento. As análises foram realizadas no software R com os pacotes *hypervolume* (Blonder et al., 2014, 2017), *TPD* (Carmona et al., 2016, 2019) e *aroma.light*.

Partição da variância

Por fim, com o intuito de compreender qual escala de análise apresenta a maior variação dos atributos funcionais, foi realizada uma análise de partição de variância, com a obtenção das porcentagens de variação dos atributos na escala das espécies, dos tratamentos, das parcelas e de dentro dos grupos. Esta análise é realizada através da partição da variância em escalas aninhadas através da utilização da decomposição da variância com o método de restrição da máxima verossimilhança (Messier et al., 2010; Taudiere & Violle, 2015). A análise foi performada no software R com o pacote *cati* (Taudiere & Violle, 2015).

Resultados

Diversidade taxonômica

No levantamento florístico foram identificados 2818 indivíduos distribuídos em 77 espécies lenhosas nos tratamentos e controle (Tabela A1.1). A abundância das espécies diferiu entre os tratamentos (Tabela 2) e, na análise de NMDS (Figura 2), houve uma separação entre o tratamento P, NP e calagem, sendo que C e N tiveram algum grau de sobreposição nas comunidades. No entanto, os valores de p obtidos com a análise de homogeneidade de dispersão não foram significativos em nenhuma das comparações entre os tratamentos e controle.

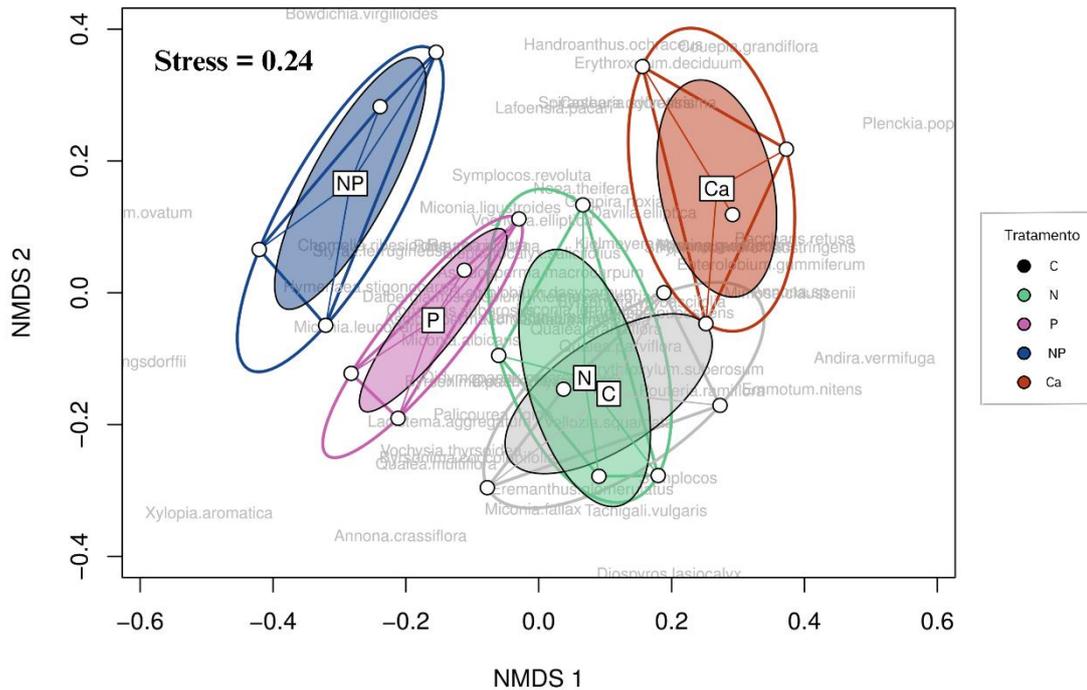


Figura 2. Análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrica (NMDS) da composição das espécies entre os tratamentos no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. Cinza = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca).

Tabela 2. Lista de espécies que representam 80% de abundância relativa nos tratamentos e número respectivo de indivíduos encontrados no critério de inclusão amostrados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília.

	Tratamento				
	C	N	P	NP	Ca
<i>M. albicans</i> (80)	<i>M. albicans</i> (77)	<i>R. montana</i> (94)	<i>R. montana</i> (58)	<i>R. montana</i> (67)	
<i>B. salicifolius</i> (76)	<i>R. induta</i> (48)	<i>R. induta</i> (67)	<i>R. induta</i> (55)	<i>R. induta</i> (57)	
<i>Q. parviflora</i> (62)	<i>B. salicifolius</i> (43)	<i>M. albicans</i> (54)	<i>M. albicans</i> (54)	<i>B. salicifolius</i> (52)	
<i>R. montana</i> (36)	<i>R. montana</i> (43)	<i>D. miscolobium</i> (43)	<i>B. salicifolius</i> (51)	<i>M. guianensis</i> (51)	
<i>K. coriacea</i> (31)	<i>Q. parviflora</i> (36)	<i>B. salicifolius</i> (41)	<i>D. miscolobium</i> (39)	<i>Q. parviflora</i> (34)	
<i>O. hexasperma</i> (29)	<i>D. miscolobium</i> (30)	<i>L. dasycarpum</i> (31)	<i>S. ferrugineus</i> (25)	<i>L. dasycarpum</i> (31)	
<i>R. induta</i> (29)	<i>O. hexasperma</i> (23)	<i>K. coriacea</i> (24)	<i>S. versicolor</i> (24)	<i>K. coriacea</i> (28)	
<i>M. guianensis</i> (28)	<i>D. macrocarpus</i> (16)	<i>S. ferrugineus</i> (23)	<i>A. tomentosum</i> (15)	<i>D. miscolobium</i> (23)	
<i>L. dasycarpum</i> (25)	<i>M. guianensis</i> (16)	<i>Q. parviflora</i> (18)	<i>C. brasiliense</i> (12)	<i>C. brasiliense</i> (22)	
<i>D. miscolobium</i> (21)	<i>S. ferrugineus</i> (16)	<i>C. brasiliense</i> (15)	<i>L. pacari</i> (10)	<i>L. pacari</i> (18)	
<i>C. brasiliense</i> (18)	<i>L. dasycarpum</i> (15)	<i>M. guianensis</i> (15)	<i>M. leuocarpa</i> (10)	<i>O. hexasperma</i> (17)	
<i>D. macrocarpus</i> (17)	<i>D. lasiocalyx</i> (11)	<i>O. hexasperma</i> (15)	<i>O. hexasperma</i> (10)	<i>A. tomentosum</i> (15)	
<i>S. ferrugineus</i> (15)	<i>C. brasiliense</i> (10)	<i>L. pacari</i> (10)	<i>Q. parviflora</i> (10)	<i>D. elliptica</i> (14)	
<i>T. vulgaris</i> (15)	<i>C. suberosus</i> (10)	<i>M. leuocarpa</i> (10)	<i>D. macrocarpus</i> (9)	<i>M. albicans</i> (13)	
<i>B. coccolobifolia</i> (12)	<i>L. pacari</i> (10)	<i>C. suberosus</i> (9)	-	<i>H. ochraceus</i> (11)	
<i>D. elliptica</i> (11)	<i>E. suberosum</i> (9)	<i>D. elliptica</i> (9)	-	-	
<i>E. glomerulatus</i> (10)	<i>D. elliptica</i> (8)	-	-	-	
<i>E. suberosum</i> (10)	<i>M. fallax</i> (8)	-	-	-	
<i>B. pachyphylla</i> (9)	<i>A. tomentosum</i> (7)	-	-	-	

Apesar da ausência de resultados significativos na NMDS, observa-se a redução na abundância em cerca de seis vezes de *M. albicans* (Tabela 2), espécie acumuladora de alumínio, no tratamento calagem. Já *Q. parviflora*, outra acumuladora, diminuiu em cerca de duas vezes sua abundância na calagem quando comparada ao controle. A abundância das espécies *R. induta* e *D. miscolobium* foram maiores em todos os tratamentos, principalmente no tratamento P. Ainda neste tratamento é possível observar o aumento de quase três vezes na abundância de *R. montana*, efeito visto com menor intensidade no tratamento NP. A abundância da espécie *L. dasycarpum* foi quatro vezes menor no tratamento NP em relação ao controle, e em aproximadamente duas vezes no tratamento N. A espécie *M. guianensis* quase dobrou de abundância no tratamento calagem e praticamente não foi reportada no tratamento NP (n=1), tratamento que mostrou diminuição de outras espécies abundantes no controle como *O. hexasperma* e *Q. parviflora*.

Em relação aos índices de diversidade (Tabela 3), foi encontrado maior número de indivíduos no tratamento C, seguido por P, Ca, N e NP. O número de espécies foi maior para C, seguido por N, Ca, P e NP. Quanto ao índice de Shannon (H'), foi reportado maior valor para C, N, Ca, P e NP, em ordem decrescente, sendo significativo para N, NP e Ca. Os demais índices apresentaram mesmo padrão, onde C é o maior valor e NP o menor.

Tabela 3. Número de indivíduos, espécies e índices de diversidade de Shannon (H'), Simpson (D1), InvSimpson (1/D) e Pielou's (J) performados com as espécies inventariadas nas parcelas fertilizadas na Reserva Ecológica do IBGE em área de Cerrado sentido restrito, Brasília, Brasil. * indica que há diferença significativa entre o índice do controle e do tratamento para o índice de Shannon (H') (Diversity t-test, p<0.05).

Tratamento	nº indivíduos	nº espécies	Índice		
			Shannon (H')	Simpson (D)	Pielou (J)
C	662	53	3.314	0.944	0.834
N	538	52	3.272	0.941	0.828
P	583	49	3.122*	0.930	0.802
NP	468	49	3.042*	0.927	0.781
Ca	565	50	3.197*	0.941	0.817

Diversidade funcional

Os hipervolumes dos tratamentos foram comparados com o hipervolume do controle (Figura 3), sendo que o controle apresentou volume de 83.21, N apresentou volume de 100.28, P de 81.59, NP de 104.161 e calagem de 39.43. Logo, infere-se que N possui maior diversidade funcional, seguido por NP, C, P e calagem. Além disso, o menor deslocamento de médias nos hipervolumes foi observado entre o controle e o tratamento N, enquanto o maior deslocamento foi observado entre controle e calagem.

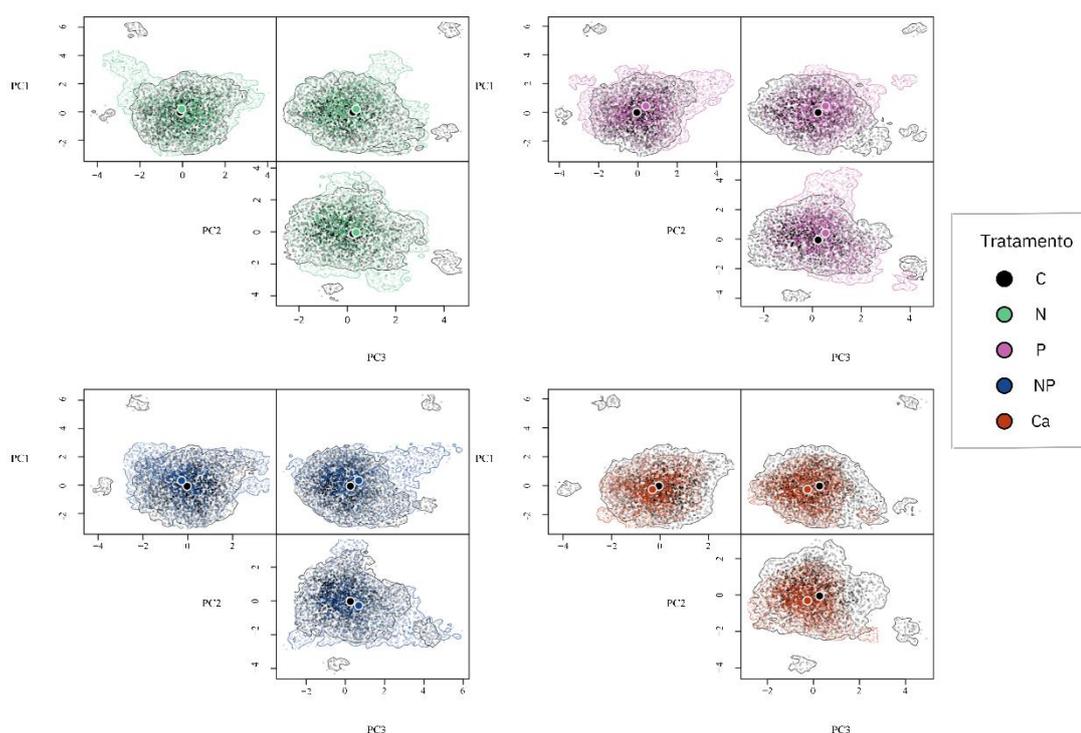


Figura 3. Hipervolumes probabilísticos realizados com os atributos SLA, LT, LDMC, e conteúdo de N e P foliar, coletados de indivíduos do experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. Os hipervolumes dos tratamentos foram plotados com o hipervolume do controle. PC1, PC2 e PC3 são os eixos obtidos na PCA ponderada. Círculos centrais representam a média dos valores dos atributos nas simulações. Preto = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca).

Quanto aos índices de Jaccard e Sorensen, que representam a similaridade funcional entre as comunidades, observa-se maior índice para o par C-N e menor índice para C-Ca, evidenciando que as comunidades C e N possuem semelhanças na riqueza e similaridade funcionais (Tabela 4).

Tabela 4. Índices de similaridade de Jaccard e Sorensen dos hipervolumes probabilísticos obtidos com os atributos SLA, LT, LDMC e conteúdo de N e P foliar coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE. Tratamentos estão sendo comparados com o controle (C).

Índice	Tratamento			
	C - N	C - P	C - NP	C - Ca
Jaccard	0.653	0.548	0.594	0.438
Sorensen	0.790	0.708	0.746	0.609

Na análise de diversidade funcional de atributos nas comunidades (TPD_C), observa-se alteração nas distribuições probabilísticas dos atributos entre os tratamentos (Figura 4).

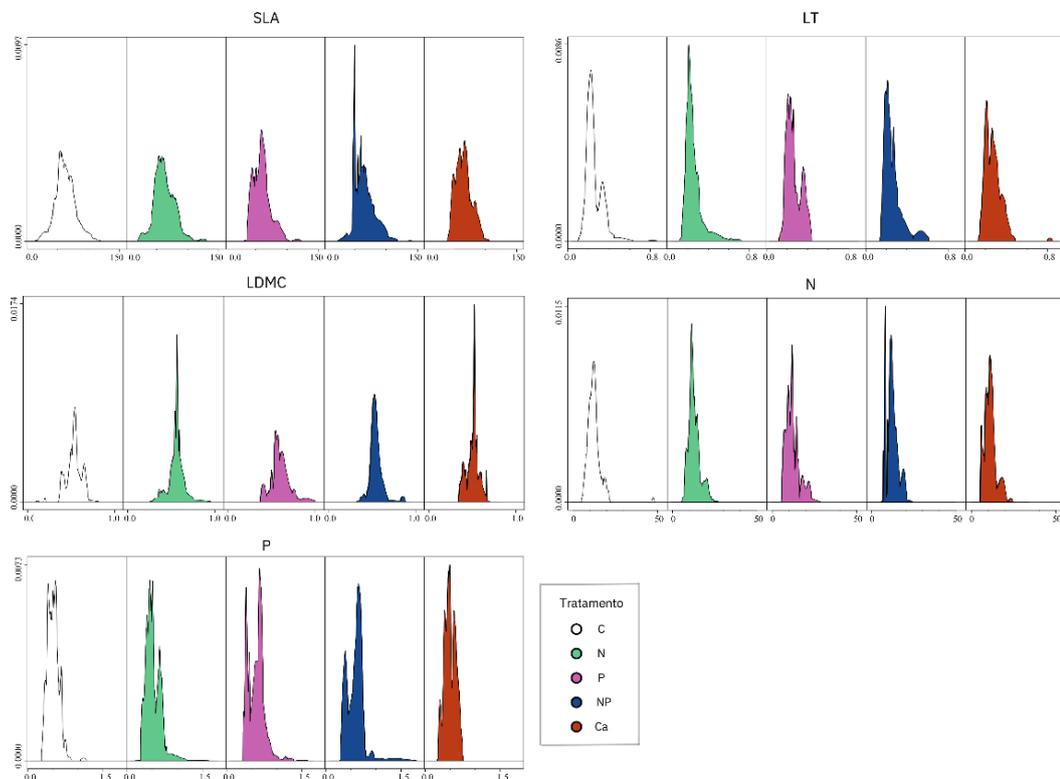


Figura 4. Distribuição probabilística de atributos SLA, LT, LDMC, e conteúdo de N e P foliar coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. Branco = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca).

Ao aplicar os índices de riqueza, equitabilidade e divergência funcionais (Figura 5), não é possível observar um padrão em todos os atributos. Cada atributo respondeu de maneira distinta nos componentes da diversidade funcional. No entanto, eles tiveram uma tendência similar, com o tratamento N apresentando maior riqueza funcional e a

calagem a menor riqueza funcional. Os tratamentos N e NP tiveram baixa equitabilidade funcional, enquanto a calagem teve a maior equitabilidade funcional, seguido do controle. A divergência funcional foi alta nos tratamentos P, NP e N, respectivamente, e menor no controle.

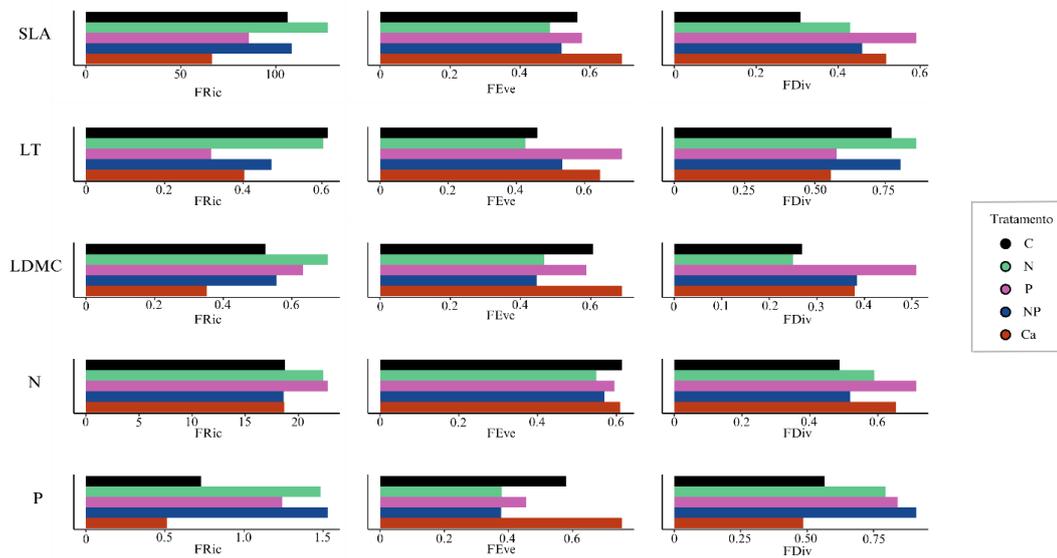


Figura 5. Componentes da diversidade funcional baseados na distribuição probabilística dos atributos SLA, LT, LDMC, e conteúdo de N e P foliar coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil. FRic = riqueza funcional; FEve = equitabilidade funcional; FDiv = divergência funcional. Preto = Controle, Verde = N; Rosa = P, Azul = NP e Vermelho = calagem (Ca).

Na análise de partição da variância (Figura 6), a maior porcentagem de variância é explicada pelo componente espécie, exceto para o atributo P foliar, que apresentou maior variância no componente tratamento. O componente de variação de dentro dos grupos foi o segundo maior a explicar a porcentagem da variância dos dados. As parcelas apresentaram pouca porcentagem de variação, aumentando apenas no atributo SLA e sendo praticamente ausente no atributo N foliar.

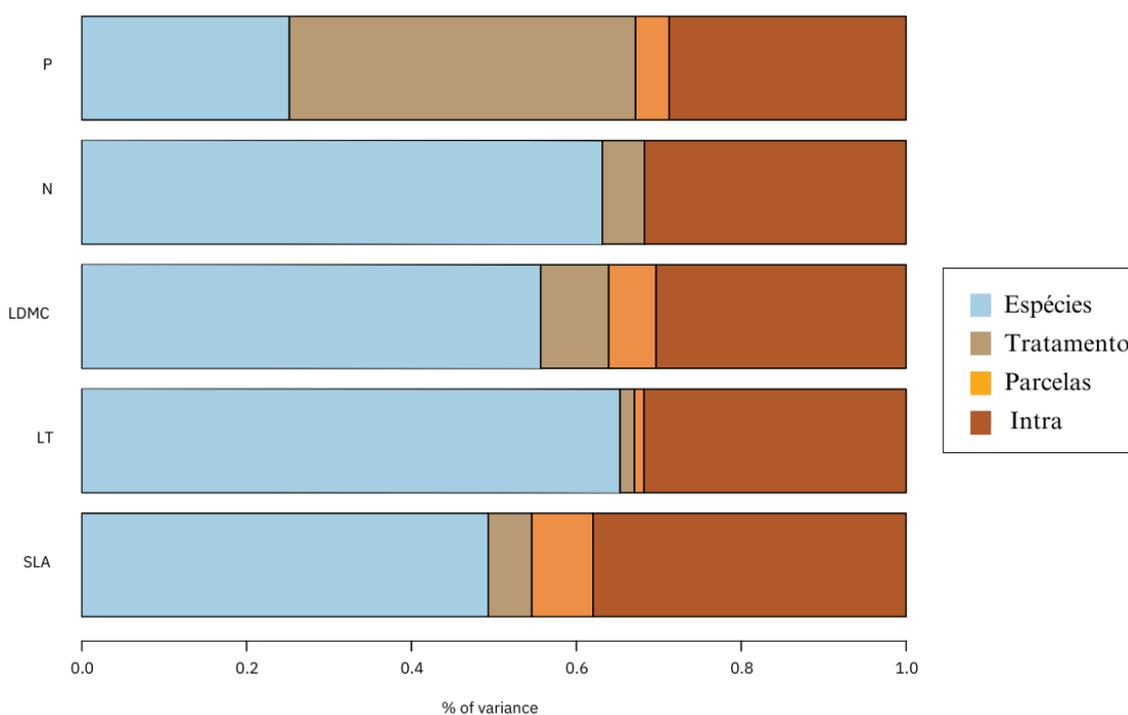


Figura 6. Partição da variância nos níveis hierárquicos de espécie, tratamento, parcela e variação dentro dos grupos (intra) nos atributos SLA, LT, LDMC, conteúdo de N e P foliar coletados o experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil.

Discussão

Diversidade taxonômica

Não foi encontrada mudança significativa em relação à composição e abundância das espécies entre os tratamentos na análise NMDS (Figura 2), apesar de ser encontrado um diferente padrão de dominância nas parcelas no que diz respeito à composição e abundância (Tabela 2). A diversidade taxonômica foi menor nos tratamentos, sendo significativa para P, Ca e NP (Tabela 3). Portanto, a hipótese H1 foi parcialmente corroborada, sendo que a menor diversidade taxonômica foi reportada no tratamento NP. O mesmo resultado foi encontrado em estudos prévios no mesmo experimento, em que a adição de N e P combinados alterou a densidade, dominância, riqueza e padrões de diversidade (Jacobson et al., 2011; Bustamante et al., 2012). Apesar do lapso temporal, o tratamento NP continua apresentando a menor diversidade de espécies, no entanto, em Jacobson e colaboradores (2011) o número de indivíduos encontrados neste tratamento era de 336, aumentando para 468 neste trabalho. Além disso, o índice de diversidade de Shannon (H') aumentou de 2.89 para 3.04. É importante ressaltar que o critério de inclusão empregado por Jacobson e colaboradores (2011) foi de $CAS > 5$ cm, enquanto no atual trabalho foi empregado o limite de $CAS > 9$, culminando em uma menor inclusão de indivíduos. Apesar de menos indivíduos incluídos, a diversidade e abundância em NP

ainda foi maior do que no trabalho anterior, indicando possível adensamento lenhoso, já que no controle o número de indivíduos também aumentou entre os dois trabalhos, indo de 479 para 662.

Quanto às mudanças composicionais e de abundância (Tabela 2), é possível verificar que o tratamento calagem diminuiu a abundância da acumuladora de alumínio *M. albicans* e, com menor intensidade, *Q. parviflora*. Neste tratamento, devido ao aumento de pH do solo pela adição de calcário dolomítico, há redução na concentração de Al disponível no solo. Espécies acumuladoras estão distribuídas globalmente em aproximadamente 45 famílias (Jansen et al., 2002) e são encontradas em solos com baixo pH como os oxissolos e tem seu crescimento beneficiado pelo Al através da estimulação da assimilação de nutrientes por meio da indução de expressão ou atividade de proteínas transportadoras (Bojóquez-Quintal et al., 2017). No Cerrado, essas espécies são representadas pelas famílias Melastomataceae, Rubiaceae e Vochysiaceae (Haridasan, 1982), apresentando alto índice de valor de importância nas comunidades do Cerrado (Haridasan & Araújo, 1988). Além disso, apresentam folhas mais escleromórficas do que espécies não-acumuladoras (Haridasan, 1982), o que ressalta o seu importante papel funcional. Alguns mecanismos conhecidos para combater a toxicidade do Al e seus efeitos rizotóxicos são os de exclusão e resistência ao Al, e estabilização de Al através da exudação de ácidos orgânicos na rizosfera para a quelatação dos íons de Al, que são posteriormente transportados das raízes para organelas como vacúolos, onde não possuem efeitos tóxicos e permanecem estabilizados (Bojóquez-Quintal et al., 2017; Bittencourt et al., 2019). Porém, além destas espécies tolerarem altas concentrações de Al, elas parecem depender destas altas concentrações para sua sobrevivência. Bressan e colaboradores (2021) verificaram que, em um experimento com a diminuição de Al disponível para a espécie acumuladora *Vochysia tucanorum* Mart. (Vochysiaceae), foram encontrados efeitos de diminuição na produção de raízes, além da mudança de coloração e necrose dos tecidos radiculares, seguido por ausência de crescimento e clorose foliar. Resultados similares foram encontrados para *M. albicans* (Haridasan, 1988). Estes efeitos podem estar presentes nas espécies acumuladoras no tratamento calagem, que possui porcentagem de saturação de alumínio igual a zero (dados não publicados).

A espécie *D. miscolobium*, pertencente à família Fabaceae – reconhecida pela capacidade de fixar nitrogênio (Sprent, 2009), apresentou aumento na abundância em todos os tratamentos, em especial no P. A fixação de N₂ ocorre através da formação de

nódulos radiculares pela simbiose entre plantas leguminosas (família Fabaceae) e bactérias do gênero *Rhizobium* e, com menor frequência, *Frankia* (Sprent & Parsons, 2000). Em estudos com aumento de disponibilidade de N e P em savanas indianas, foi reportada maior biomassa em espécies não-fixadoras, efeito negativo na massa total de nódulos de fixadoras e maior limitação de crescimento para fixadoras em tratamento de N e P combinados (Varma et al., 2018; Varma & Sankaran, 2021). A adição de N em uma floresta temperada asiática promoveu crescimento de espécies não-fixadoras ao passo que não promoveu na espécie fixadora *Robinia pseudoacacia* L., indicando a possível supressão dos nódulos radiculares destas espécies com o aumento da disponibilidade de nitrogênio (Wang et al., 2015). No entanto, apesar da adição de N e NP geralmente não beneficiar espécies fixadoras, *D. miscolobium* apresentou aumento de abundância nestes tratamentos quando comparados ao controle. No caso do tratamento P, é esperado que estas espécies se beneficiem da maior disponibilidade de P, já que a maior disponibilidade de N devido às suas habilidades fixadoras podem aumentar a limitação por P. Além disso, o nutriente mais limitado no Cerrado é o fósforo (Nardoto et al., 2006), intensificando ainda mais esta limitação para espécies fixadoras. Estas espécies são altamente diversas no Cerrado, e afetam a ciclagem biogeoquímica em escala regional já que a fixação de N adiciona este elemento nos sistemas naturais (Bustamante et al., 2006). Ademais, fixadoras de N podem beneficiar árvores vizinhas ao aumentar o conteúdo de N (Temperton et al., 2007), afetando a assembléia de comunidades. Portanto, mudanças na abundância de espécies fixadoras devido à adição de nutrientes podem significar ameaças ao funcionamento dos ecossistemas.

O aumento na abundância de *R. montana* nos tratamentos P e NP evidenciam a superioridade competitiva desta espécie em ambientes com maior disponibilidade de fósforo. Isso pode estar relacionado ao fato de *R. montana* é uma espécie da família Proteaceae, cuja característica é a formação de raízes proteóides que absorvem P em maior rapidez e eficiência do que espécies que não possuem esta adaptação (Schachtman et al., 1998; Shane & Lambers, 2005). Assim como as espécies fixadoras, que suprimem seus nódulos frente ao aumento na disponibilidade de N, espécies com raízes proteóides também apresentam supressão destas raízes em ambientes com maior disponibilidade de P (Shane & Lambers, 2005). Estas mudanças composicionais, juntamente com o aumento de abundância em espécies como *M. guianensis* na calagem e *R. induta* em P, evidenciam o efeito da competição modulada pela adição de nutrientes em ambientes distróficos.

Trabalhos como de Tilman (1982, 1987), Grime (1979) e Amarasekare (2003) discutem sobre como as interações de competição são fundamentais para a coexistência de espécies, e como competidoras superiores podem se sobressair em detrimento de competidoras inferiores. Neste estudo, a mudança nas características edáficas catalizaram processos de mortalidade de indivíduos de algumas espécies (dados não publicados) que com a adição de determinado nutriente tiveram seu *fitness* reduzido. Conseqüentemente, houve a substituição destas por espécies mais tolerantes, beneficiadas ou adaptadas às novas condições edáficas impostas. Harpole e Tilman (2007), em um experimento de adição de nutrientes em ambientes campestres, verificaram que a adição de múltiplos nutrientes potencializa a perda de espécies, como observado neste estudo no tratamento em que N e P foram adicionados conjuntamente, sendo este o tratamento com o menor número de indivíduos, diversidade (H' e $D's$) e equitabilidade (J). Neste caso, a comunidade foi dominada por poucas espécies que compõem 80% da abundância relativa, sendo as principais *R. montana*, *R. induta*, *M. albicans* e *B. salicifolius*, que se sobressaíram competitivamente neste ambiente. O tratamento P possui o mesmo número de espécies do tratamento NP, no entanto apresenta sutil aumento na diversidade e equitabilidade. As espécies *R. montana*, *R. induta* e *M. albicans* continuaram sendo as principais dominantes, porém *R. montana* domina o tratamento tendo cerca de 33 indivíduos a mais do que *R. induta*, segunda espécie dominante. O tratamento calagem vem em seguida nos índices de diversidade e equitabilidade, mantendo a dominância de *R. montana* e *R. induta*, e, com a perda de *M. albicans*, adicionando *B. salicifolius* e *M. guianensis* em suas espécies mais dominantes. Por fim, controle e tratamento N apresentam os maiores valores nos índices de diversidade e equitabilidade, ambos com *M. albicans* como espécie mais abundante. Por fim, é importante ressaltar que a invasão da gramínea exótica africana *Melinis minutiflora* P. Beauv. (Poaceae) nos tratamentos P e NP (Bustamante et al., 2012) e calagem (Mello, 2019) pode afetar a composição de espécies. O estrato herbáceo pode influenciar na sobrevivência de plântulas de espécies lenhosas, e este efeito é mais intenso quando há a invasão de espécies exóticas (Rabelo et al., 2023). Além disso, mudanças na comunidade de bactérias e arqueias no tratamento calagem (Silveira et al., 2021) e o aumento na decomposição de serrapilheira pela mesofauna no tratamento NP (Pompermeier et al., 2022) também podem interagir com o estrato lenhoso.

Diversidade funcional

A hipótese H2, que previa diminuição da diversidade funcional em todos os tratamentos, especialmente em NP e calagem, foi parcialmente corroborada. De fato, a calagem apresentou a menor área de hipervolume (Figura 3). No entanto, ao contrário do predito, a maior área de hipervolume foi encontrada no tratamento N, seguido por NP e só então pelo controle. Estes resultados evidenciam que a diversidade taxonômica, apesar de ser correlacionada com a diversidade funcional (Tilman et al., 1997), não é o único fator que influencia a estrutura funcional das comunidades alteradas por filtros ambientais. A abundância e identidade das espécies afetam os aspectos funcionais de uma comunidade (Suding et al., 2005), já que atributos de espécies com vantagem competitiva (e.g. *R. montana*) serão representados com maior densidade no espaço funcional e consequentemente terão maior importância na comunidade (Laliberté et al., 2012; La Pierre & Smith, 2015). No entanto, fatores como os atributos escolhidos, a variação intraespecífica destes, a redundância funcional e a métrica de diversidade utilizada também são determinantes da estrutura funcional.

Apenas atributos que estejam relacionados com o aspecto de funcionamento ecossistêmico avaliado devem ser analisados, já que muitos atributos podem apresentar correlações que influenciam diretamente no resultado das métricas de diversidade funcional (Cadotte et al., 2011), sendo os atributos do espectro de economia foliar aqui utilizados – SLA, LT, LDMC e concentração N e P foliar – relacionados com alterações nas condições edáficas e estratégia de aquisição de recursos. A variação intraespecífica corresponde à uma importante fonte de alteração em atributos funcionais, muitas vezes negligenciada, porém relevante devido à sua relação com a plasticidade de atributos e capacidade de adaptação dos organismos frente às mudanças ambientais (Albert et al., 2010; Siefert et al., 2015; Homeier et al., 2021). A redundância funcional representa o quão redundante é uma comunidade em termos de seus atributos, sendo que a perda de determinadas espécies pode não influenciar a diversidade funcional se os atributos destas forem encontrados nas espécies remanescentes, representando uma espécie de “seguro” no funcionamento dos ecossistemas e preservando sua estabilidade (Díaz & Cabido, 2001; Pillar et al., 2013). Por fim, diferentes métricas de diversidade funcional podem levar em consideração ou não a variação intraespecífica de atributos, além de utilizarem diferentes descrições matemáticas, sendo necessária a utilização da métrica que mais se aplique à pergunta em questão (Carmona et al., 2016; Mammola et al., 2021). Neste

estudo, a redundância funcional não foi avaliada diretamente, porém este é um dos fatores que pode auxiliar na compreensão das alterações encontradas na estrutura funcional entre o controle e os tratamentos.

Apesar das diferenças observadas nos hipervolumes em relação ao controle, é importante ressaltar que suas áreas de interseção são altas, e que tratamentos como o N não apresentaram grandes deslocamentos de média nos atributos, além de alta similaridade com o controle (Tabela 4). Isso indica que não houve mudanças disruptivas no espaço funcional ocupado por estas comunidades em diferentes condições edáficas, indicando convergência nos atributos funcionais contínuos, que provavelmente representam um “ótimo” para a captação de recursos (Mouillot et al., 2007; Mason et al., 2011). Além disso, espécies com estratégia conservativa, características de ambientes distróficos, respondem à maior disponibilidade de nutrientes com menor intensidade em seus atributos funcionais, apresentando menor plasticidade (Baéz & Homeier, 2018). Este padrão de convergência dos atributos funcionais também pode ser detectado nas distribuições probabilísticas dos atributos de acordo com o TPD (Figura 4).

A diversidade funcional decomposta em riqueza, equitabilidade e divergência funcionais (Figura 5) para cada atributo confirma o encontrado nos hipervolumes. Apesar de atributos responderem diferentemente, é perceptível que o tratamento N apresenta aumento na riqueza em relação ao controle em todos os atributos, exceto no LT. O contrário é observado no tratamento calagem, em que há diminuição da riqueza e aumento da equitabilidade em relação ao controle para todos os atributos. Baixa riqueza funcional está relacionada com a falta de espécies que possam ter vantagens nas condições ambientais em voga, sendo que recursos disponíveis podem não estar sendo utilizados completamente (Mason et al., 2005). Maior divergência funcional foi encontrada em P e NP, possivelmente indicando mecanismos de adaptação às mudanças nas condições edáficas e competição em nível intermediário de importância na comunidade (Navas & Violle, 2009), que passa a apresentar com maior frequência estratégias distintas nos atributos funcionais. Isso explica o porquê de o controle ter a menor divergência funcional – sem alterações ambientais, os atributos permanecem estáveis e sem mudança de estratégia. Todos os componentes da diversidade funcional contribuíram para o aumento da diversidade funcional nos tratamentos N e NP, sugerindo uma mudança sistêmica na estrutura funcional.

As alterações encontradas na estrutura funcional das comunidades em diferentes condições edáficas geram incertezas quanto à integridade do funcionamento ecossistêmico em alguns tratamentos como calagem, em que houve alta diminuição de diversidade taxonômica e principalmente funcional. O aumento no pH do solo causado pela calagem parece afetar a comunidade mais drasticamente do que o enriquecimento do solo com N e P, que por consequência diminuem o pH do solo. Atributos que possuem relação com a ciclagem biogeoquímica de ecossistemas, como SLA, LDMC e concentração de N foliar, respondem às mudanças impostas pelo ambiente, mas também geram efeitos no funcionamento do ecossistema alterando aspectos como fixação de carbono e taxas de decomposição e crescimento (Lavorel & Garnier, 2002). Os atributos dominantes nas comunidades são pertencentes a espécies que muitas vezes ocorrem em alta abundância e biomassa, o que também afeta diretamente o funcionamento do ecossistema (Garnier et al., 2004). Este ciclo de efeito e resposta dos atributos funcionais à alteração nas características edáficas do solo pode ser transiente em alguns casos de curta-duração (Niu et al., 2014), no entanto, a volta do sistema ao estágio inicial antes das alterações pode se dar em um processo lento (Harpole & Tilman, 2007), e neste estudo constata-se que cinco anos de interrupção na adição de nutrientes não são suficientes para a volta do sistema ao seu estágio inicial, estágio esse que provavelmente não seja mais alcançado devido a outros fatores não tratados neste estudo, a exemplo do estabelecimento de espécies invasoras como *Melinis minutiflora* (Bustamante et al., 2012).

Fontes de variação em atributos funcionais

Por fim, corroborando a hipótese H3, a análise de partição da variância (Figura 6) indica que o componente hierárquico que mais varia em relação aos atributos é o componente de espécies. Isso confirma que a mudança na composição das espécies pode ser considerada a principal responsável pelas alterações na diversidade funcional, que foi maior no tratamento N e menor na calagem. Este padrão só não é seguido pelo atributo de concentração de P foliar, que apresenta maior variação no componente tratamento. Isso pode indicar que mudanças na concentração de P no solo alteram a concentração de P foliar por mais tempo, sendo um elemento que deve ser manipulado com cautela em ecossistemas mais limitados por P, como o Cerrado. Porém, outro componente que se mostrou relevante na porcentagem de variação é o a variação dentro dos grupos, aqui atribuída como variação intraespecífica. A importância deste componente funcional já é

reconhecida, apesar de sua importância ser menor que o componente interespecífico representado pela mudança na composição de espécies (Lepš et al., 2011). Verificar alterações em nível intraespecífico pode revelar como diferentes espécies respondem a mudanças nas condições edáficas, assim demonstrando a importância da manutenção da biodiversidade em savanas tropicais.

Conclusão

Com este estudo, é possível concluir que a alteração das condições edáficas em savanas tropicais, como o Cerrado, provoca mudanças em aspectos taxonômicos e funcionais em comunidades de espécies lenhosas. Nem sempre as diversidades taxonômica e funcional respondem na mesma direção, e a avaliação de ambas isoladamente pode não responder adequadamente à perguntas relacionadas ao funcionamento ecossistêmico. Componentes como riqueza, equitabilidade e divergência funcionais propiciaram maior diversidade funcional nos tratamentos N e NP, apesar da maior diversidade taxonômica do controle.

A perda de diversidade taxonômica e funcional nos tratamentos P e principalmente calagem levantam preocupações quanto ao funcionamento ecossistêmico nestas condições. A calagem promoveu mudanças que continuam significativas mesmo após cinco anos de interrupção na adição de nutrientes, evidenciando que estes efeitos podem não ser transientes. Alterações nas características edáficas são amplamente praticadas no bioma Cerrado, incluindo o aumento de pH do solo por meio da calagem, estabelecendo condições que podem não suportar o estabelecimento e sobrevivência de espécies lenhosas nativas, a exemplo das acumuladoras de alumínio. Ademais, por mais que tratamentos como N e NP tenham apresentado maior diversidade funcional, alterações potencialmente prejudiciais na estrutura funcional podem estar afetando o funcionamento destes ecossistemas, além da baixa diversidade taxonômica, que também contribui para o seu funcionamento.

Por fim, concluímos que o componente hierárquico que corresponde à maior porcentagem de variação nos atributos funcionais é o componente de espécies. Ambientes diversos como o Cerrado abarcam milhares de espécies vegetais que respondem de forma idiossincrática às alterações ambientais, e são fundamentais para a manutenção da estabilidade dos ecossistemas. A proteção da biodiversidade do Cerrado se faz fundamental pois promove a conservação das espécies nativas que são importantes para

a integridade destes ecossistemas, que são complexos e singulares, mas que têm sido colocados em risco devido à ações antrópicas, como as mudanças em ciclos biogeoquímicos.

Referências

Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604–613. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>

Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. de M., Sparovek, G., & others. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

Amarasekare, P. (2003). Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. *Ecology Letters*, 6(12), 1109–1122. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x>

Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245–253.

Araújo, I., Marimon, B. S., Scalon, M. C., Cruz, W. J., Fauset, S., Vieira, T. C., Galbraith, D. R., & Gloor, M. U. (2021). Intraspecific variation in leaf traits facilitates the occurrence of trees at the Amazonia–Cerrado transition. *Flora*, 279, 151829. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151829>

Baez, S., & Homeier, J. (2018). Functional traits determine tree growth and ecosystem productivity of a tropical montane forest: Insights from a long-term nutrient manipulation experiment. *Global Change Biology*, 24(1), 399–409. <https://doi.org/10.1111/gcb.13905>

Barros, C., Thuiller, W., Georges, D., Boulangeat, I., & Münkemüller, T. (2016). N-dimensional hypervolumes to study stability of complex ecosystems. *Ecology Letters*, 19(7), 729–742. <https://doi.org/10.1111/ele.12617>

Bittencourt, B. M., Da Silva, C. de M. S., Filho, S. Z., & Habermann, G. (2020). Aluminum (Al)-induced organic acid exudation in an Al-accumulating species from the Brazilian savanna. *Trees*, 34, 155–162. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01907-5>

Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., & Enquist, B. J. (2014). The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 595–609. <https://doi.org/10.1111/geb.12146>

Blonder, B., Morrow, C. B., Maitner, B., Harris, D. J., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B. J., & Kerkhoff, A. J. (2018). New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 305–319. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12865>

Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Cinderby, S., Davidson, E., Dentener, F., & others. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 20(1), 30–59. <https://doi.org/10.1890/08-1140.1>

Bojórquez-Quintal, E., Escalante-Magaña, C., Echevarría-Machado, I., & Martínez-Estévez, M. (2017). Aluminum, a friend or foe of higher plants in acid soils. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1767. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01767>

Bressan, A. C. G., de Oliveira Carvalho Bittencourt, B. M., Silva, G. S., & Habermann, G. (2021). Could the absence of aluminum (Al) impair the development of an Al-accumulating woody species from Brazilian savanna? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 33, 281–292. <https://doi.org/10.1007/s40626-021-00216-y>

Bustamante, M., Medina, E., Asner, G., Nardoto, G., & Garcia-Montiel, D. (2006). Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. *Biogeochemistry*, 79, 209–237. <https://doi.org/10.1007/s10533-006-9006-x>

Bustamante, M. M., de Brito, D. Q., Kozovits, A. R., Luedemann, G., de Mello, T. R., de Siqueira Pinto, A., Munhoz, C. B., & Takahashi, F. S. (2012). Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecology*, 213, 795–808. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4>

Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>

Carmona, C. P., De Bello, F., Mason, N. W., & Lepš, J. (2016). Traits without borders: Integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(5), 382–394. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.003>

Carmona, C. P., de Bello, F., Mason, N. W., & Lepš, J. (2019). Trait probability density (TPD): Measuring functional diversity across scales based on TPD with R. *Ecology*, 100(12), e02876. <https://doi.org/10.1002/ecy.2876>

Chiminazzo, M. A., Bombo, A. B., Charles-Dominique, T., & Fidelis, A. (2023). To protect or to hide: Why not both? An investigation of fire-related strategies in Cerrado woody species. *Flora*, 306, 152350. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152350>

Clarke, D. A., York, P. H., Rasheed, M. A., & Northfield, T. D. (2017). Does biodiversity–ecosystem function literature neglect tropical ecosystems? *Trends in Ecology & Evolution*, 32(5), 320–323. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.012>

Cornelissen, J. H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H., Van Der Heijden, M., & others. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits

worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380.
<https://doi.org/10.1071/BT02124>

Costa, L. S., De Moura, C. O., Bucci, S. J., Sonsin-Oliveira, J., Gomes, S. M., & Bustamante, M. M. D. C. (2021). Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. *Environmental Research Letters*, 16(5), 055021.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>

de Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T., Götzenberger, L., Moretti, M., & Berg, M. P. (2021). *Handbook of trait-based ecology: From theory to R tools*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108628426>

Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)

Embrapa. (1999). Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. In *Embrapa Informação Tecnológica* (Issue 1^a).

Franco, A. C. (2002). Ecophysiology of woody plants. In *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (pp. 178–198). Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-009>

Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L., Goldstein, G., Meinzer, F., Kozovits, A., Rundel, P., & Coradin, V. T. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19, 326–335.
<https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., & others. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630–2637.

Garnier, E., Navas, M.-L., & Grigulis, K. (2016). *Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press.

Green, S. J., Brookson, C. B., Hardy, N. A., & Crowder, L. B. (2022). Trait-based approaches to global change ecology: Moving from description to prediction. *Proceedings of the Royal Society B*, 289(1971), 20220071.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0071>

Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396), 344–347. <https://doi.org/10.1038/242344a0>

Haridasan, M. (1982). Aluminium accumulation by some cerrado native species of central Brazil. *Plant and Soil*, 65, 265–273. <https://doi.org/10.1007/BF02374657>

Haridasan, M. (1988). Performance of *Miconia albicans* (sw.) triana, an aluminum-accumulating species, in acidic and calcareous soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 19(7–12), 1091–1103.

<https://doi.org/10.1080/00103628809367997>

Haridasan, M., & De Araújo, G. M. (1988). Aluminium-accumulating species in two forest communities in the cerrado region of central Brazil. *Forest Ecology and Management*, 24(1), 15–26. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(88\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(88)90021-7)

Haridasan, M. (2008). Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20, 183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>

Harpole, W. S., & Tilman, D. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446(7137), 791–793. <https://doi.org/10.1038/nature05684>

Helsen, K., Ceulemans, T., Stevens, C. J., & Honnay, O. (2014). Increasing soil nutrient loads of European semi-natural grasslands strongly alter plant functional diversity independently of species loss. *Ecosystems*, 17, 169–181.

Hoffmann, W., Franco, A., Moreira, M. Z., & Haridasan, M. (2005). Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6), 932–940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>

Homeier, J., Seeler, T., Pierick, K., & Leuschner, C. (2021). Leaf trait variation in species-rich tropical Andean forests. *Scientific Reports*, 11(1), 9993. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89190-8>

Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29:151-154.

Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

Jacobson, T. K. B., da Cunha Bustamante, M. M., & Kozovits, A. R. (2011). Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environmental Pollution*, 159(10), 2236–2242. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.019>

Jansen, S., Broadley, M. R., Robbrecht, E., & Smets, E. (2002). Aluminum hyperaccumulation in angiosperms: A review of its phylogenetic significance. *The Botanical Review*, 68(2), 235–269. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0235:AHIAAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0235:AHIAAR]2.0.CO;2)

Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation Biology*, 19(3), 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>

Kozovits, A. R., Bustamante, M. da C., Garofalo, C. R., Bucci, S., Franco, A. C., Goldstein, G., & Meinzer, F. (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21(6), 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>

La Pierre, K. J., & Smith, M. D. (2015). Functional trait expression of grassland

species shift with short-and long-term nutrient additions. *Plant Ecology*, 216, 307–318. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0438-4>

Lahsen, M., Bustamante, M. M., & Dalla-Nora, E. L. (2016). Undervaluing and overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development*, 58(6), 4–15. <https://doi.org/10.1080/00139157.2016.1229537>

Laliberté, E., Shipley, B., Norton, D. A., & Scott, D. (2012). Which plant traits determine abundance under long-term shifts in soil resource availability and grazing intensity? *Journal of Ecology*, 100(3), 662–677. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01947.x>

Lapola, D. M., Martinelli, L. A., Peres, C. A., Ometto, J. P., Ferreira, M. E., Nobre, C. A., Aguiar, A. P. D., Bustamante, M. M., Cardoso, M. F., Costa, M. H., & others. (2014). Pervasive transition of the Brazilian land-use system. *Nature Climate Change*, 4(1), 27–35. <https://doi.org/10.1038/nclimate2056>

Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>

Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., & Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: Disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34(5), 856–863. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06904.x>

Mammola, S., Carmona, C. P., Guillerme, T., & Cardoso, P. (2021). Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*, 35(9), 1869–1885. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13882>

Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>

Mason, N. W., de Bello, F., Doležal, J., & Lepš, J. (2011). Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99(3), 788–796. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01801.x>

Massi, K. G., Eugênio, C. U. O., Franco, A. C., & Hoffmann, W. A. (2021). The effects of tree cover and soil nutrient addition on native herbaceous richness in a neotropical savanna. *Biotropica*, 53(3), 888–895. <https://doi.org/10.1111/btp.12940>

Mello, T. R. B. (2019). *Efeitos da adição de nutrientes na vegetação herbácea-arbustiva e interações acima e abaixo do solo em um cerrado típico* [PhD dissertation]. University of Brasília.

Messier, J., McGill, B. J., & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13(7), 838–848.

Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., Meiners, T., Müller, C., Obermaier, E., Prati, D., & others. (2014). Choosing and using diversity indices: Insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and Evolution*, 4(18), 3514–3524. <https://doi.org/10.1002/ece3.1155>

Mouillot, D., Mason, N. W., & Wilson, J. B. (2007). Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, 152, 729–737. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0688-0>

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

Nardoto, G. B., da Cunha Bustamante, M. M., Pinto, A. S., & Klink, C. A. (2006). Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 191–201. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002865>

Navas, M.-L., & Violle, C. (2009). Plant traits related to competition: How do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10, 131–137. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.15>

Niu, K., Choler, P., de Bello, F., Mirotchnick, N., Du, G., & Sun, S. (2014). Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 106–112. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.07.015>

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., & others. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8), 715–716. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO

Pillar, V. D., Blanco, C. C., Müller, S. C., Sosinski, E. E., Joner, F., & Duarte, L. D. (2013). Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 963–974. <https://doi.org/10.1111/jvs.12047>

Pompermaier, V. T., Campani, A. R., Dourado, E., Coletta, L. D., Bustamante, M. M. da C., & Nardoto, G. B. (2022). Soil mesofauna drives litter decomposition under combined nitrogen and phosphorus additions in a Brazilian woodland savanna. *Austral Ecology*, 47(1), 26–34. <https://doi.org/10.1111/aec.13082>

Rabelo, B., Van Langevelde, F., Tomlinson, K., Diniz, P., da Silva, D. A., Barbosa, E. R., & Borghetti, F. (2023). Effects of native and invasive grasses on the survival and growth of tree seedlings in a neotropical savanna. *Biological Invasions*, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03068-6>

Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365->

Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: Ecologia e Flora*, 1, 151–212.

Richardson, K., Steffen, W., Lucht, W., Bendtsen, J., Cornell, S. E., Donges, J. F., Drüke, M., Fetzer, I., Bala, G., von Bloh, W., & others. (2023). Earth beyond six of nine planetary boundaries. *Science Advances*, 9(37), eadh2458. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh2458>

Rius, B. F., Darela Filho, J. P., Fleischer, K., Hofhansl, F., Blanco, C. C., Rammig, A., Domingues, T. F., & Lapola, D. M. (2023). Higher functional diversity improves modeling of Amazon forest carbon storage. *Ecological Modelling*, 481, 110323. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2023.110323>

Rockström, J., Gupta, J., Qin, D., Lade, S. J., Abrams, J. F., Andersen, L. S., Armstrong McKay, D. I., Bai, X., Bala, G., Bunn, S. E., & others. (2023). Safe and just Earth system boundaries. *Nature*, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06083-8>

Sano, E. E., Rodrigues, A. A., Martins, E. S., Bettiol, G. M., Bustamante, M. M., Bezerra, A. S., Couto Jr, A. F., Vasconcelos, V., Schüler, J., & Bolfe, E. L. (2019). Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of Environmental Management*, 232, 818–828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>

Sarmiento, G., Goldstein, G., & Meinzer, F. (1985). Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Reviews*, 60(3), 315–355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1985.tb00420.x>

Schachtman, D. P., Reid, R. J., & Ayling, S. M. (1998). Phosphorus Uptake by Plants: From Soil to Cell. *Plant Physiology*, 116(2), 447–453. <https://doi.org/10.1104/pp.116.2.447>

Shane, M. W., & Lambers, H. (2005). Cluster Roots: A Curiosity in Context. *Plant and Soil*, 274(1), 101–125. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-2725-7>

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., & others. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12), 1406–1419.

Silveira, R., de Mello, T. de R. B., Silva, M. R. S. S., Krüger, R. H., & Bustamante, M. M. da C. (2021). Long-term liming promotes drastic changes in the composition of the microbial community in a tropical savanna soil. *Biology and Fertility of Soils*, 57(1), 31–46. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01504-6>

Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(48), 20359–20364. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>

Souza, M. C., Franco, A. C., Haridasan, M., Rossatto, D. R., ARAÚJO, J. F., Morellato, L. P., & Habermann, G. (2015). The length of the dry season may be associated with leaf scleromorphism in cerrado plants. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 87, 1691–1699. <https://doi.org/10.1590/0001-376520150381>

Sprent, J. I., & Parsons, R. (2000). Nitrogen fixation in legume and non-legume trees. *Field Crops Research*, 65(2–3), 183–196. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00086-6](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00086-6)

Sprent, J. I. (2009). Legume nodulation: A global perspective. <https://doi.org/10.1002/9781444316384>

Suding, K. N., Collins, S. L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E. E., Gross, K. L., Milchunas, D. G., & Pennings, S. (2005). Functional-and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(12), 4387–4392. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408648102>

Taudiere, A., & Violle, C. (2016). cati: An R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. *Ecography*, 39(7), 699–708. <https://doi.org/10.1111/ecog.01433>

Temperton, V. M., Mwangi, P. N., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., & Buchmann, N. (2007). Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighbouring species in a biodiversity experiment. *Oecologia*, 151, 190–205. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0576-z>

Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton university press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvx5wb72>

Tilman, D. (1987). On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology*, 1(4), 304–315.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300–1302.

Tsvuura, Z., & Kirkman, K. P. (2013). Yield and species composition of a mesic grassland savanna in South Africa are influenced by long-term nutrient addition. *Austral Ecology*, 38(8), 959–970. <https://doi.org/10.1111/aec.12040>

Turner, I. (1994). Sclerophylly: Primarily protective? *Functional Ecology*, 8(6), 669–675. <https://doi.org/10.2307/2390225>

Varma, V., Catherin, A. M., & Sankaran, M. (2018). Effects of increased N and P availability on biomass allocation and root carbohydrate reserves differ between N-fixing and non-N-fixing savanna tree seedlings. *Ecology and Evolution*, 8(16), 8467–8476. <https://doi.org/10.1002/ece3.4289>

Varma, V., & Sankaran, M. (2021). Nutrient deposition enhances post-fire survival in non-N-fixing savanna tree seedlings. *Journal of Vegetation Science*, 32(2), e13020. <https://doi.org/10.1111/jvs.13020>

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Wang, X., Guo, X., Yu, Y., Cui, H., Wang, R., & Guo, W. (2018). Increased nitrogen supply promoted the growth of non-N-fixing woody legume species but not the growth of N-fixing *Robinia pseudoacacia*. *Scientific Reports*, *8*(1), 17896. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35972-6>

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H., Diemer, M., & others. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Anexos

Tabela A.1.1. Lista de espécies, famílias e abundância nos tratamentos no inventário florístico realizado nas parcelas de fertilização em uma área de Cerrado sentido restrito, na Reserva Ecológica do IBGE, Brasília, Brasil.

Espécie	Família	Tratamento				
		C	N	P	NP	Ca
<i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth.	Fabaceae	-	-	-	-	2
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	Annonaceae	2	-	2	-	-
<i>Annona monticola</i> Mart.	Annonaceae	3	-	-	1	1
<i>Annona</i> sp	Annonaceae	1	-	-	-	-
<i>Aspidosperma macrocarpum</i> Mart.	Apocynaceae	2	1	-	3	3
<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart. & Zucc.	Apocynaceae	5	7	2	15	15
<i>Baccharis retusa</i> DC.	Asteraceae	4	-	-	-	3
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	Myrtaceae	76	43	41	52	52
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth.	Fabaceae	-	-	1	1	-
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	Malpighiaceae	12	5	7	4	3
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	-	-	-	1	-
<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	Malpighiaceae	10	7	5	2	1
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC	Malpighiaceae	4	3	2	1	1
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	18	10	15	12	22
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	-	1	-	-	-
<i>Chomelia ribesioides</i> Benth. ex A.Gray	Rubiaceae	2	-	-	1	-
<i>Connarus suberosus</i> Planch.	Connaraceae	4	10	9	6	3
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Fabaceae	-	-	-	1	-
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth.	Chrysobalanaceae	1	0	2	2	7
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	Fabaceae	21	30	43	39	23
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil.	Dilleniaceae	11	8	9	2	14
<i>Didymopanax macrocarpum</i> (Cham. & Schltld.) Seem.	Araliaceae	17	16	8	9	7
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Fabaceae	-	-	-	-	1
<i>Diospyros lasiocalyx</i> (Mart.) B.Walln.	Ebenaceae	2	11	3	-	-
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers.	Metteniusaceae	-	1	-	-	1
<i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr.	Fabaceae	3	2	2	-	5
<i>Eremanthus glomerulatus</i> Less.	Asteraceae	10	6	4	-	2
<i>Eriotheca pubescens</i> (Mart.) Schott & Endl.	Malvaceae	2	4	2	1	4
<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	Erythroxylaceae	1	-	-	-	3
<i>Erythroxylum suberosum</i> A.St.-Hil.	Erythroxylaceae	10	9	3	1	8
<i>Eugenia dysenterica</i> (Mart.) DC.	Myrtaceae	-	2	-	-	-
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Schmidt) Lundell	Nyctaginaceae	-	1	-	-	1
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell.	Nyctaginaceae	2	3	7	2	4
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos.	Bignoniaceae	1	3	7	3	11
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss.	Malpighiaceae	-	-	-	2	-
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	Fabaceae	-	1	4	1	-
<i>Kielmeyera</i> sp	Calophyllaceae	5	-	1	1	3
<i>Kielmeyera coriacea</i> Mart.	Calophyllaceae	31	7	24	3	28
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J.Bergius) Rusby	Lacistemataceae	-	1	3	0	1
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	Lythraceae	8	10	10	10	18
<i>Leptolobium dasycarpum</i> Vogel	Fabaceae	25	15	31	6	31

Morphospecies 1		-	1	-	-	-
<i>Machaerium</i> sp	Fabaceae	9	-	-	-	-
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	Euphorbiaceae	-	-	-	2	-
<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	Melastomataceae	80	77	54	54	13
<i>Miconia fallax</i> DC.	Melastomataceae	-	8	1	-	-
<i>Miconia ferruginata</i> DC.	Melastomataceae	8	5	3	4	3
<i>Miconia leucocarpa</i> DC.	Melastomataceae	6	5	10	10	3
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	Melastomataceae	-	7	-	6	1
<i>Mimosa clausenii</i> Benth.	Fabaceae	1	-	-	-	-
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Primulaceae	28	16	15	1	51
<i>Neea theifera</i> Oerst.	Nyctaginaceae	7	6	2	6	6
<i>Ouratea hexasperma</i> (A.St.-Hil.) Baill.	Ochnaceae	29	23	15	10	17
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	Rubiaceae	9	1	3	1	3
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	Asteraceae	-	-	-	1	-
<i>Plenckia populnea</i> Reissek	Celastraceae	-	-	-	-	1
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Sapotaceae	-	2	-	-	-
<i>Protium ovatum</i> Engl.	Burseraceae	-	-	2	4	-
<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	Fabaceae	-	-	-	1	-
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	5	7	3	3	5
<i>Qualea multiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	3	4	3	-	-
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Vochysiaceae	62	36	18	10	34
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	36	43	94	58	67
<i>Rourea induta</i> Planch.	Connaraceae	29	48	67	55	57
<i>Salacia crassifolia</i> (Mart. ex Schult.) G.Don	Celastraceae	2	1	2	1	1
<i>Simarouba versicolor</i> A.St.-Hil.	Simaroubaceae	1	-	-	24	-
<i>Spiranthera odoratissima</i> A.St.-Hil.	Rutaceae	-	1	-	-	-
<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Fabaceae	3	4	1	-	8
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styracaceae	15	16	23	25	8
<i>Symplocos</i> sp	Symplocaceae	1	1	1	-	-
<i>Symplocos revoluta</i> Casar.	Symplocaceae	4	-	-	4	-
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima	Fabaceae	15	3	2	-	1
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	Fabaceae	-	-	-	-	1
<i>Vellozia squamata</i> Pohl	Velloziaceae	9	1	3	1	1
<i>Vochysia elliptica</i> Mart.	Vochysiaceae	3	4	5	5	6
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl	Vochysiaceae	4	1	7	-	-
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart	Annonaceae	-	-	2	-	-

Capítulo 2: Variação intraespecífica de atributos e a mudança no espectro de economia foliar de espécies lenhosas de uma savana tropical sob adição de nutrientes no solo

Resumo

Mudanças ambientais como as alterações nos ciclos biogeoquímicos podem ser motores de alterações nas estratégias de sobrevivência de espécies lenhosas. De acordo com a teoria do espectro de economia foliar, a limitação nutricional no solo confere atributos de estratégia conservativa no uso de nutrientes como baixa área foliar específica, alto conteúdo de massa seca da folha, alta espessura foliar e baixa concentração de nitrogênio e fósforo foliar. O Cerrado, uma savana tropical brasileira, é um bioma cujo solo apresenta baixa disponibilidade de nutrientes – sobretudo de P, baixo pH e baixa capacidade de troca catiônica, conferindo estratégia conservativa às espécies vegetais que ocorrem no bioma. A retirada da limitação nutricional com a adição de N e P pode gerar mudanças na variação intraespecífica de atributos nutricionais e morfológicos. Além disso, aumento de pH resultante de calagem pode comprometer o estabelecimento de espécies adaptadas às condições edáficas do Cerrado e também alterar seus atributos. Com o objetivo de compreender se I) a adição de nutrientes no solo promove maior variação intraespecífica em atributos nutricionais do que morfológicos, e II) a retirada da limitação nutricional nos solos de Cerrado altera a estratégia de espécies lenhosas, foi conduzido um estudo em um experimento de fertilização de longa duração no bioma Cerrado. Foram ajustados modelos hierárquicos bayesianos para análise de variação intraespecífica de doze atributos funcionais em dez espécies lenhosas dominantes na área, totalizando aproximadamente 500 indivíduos. Os resultados indicam que atributos nutricionais variam mais do que atributos morfológicos. Houve tendência de mudança de estratégia conservativa para aquisitiva nas espécies *Qualea parviflora*, *Rourea induta* e *Roupala montana* no tratamento com fertilização de N e P combinados, enquanto *Dalbergia miscolobium* e *Rourea induta* apresentaram tendência de alterações de cunho conservativo no tratamento P. Na calagem, houve aumento de espessura foliar em *Blepharocalix salicifolius*, *Kielmeyera coriacea* e *Qualea parviflora* e menor conteúdo de massa seca da folha em *Blepharocalix salicifolius* e *Dalbergia miscolobium*. A variação intraespecífica é multifatorial e restringida em espécies com menor plasticidade e submetidas a pressões seletivas que vão além da limitação nutricional no solo, o que explica o porquê de não ter sido constatada alteração na estratégia da maioria das espécies avaliadas. Este trabalho reforça a importância da manutenção da biodiversidade no bioma Cerrado, como evidenciado na divergência e diversidade de respostas nos atributos

funcionais das espécies, fator importante para a sobrevivência e adaptação destas frente a mudanças ambientais globais como a alteração de ciclos biogeoquímicos.

Palavras-chave: Savana; Escleromorfismo Oligotrófico; Plasticidade Fenotípica; Fertilização; Ecologia Funcional.

Introdução

Plantas apresentam diferentes estratégias de sobrevivência frente às heterogêneas condições abióticas encontradas no planeta, principalmente ao clima e a características edáficas, responsáveis pela distribuição das formas de vegetação. Essas estratégias estão associadas ao espectro de economia foliar (LES), que classifica as plantas em sua estratégia de crescimento e assimilação de nutrientes – plantas conservativas são características de ambientes com pouca disponibilidade de recurso, enquanto plantas aquisitivas não possuem tal limitação em recursos disponíveis (Wright et al., 2004; Díaz et al., 2004; Reich, 2014). Esta classificação utiliza atributos funcionais – características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que impactam direta ou indiretamente o *fitness* de um indivíduo em termos de crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle et al., 2007) –, que indicam *trade-offs* em relação ao crescimento e a disponibilidade de recursos como nutrientes no solo ou *stress* hídrico. No entanto, ao analisar a variação intraespecífica de atributos, respostas ao LES podem ser idiossincráticas e afetadas por interações bióticas, como competição (Reich, 2014; Fajardo et al., 2018).

A variação intraespecífica de atributos (ITV) é a variabilidade quantitativa em atributos de indivíduos de uma mesma espécie devido à diferenciação genética e plasticidade fenotípica causada por heterogeneidade ambiental, espacial e ontogenia (Albert et al., 2010; Violle et al., 2012). Apesar de ser menor quando comparada à variação interespecífica, resultante do *turnover* de espécies, deve ser estimada para a melhor compreensão dos mecanismos de adaptação e aclimatação envolvidos nos processos de mudanças ambientais e da seleção de atributos dominantes nas comunidades (Albert et al., 2010; Leps et al., 2011; Siefert et al., 2015, 2016). A plasticidade encontrada na ITV é definida como uma norma de reação, por se tratar de variações fenotípicas em indivíduos ou descendentes frente a variações ambientais, a depender da resposta plástica do indivíduo, que se dá por meio de múltiplos *loci* (Sultan, 2000). A plasticidade tem papel nas interações ecológicas de plantas ao potencialmente modificar as interações de competição e de teias tróficas, afetando também consumidores herbívoros (Callaway et al., 2003), ressaltando o importante papel que ITV desempenha em escala de indivíduo a funcionamento de ecossistemas.

Uma das mudanças ambientais globais que poder gerar ITV em plantas é a alteração de ciclos biogeoquímicos por ações antrópicas. Estas alterações afetam

principalmente o ciclo do nitrogênio (N), com o maior *input* de N reativo na natureza e também do fósforo (P) (Richardson et al., 2023), gerando impactos em ecossistemas terrestres e aquáticos (Yuan et al., 2018). A indústria da fertilização é uma das maiores responsáveis pelas alterações destes ciclos (Battye et al., 2017), causando impactos indiretos, através da maior deposição de nutrientes nos ecossistemas e diretos, quando áreas de agricultura são abandonadas e passam por restauração ou por processo de sucessão. O Brasil está entre os países que mais utilizam fertilizantes, principalmente o fósforo (Lu & Tian, 2017). Alterações na disponibilidade de nutrientes no solo podem influenciar a ITV de comunidades com espécies adaptadas à ambientes distróficos (Ordoñez et al., 2009; Wright et al., 2012; Goldstein et al., 2013; Wang et al., 2021; Homeier et al., 2021), a depender do quão responsivas são estas espécies à retirada de limitação nutricional. Algumas espécies generalistas comuns a áreas de savana e floresta – ambiente com maior disponibilidade de nutrientes, apresentam ITV e mudança de estratégia, sendo conservativas em áreas de savana e aquisitivas em áreas de floresta (Maracahipes et al., 2018).

Solos de savanas tropicais são bem drenados, apresentando baixo pH, limitação de nutrientes como P e baixa capacidade de troca catiônica (Sarmiento et al., 1985). O Cerrado brasileiro é uma destas savanas, possuindo alta biodiversidade e altas taxas de mudança no uso da terra, principalmente para o setor da agricultura (Lapola et al., 2013; Lahsen et al., 2016). Espécies arbóreas deste bioma apresentam estratégia conservativa como folhas escleromórficas (Franco, 2002) com baixa área foliar específica, alto conteúdo de massa seca da folha, alta espessura foliar e baixa concentração de N e P foliar. Além disso, adaptações em atributos hidráulicos às secas anuais permitem a ocorrência de espécies de fenologia sempre-verde, decíduas e breve decíduas (Franco et al., 2005; Hoffman et al., 2005).

A retirada da limitação nutricional causada pelo maior *input* de nutrientes nos ecossistemas ou pelo abandono de áreas fertilizadas pode ser um fator promotor de mudança no LES através da ITV de espécies nativas do Cerrado, devendo-se considerar ainda que na composição de fertilizantes utilizados há a adição de outros nutrientes como enxofre e cálcio. Ademais, a calagem, prática amplamente utilizada em áreas agriculturáveis do bioma, aumenta o pH do solo pela maior disponibilidade de cálcio e magnésio e diminuição de alumínio (Haridasan et al., 1997). Em um experimento de

fertilização de longa duração no bioma Cerrado, foi verificada a alteração da composição e diversidade florísticas (Jacobson et al., 2011; Bustamante et al., 2012), decomposição da serrapilheira e ciclagem de nutrientes (Kozovits et al., 2007; Jacobson et al., 2011) e arquitetura hidráulica de espécies lenhosas (Costa et al., 2021). Compreender como as espécies lenhosas terão sua ITV alteradas em atributos nutricionais e morfológicos de crescimento pode fornecer importantes informações acerca da capacidade de adaptação destas plantas. Assim, levantamos as hipóteses de que H1) haverá maior ITV em atributos nutricionais do que em atributos morfológicos, e H2) em solo com maior disponibilidade de nutrientes como N e P, espécies apresentarão sinais de mudança de estratégia através de seus atributos, que passarão a ser mais aquisitivos do que conservativos, com maior área foliar específica, maior concentração de N e P foliar, menor espessura foliar e conteúdo de massa seca da folha e maior altura.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no bioma Cerrado, savana tropical brasileira, na Reserva Ecológica do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR – IBGE), inserida na Área de Proteção Ambiental Gama Cabeça de Veado, localizada a 35 km ao sul do centro de Brasília (15° 55' S, 47° 51' W). O clima da região é classificado como Aw, de acordo com a classificação de Köppen (Alvares et al., 2013), possuindo estação seca e chuvosa bem definidas. A pluviosidade média anual é de 1200 mm por ano, com temperatura média entre 20°C e 26°C e altitude média e de 1.100 m.

A área do experimento está situada na fitofisionomia de Cerrado Típico, uma subdivisão fitofisionômica de cerrado sentido restrito. A cobertura arbórea varia entre 20% e 50%, e há a predominância de estrato arbóreo-arbustivo descontínuo (Ribeiro & Walter, 2008). O tipo de solo encontrado é Latossolo-Vermelho, que possui um estágio avançado de intemperização, baixa capacidade de troca catiônica e alta acidez (Embrapa, 1999).

Experimento de Fertilização

Uma área de 0.45 ha foi dividida em blocos aleatorizados compondo quatro réplicas de quatro tratamentos (nitrogênio (N), fósforo (P), calagem (Ca) e nitrogênio e fósforo (NP)) e grupo controle (C), totalizando vinte parcelas de 15x15m, separadas a uma distância de no mínimo 10m, com *buffer* de 1 m (Figura 1).

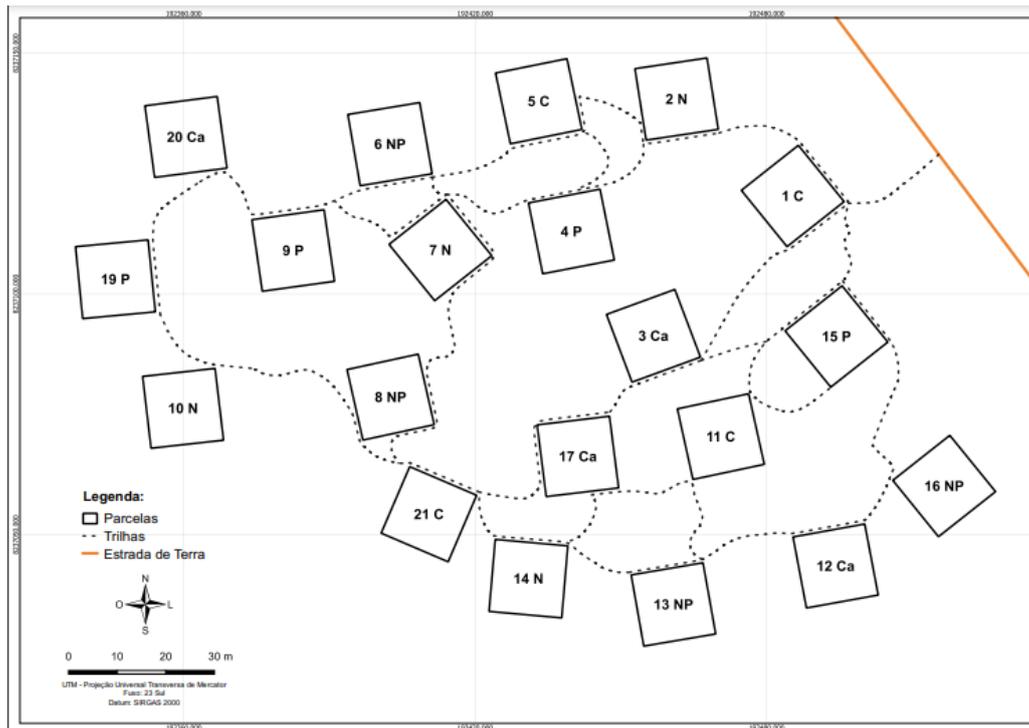


Figura 1. Desenho experimental do experimento de fertilização. Controle (C), Calagem (Ca), Nitrogênio (N), Nitrogênio + Fósforo (NP) e Fósforo (P).

A adição de nutrientes foi iniciada em 1998, com aplicação na camada superficial de serrapilheira bianualmente até 2006, sendo retomada em 2017 e 2018 com uma aplicação cada, exceto no tratamento calagem, que recebeu aplicação apenas no início da estação chuvosa em 2017. A área do experimento teve eventos de queima em 1994, 2005 e 2011. Antes da aplicação da primeira fertilização na área, um levantamento foi realizado e a densidade de plantas com altura acima de um metro e circunferência do tronco à 20 cm do solo acima de quatro centímetros era de 1527 plantas por hectare (Kozovits et al., 2007)

Para a adição de nutrientes, o procedimento adotado foi: Nitrogênio (N) – adição de sulfato de amônio ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$); Fósforo (P) – adição de superfosfato simples 20% ($\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 + \text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$); Calagem (Ca) – adição de 60% de calcário dolomítico ($\text{CaO} + \text{MgO}$) e 40% de gesso agrícola ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). Nitrogênio e fósforo (NP) – adição de sulfato de amônio e superfosfato simples 20%. A quantidade adicionada foi de 100 kg/ha ao ano em cada tratamento, exceto em Ca, com adição de 4000 kg/ha ao ano.

Escolha das espécies

Utilizando os dados de levantamento florístico realizado em 2017 (dados não publicados) foram escolhidas 10 espécies mais abundantes da área, com no mínimo 10

indivíduos por tratamento e controle. As espécies selecionadas foram, em ordem de abundância: *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae), *Blepharocalix salicifolius* (Kunth) O. Berg (Myrtaceae), *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae), *Miconia albicans* (Sw.) Steud (Melastomataceae), *Rourea induta* Planch. (Connaraceae), *Styrax ferrugineus* Nees & Mart. (Styracaceae), *Dalbergia miscolobium* Benth. (Fabaceae), *Ouratea hexasperma* (A. St. Hil) Baill. (Ochnaceae), *Kielmeyera coriacea* Mart. (Calophyllaceae) e *Caryocar brasiliense* Cambess. (Caryocaraceae).

Dez indivíduos por espécie por tratamento (~500 indivíduos) foram selecionados de acordo com os seguintes critérios: I) serem saudáveis e com folhas totalmente expandidas suficientes para a mensuração de atributos foliares, para que a variação intraespecífica de atributos foliares não fosse influenciada por fatores como herbivoria ou doença II) tamanhos de circunferência a 30 cm do solo (CAS_{30cm}) similares, com no mínimo 5 cm, para que a variação intraespecífica de atributos não fosse influenciada por fatores ontológicos.

Coleta de atributos

Os atributos foram coletados na transição entre estação chuvosa e seca, em maio de 2022, e foram escolhidos por terem relação direta ou indireta com a dinâmica nutricional (Tabela 1). Os atributos analisados foram divididos em: I) nutricionais: concentração foliar de nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), enxofre (S) e alumínio (Al); e II) morfológicos: altura (H), área foliar específica (SLA), área foliar (LA), espessura foliar (LT) e conteúdo de massa seca da folha (LMDC).

Tabela 1. Atributos funcionais coletados e sua significância funcional.

Atributo	Sigla	Unidade	Significância funcional
Altura	H	m	Vigor competitivo e resistência à distúrbios como o fogo.
Área foliar	LA	cm ²	Papel na energética foliar e balanço hídrico.
Área foliar específica	SLA	cm ² g ⁻¹	Relacionado à taxa relativa de crescimento e investimento em tecido fotossintético.
Espessura da folha	LT	mm	Força mecânica da folha e balanço fotossintético.
Conteúdo de massa seca da folha	LDMC	g g ⁻¹	Relacionado à densidade dos tecidos foliares e investimento em tecido fotossintético.
Conteúdo de nitrogênio foliar	N	g/kg	Componente estrutural de proteínas, ácidos nucleicos, clorofila, coenzimas, fitormônios e metabólitos secundários.
Conteúdo de fósforo foliar	P	g/kg	Papel insubstituível na bioenergética, componente estrutural de diversas moléculas e regulação metabólica.
Conteúdo de potássio foliar	K	g/kg	Osmoregulação, ativação enzimática, processo de transporte de membrana e síntese de proteínas.
Conteúdo de cálcio foliar	Ca	g/kg	Função estrutural, manutenção da integridade da parede celular, sinalização celular e osmoregulação.
Conteúdo de magnésio foliar	Mg	g/kg	Componente da molécula de clorofila, interação com ligantes nucleofílicos, estabilização de ribossomos e regulação enzimática e osmótica
Conteúdo de enxofre foliar	S	g/kg	Componente de aminoácidos como cisteína e metionina, ligante de enzimas e metaloproteínas.
Conteúdo de alumínio	Al	g/kg	Diminui o crescimento e causa danos morfológicos e fisiológicos em raízes de espécies não-acumuladoras. Efeito positivo no crescimento de espécies acumuladoras.

Referências: Clarkson & Hanson (1980); Cornelissen e colaboradores (2003); Marschner, H. (2011); Barker & Pilbeam (2015) Pérez-Harguindeguy e colaboradores (2016).

Para cada indivíduo, foram coletadas de seis a dez folhas totalmente expandidas distribuídas por toda a copa, posteriormente etiquetadas e armazenadas em sacos plásticos úmidos para a manutenção da qualidade do material. A altura do indivíduo foi mensurada com o auxílio de medidor de distância a laser DLE 70 (Bosch).

Em laboratório, foi medida a massa fresca de seis unidades foliares (folhas, folíolos ou foliólulos) de cada indivíduo, sem pecíolo, em até seis horas após a coleta. As unidades foliares foram escaneadas e tiveram três espessuras mensuradas com o auxílio de um micrômetro digital. Posteriormente as amostras foram alocadas em estufa a 60° por 72h para obtenção da massa seca. A obtenção de todos os valores de atributos morfológicos foi feita de acordo com o protocolo de Pérez-Harguindeguy e colaboradores (2016).

Para a análise de nutrientes, o material foliar foi triturado e analisado no Laboratório de Análise de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizante da Universidade Federal de Viçosa (UFV). O protocolo utilizado para estimar a concentração de N foi de digestão sulfúrica e quantificação via método de Kjeldahl. Para a determinação das concentrações de P, K, Ca, Mg, S e Al, utilizou-se o protocolo de digestão nítricoperclórica e quantificação com espectrômetro de emissão ótica com plasma indutivamente acoplado (ICP- OES; Perkin Elmer Modelo Optima 8300 DV).

Análise de dados

Para a análise da variação intraespecífica de atributos dentro das espécies foram ajustados Modelos Hierárquicos Bayesianos, por serem mais sensíveis a alterações na ITV (Mitchell & Bakker, 2014). Além disso, modelos hierárquicos controlam o *overfitting* do modelo através da estrutura hierárquica de agrupamento parcial (McElreath, 2018). Para cada espécie foram ajustados 12 modelos, sendo um para cada atributo funcional, seguindo a estrutura

$$atributo \sim tratamento * espécie + (1|parcela)$$

onde *atributo* é a variável resposta, *tratamento* e *espécie* são variáveis de interação com efeito fixo e *parcela* é variável de efeito aleatório.

Para a amostragem da posterior foram utilizadas 10.000 iterações com 2.000 *warmups* e quatro *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC). A checagem da posterior e da

convergência das cadeias MCMC foi feita visualmente através de *traceplots* e histogramas. Todos os sumários foram validados e valores de Rhat não passaram de 1.00, como recomendado em literatura (Bürkner, 2017; McElreath, 2018). Para a checagem do ajuste de modelo foi utilizado o método *Leave-one-out cross-validation* (LOO) de acordo com o procedimento adotado por Vehtari e colaboradores (2017).

As priors utilizadas foram do tipo fracamente informativas, que resultam na estabilização da posterior e restrição de parâmetros, prevenindo erros do tipo I e do tipo M, especialmente em dados com poucas observações, além de gerar um modelo com o máximo de entropia (Lemoine, 2019; McElreath, 2018), sendo elas

$$N(\mu, \sigma)$$

em que N é uma distribuição normal com média μ e desvio padrão σ , tendo-se:

$$N(0, 10)$$

para todas as priors utilizadas nos modelos.

Foi realizada uma análise de sensibilidade de priors e máxima verossimilhança com o método *power-scaling* proposto por Kallioinen e colaboradores (2023). Não houve nenhum conflito de priors e as informações advindas da máxima verossimilhança foram predominantes na determinação da posterior.

Após o ajuste dos modelos, foram realizadas análises *post hoc* de tamanho de efeito, com comparações par a par dos efeitos marginais dos tratamentos em relação ao controle, sendo considerado valores significativos aqueles em que o intervalo de confiança não cruzasse o valor zero da estimativa. Todas as análises e gráficos foram desenvolvidos no *software* R com a interface Stan (Carpenter et al., 2017; Stan Development Team, 2020), e os pacotes *brms* (Bürkner, 2017), *priorsense* (Kallioinen et al., 2023), *emmeans* e *ggplot2*.

Resultados

Atributos nutricionais

A concentração de nutrientes foliares variou de acordo com o tratamento, mas também em relação às espécies analisadas (Figura 2). Para o nitrogênio, não houve nenhum aumento significativo nas parcelas com adição de N ou NP, exceto para *C*.

brasiliense, que apresentou maior concentração de N foliar no tratamento NP. Já na calagem, foi encontrada maior concentração de N no controle quando comparado ao tratamento para as espécies *K. coriacea*, *O. hexasperma*, *Q. parviflora*, *R. induta* e *R. montana*. Foi encontrada maior concentração de fósforo foliar nos tratamentos P e NP nas espécies *B. salicifolius*, *K. coriacea*, *M. albicans*, *O. hexasperma*, *Q. parviflora*, e *S. ferrugineus*. Em *C. brasiliense*, esta maior concentração foi reportada apenas para o tratamento NP. *R. montana* apresentou maior concentração de P no controle em relação ao tratamento N e na calagem. O aumento de P no controle em relação à calagem também foi observado para as espécies *K. coriacea* e *Q. parviflora*, enquanto o contrário foi visto para *M. albicans*, que apresentou maior concentração de P na calagem ao invés do controle.

Houve aumento na concentração de potássio foliar no tratamento NP em relação ao controle para as espécies *Q. parviflora* e *R. induta*, sendo que *R. induta* também apresentou esse comportamento no tratamento N. Maior concentração de K no controle em relação ao tratamento calagem foi encontrada nas espécies *B. salicifolius*, *O. hexasperma*, *Q. parviflora* e *R. montana*. Em relação ao cálcio, todas as espécies apresentaram maior concentração em relação ao controle nos tratamentos P, NP e calagem. Para o magnésio foliar, maior concentração foi encontrada no controle quando comparado ao tratamento P nas espécies *R. montana* e *S. ferrugineus*, ao tratamento NP na espécie *D. miscolobium*, P e NP simultaneamente nas espécies *C. brasiliense*, *K. coriacea*, *M. albicans* e *O. hexasperma*. Todas as espécies apresentaram maior concentração de Mg na calagem.

A concentração de enxofre foliar foi maior em todos os tratamentos e em todas as espécies com exceção de *D. miscolobium*, que apresentou aumento de S apenas no tratamento NP. Para o alumínio foliar, a resposta variou de acordo com a espécie, sendo que houve maior concentração nos tratamentos calagem e NP na espécie *M. albicans*, menor concentração para todos os tratamentos em *O. hexasperma*, menor em P e NP em *Q. parviflora*, menor em N, P e calagem em *R. montana* e menor no tratamento calagem em *B. salicifolius* e *S. ferrugineus*.

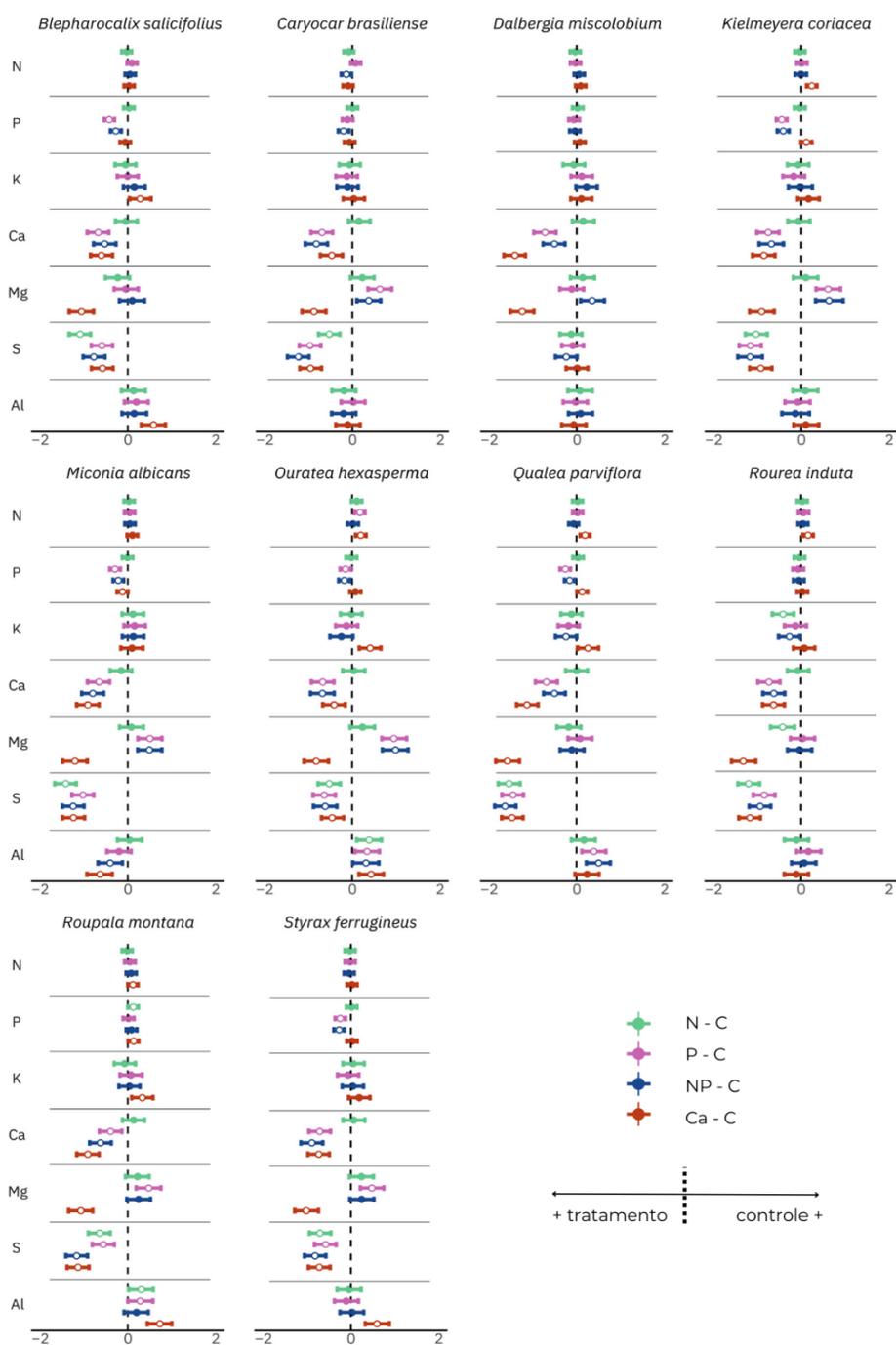


Figura 2. Estimativas de tamanho de efeito de atributos nutricionais obtidos pelos efeitos marginais dos modelos bayesianos hierárquicos. Pontos representam a média da estimativa e linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Círculo aberto representa diferença significativa entre o tratamento e controle. Verde = tratamento nitrogênio (N), Azul = tratamento nitrogênio e fósforo (NP), Rosa = tratamento fósforo (P), Vermelho = tratamento calagem (Ca). N = nitrogênio, P = fósforo, K = potássio, Ca = cálcio, Mg = magnésio, S = enxofre, Al = alumínio. Atributos foram coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito localizada na Reserva do IBGE, Brasília, Brasil.

Atributos morfológicos

Atributos morfológicos apresentaram menor ITV significativa do que os atributos nutricionais, sendo que as alterações também foram espécie-dependente (Figura 3).

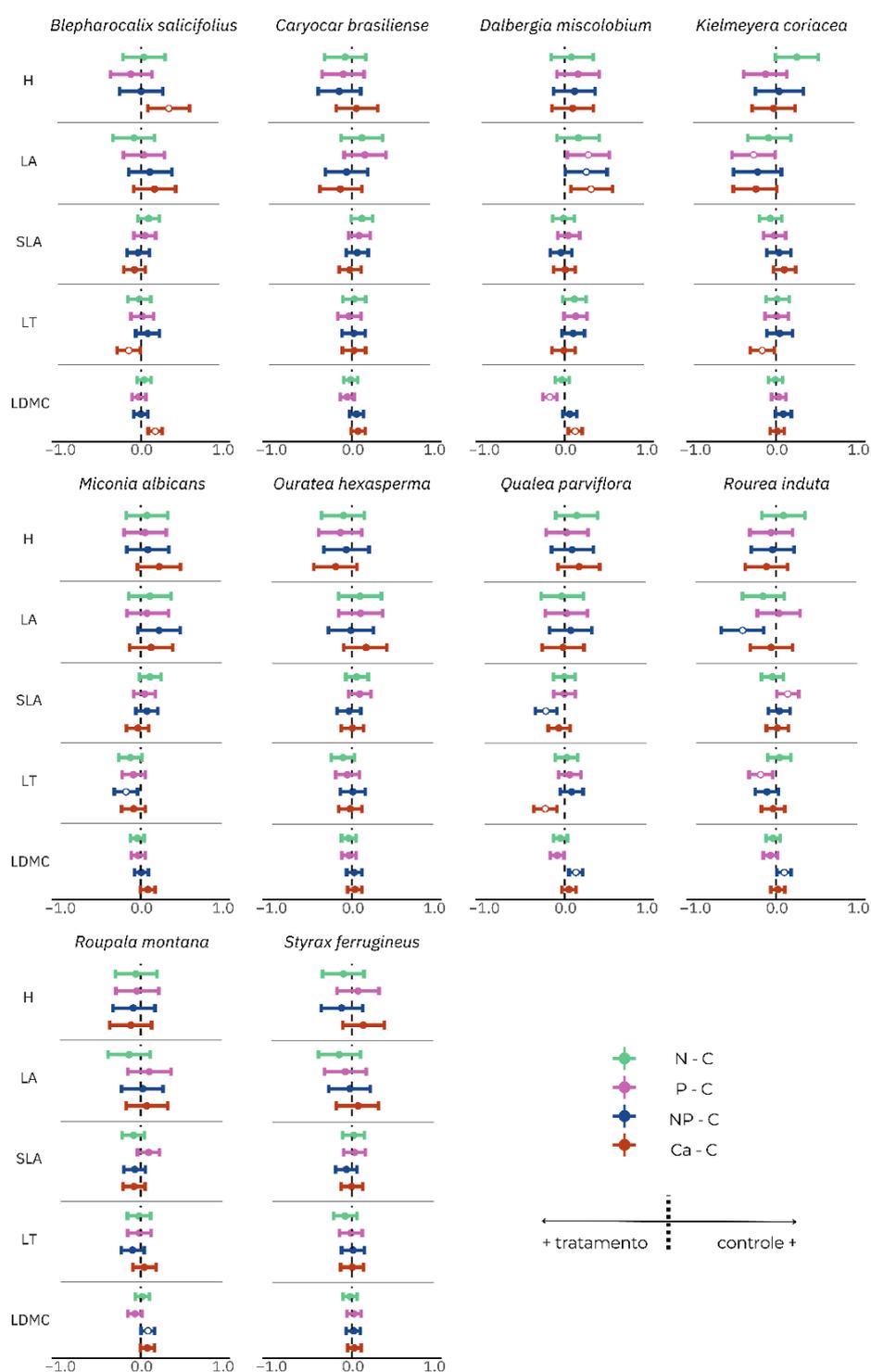


Figura 3. Estimativas de tamanho de efeito de atributos indiretos obtidos pelos efeitos marginais dos modelos bayesianos hierárquicos. Pontos representam a média da estimativa e linhas representam o intervalo de confiança de 95%. Círculo aberto representa diferença significativa entre o tratamento e controle. Verde = tratamento nitrogênio (N), Azul = tratamento nitrogênio e fósforo (NP), Rosa = tratamento fósforo (P), Vermelho = tratamento calagem (Ca). H

= altura, LA = área foliar, SLA = área foliar específica, LT = espessura da folha, LDMC = conteúdo de massa seca da folha. Atributos foram coletados no experimento de fertilização em área de Cerrado sentido restrito localizada na Reserva do IBGE, Brasília, Brasil.

A espécie *B. salicifolius* apresentou menor altura no tratamento calagem. A área foliar foi menor nos tratamentos P, NP e calagem em *D. miscolobium*, maior no tratamento P em *K. coriacea* e no tratamento NP em *R. induta*. Área foliar específica apresentou aumento significativo no tratamento NP em *Q. parviflora*, e diminuição em *R. induta* no tratamento P. A espessura foliar foi maior no tratamento NP em *M. albicans*, no tratamento P em *R. induta*, e no tratamento calagem em *B. salicifolius*, *K. coriacea* e *Q. parviflora*.

Por fim, o conteúdo de massa seca da folha apresentou maior estimativa no tratamento P em *D. miscolobium*, menor no tratamento NP em *Q. parviflora*, *R. induta* e *R. montana* e menor na calagem nas espécies *B. salicifolius* e *D. miscolobium*. É possível perceber a tendência oposta entre SLA e LDMC. *C. brasiliense*, *O. hexasperma* e *S. ferrugineus* não apresentaram nenhuma mudança significativa nos atributos morfológicos, apesar de terem mudanças nos atributos nutricionais. Todas as comparações foram feitas entre tratamento e controle.

Discussão

Os atributos funcionais nutricionais apresentaram maior ITV significativa quando comparados aos atributos morfológicos (Figura 2, 3), corroborando H1, que previa maior ITV em atributos nutricionais do que morfológicos. O mesmo resultado foi encontrado na meta-análise global conduzida por Siefert e colaboradores (2015). Nutrientes adicionados ao solo alteram a disponibilidade destes e conseqüentemente o processo de assimilação pelas plantas. Não necessariamente a maior disponibilidade de nutrientes irá culminar em alterações em atributos morfológicos relacionados ao crescimento (Chapin et al., 1986). No caso dos atributos aqui analisados, não houve um padrão de mudança seguido por todas as espécies, tanto para os atributos nutricionais como morfológicos. Essa resposta já foi observada em diversos estudos e indica diferentes requerimentos nutricionais pelas plantas e diferentes estratégias no uso de nutrientes (Kozovits et al., 2007; Haridasan, 2008; Costa et al., 2021) além de diferenças genotípicas e fenotípicas.

Atributos nutricionais

Não houve alteração na concentração de N foliar nas espécies nos tratamentos N e NP. O nitrogênio é assimilado pelas plantas em forma de amônio (NH_4^+) ou em forma de nitrato (NO_3^-), e este processo é controlado em primeira instância pelos canais transportadores localizados na raiz, a depender da disponibilidade de NH_4^+ e NO_3^- no solo (Clarkson & Hanson, 1980; Badrker & Pilbeam, 2015). Uma série de genes estão envolvidos no processo de controle de assimilação, e estes são expressos de modo distinto a depender do contexto ambiental e da espécie (Masclaux-Daubresse et al., 2010). O aumento na disponibilidade de nitrogênio no solo nas parcelas tratadas com N e NP não conferiu alteração na concentração de N foliar neste estudo, cinco anos após a última fertilização. Isso é esperado devido ao rápido consumo de N adicionado ao solo como observado no experimento de Jackson e colaboradores (1989), em que a depleção do N adicionado foi verificada dias após a fertilização, além da maior aquisição de N por microrganismos quando comparado às plantas em curto prazo (Hodge et al., 2000). Jacobson e colaboradores (2011) reportaram que a concentração de amônio diminuiu vinte dias após a adição de nutrientes. O aumento no conteúdo de N foliar na espécie *C. brasiliense* no tratamento NP levanta questionamentos sobre os mecanismos de uso e aquisição de N nesta espécie, que foi a única com maior conteúdo de N em suas folhas. O menor conteúdo de N foliar na calagem nas espécies *K. coriacea*, *O. hexasperma*, *Q. parviflora*, *R. induta* e *R. montana* pode ser resultado da influência da invasão de gramíneas africanas (Mello, 2019). Garcia e colaboradores (2022) encontraram maior conteúdo de N foliar na camada superficial do solo em áreas invadidas por uma gramínea africana, mas este aumento beneficia as invasoras devido ao fato de que sua aquisição de N é mais eficiente. Bilbão e Medina (1990) também ressaltam que gramíneas invasoras são capazes de utilizar N mais eficientemente do que espécies nativas. A maior eficiência no uso de N por espécies invasoras em detrimento das nativas pode explicar o menor conteúdo de N encontrado no estrato lenhoso da calagem.

Os solos do Cerrado são limitados principalmente por fósforo (Haridasan, 2001; Nardoto et al., 2006), que apresenta baixa solubilidade no solo, sendo assimilado de modo menos eficiente do que outros nutrientes. No processo de assimilação, há a exsudação de prótons pelas raízes das plantas, alterando o pH da rizosfera e consequentemente liberando P ligado a Ca e Mg (Hopkins, 2015). Plantas pertencentes à família Proteaceae possuem raízes proteóides, que também exsudam substâncias capazes de potencializar a

assimilação de P (Schachtman et al., 1998). No caso dessas raízes, carboxilatos e ácidos orgânicos são liberados mais rapidamente do que em raízes não-proteóides, gerando a quelatação de íons metálicos e a mobilização de P (Marschner, 1995; Shane & Lambers, 2005). No entanto, espécies com raízes proteóides apresentam toxicidade à P e têm menor capacidade de controle na sua assimilação, o que faz com que haja a supressão das raízes proteóides em ambientes com maior disponibilidade de P (Shane & Lambers, 2005). Espécies com esta adaptação apresentam baixa concentração de P foliar, como visto em *R. montana* nos tratamentos com adição de fósforo. No entanto, há falta de estudos que comprovem que esta espécie possua raízes proteóides no Cerrado. Já as espécies *B. salicifolius*, *C. brasiliense*, *K. coriacea*, *M. albicans*, *O. hexasperma*, *Q. parviflora*, e *S. ferrugineus* apresentaram maior concentração de P foliar nos tratamentos com adição de fósforo. O acúmulo deste nutriente nas folhas não é resultante de maior limitação por N, já que em tratamento NP o padrão de maior fósforo foliar se manteve para a maioria das espécies. Outro aspecto importante a se considerar na nutrição de P é a maior eficiência em sua retranslocação nas parcelas P e NP (Kozovitz et al., 2007), evidenciando que este nutriente está sendo reaproveitado para grande parte das espécies nestes tratamentos. O mesmo padrão de alta concentração de P foliar não foi encontrado no tratamento calagem, sendo que a resposta diferiu entre as espécies.

O potássio é um nutriente abundante em tecidos foliares e seus requerimentos para processos bioquímicos e fisiológicos das plantas é tão alto quanto o de N para algumas espécies. Foi reportado em alguns estudos que em áreas de calagem a concentração de K nas folhas é aumentada em relação ao controle (Torres & Pereira, 2008), no entanto, observamos a tendência contrária para as espécies *B. salicifolius*, *O. hexasperma*, *Q. parviflora* e *R. montana*, que apresentaram menor concentração de K foliar na calagem. O aumento de pH ocasionado pela calagem gera aumento na capacidade de troca catiônica do solo, aumentando a seletividade por íons Ca em detrimento de K, um íon monovalente (Magdoff & Barlett, 1980). Cálcio foi encontrado em maior concentração foliar em todas as espécies e tratamentos, com exceção do tratamento N. Isso se dá principalmente porque os fertilizantes utilizados apresentam Ca em sua composição, exceto para o sulfato de amônio, aplicado no tratamento N. Ca é um nutriente importante pois atua na estabilização da parede celular e participa de processos de regulação osmótica, porém sua presença em excesso nas folhas pode ser citotóxica, o que faz com que este íon, encontrado em forma de Ca^{2+} , seja armazenado em apoplastos ou no lúmen de organelas

como vacúolo e retículo endoplasmático (White & Broadley, 2003). Aumento de magnésio também foi encontrado para todas as espécies no tratamento calagem, o que era de se esperar devido a presença de Mg no calcário dolomítico adicionado neste tratamento, sendo mais um íon competindo por sítios de ligação. O magnésio é componente estrutural insubstituível na molécula de clorofila e sua depleção pode gerar problemas relacionados à fotossíntese. Nas parcelas P e NP foi observada diminuição de Mg foliar para as espécies *C. brasiliense*, *D. miscolobium*, *K. coriacea*, *M. albicans*, *O. hexasperma*, *R. montana* e *S. ferrugineus*, possivelmente porque P estabelece relação antagonista com Mg, tornando-o insolúvel no solo (Hopkins et al., 2015). Houve aumento na concentração de enxofre foliar para todos os tratamentos e espécies, exceto para *D. miscolobium*, e isso se dá pelo fato de S também estar presente na formulação de todos os fertilizantes utilizados. A assimilação de S ocorre pelas raízes das plantas em forma de sulfato em um processo energeticamente dispendioso (Grant & Hawkesford, 2015). O excesso de S pode ser armazenado nos vacúolos até certo limiar, que, se ultrapassado, culminará no acúmulo de enxofre no citoplasma. Apesar deste acúmulo, as raízes não possuem mecanismos de regulação de assimilação eficientes para evitar a absorção de S, fazendo com que o controle na concentração de S foliar seja realizado majoritariamente pela liberação de sulfeto de hidrogênio (H₂S) (Rennenberg, 1984), gás que é tóxico em altas concentrações e que contribui para a degradação de oxidantes na atmosfera e que confere resistência a pragas em monoculturas (Schnug & Haneklaus, 1994; Wickenhäuser et al., 2005). O aumento no conteúdo de Ca, S e Mg nas folhas de praticamente todas as espécies onde estes nutrientes foram disponibilizados indicam sua limitação nos solos de Cerrado.

Duas das espécies analisadas nesse estudo, *M. albicans* e *Q. parviflora*, são acumuladoras de alumínio, espécies com maior tolerância à Al e que até mesmo se beneficiam com o aumento deste no solo (Haridasan, 1988). O alumínio é conhecido pelo seu potencial rizotóxico para as espécies lenhosas não-acumuladoras. Espécies acumuladoras armazenam Al em suas paredes celulares e vacúolos, e respostas positivas ao seu acúmulo foliar estão relacionadas à maior proteção contra herbivoria e maior taxa de crescimento (Pax et al., 2015). No entanto, *M. albicans* e *Q. parviflora* apresentaram respostas diferentes em relação à concentração de alumínio foliar, indicando que apesar de pertencerem a um mesmo grupo, possuem diferentes mecanismos relacionados à acumulação de Al foliar. Já a espécie *O. hexasperma*, espécie não-acumuladora,

apresentou menor conteúdo de alumínio foliar em todos os tratamentos em relação ao controle, resposta similar à de *R. montana*, que com exceção do tratamento NP apresentou o mesmo padrão. Em Medeiros & Haridasan (1985), *O. hexasperma* apresentou a menor concentração de Al dentre as espécies analisadas. Essa tendência foi, portanto, intensificada com a adição de nutrientes limitantes.

Atributos morfológicos

A hipótese H2 que previa mudança de estratégia conservativa para aquisitiva não foi corroborada, já que a maioria das espécies não apresentou mudanças no LES. Apenas três das dez espécies analisadas apresentaram tendências de mudança de estratégia conservativa para aquisitiva, todas no tratamento NP. A acumuladora de alumínio *Q. parviflora* apresentou menor LDMC e maior SLA, *R. induta* apresentou menor LDMC e maior LA e *R. montana* apresentou menor LDMC. No entanto, é importante ressaltar que a mudança de estratégia do LES se dá por múltiplos atributos (Reich, 2014; Pooley et al., 2022). O que pode ser inferido a partir dos resultados é que maior SLA indica menor investimento em tecidos de suporte e proteção foliares (Franco et al., 2005) enquanto menor LDMC indica menor densidade foliar (Reich, 2014). *Q. parviflora* e *R. montana* estão entre as espécies oligárquicas do Cerrado, amplamente distribuídas no bioma (Ratter et al., 2003). Além disso, *R. induta* e *R. montana* são as duas espécies mais abundantes no tratamento NP. Considerando que a última aplicação de nutrientes foi em 2018 e que os atributos continuam alterados mesmo após cinco anos sem novos *inputs* de nutriente, as mudanças encontradas sugerem que a comunidade continua sob pressão das mudanças edáficas, e que espécies cruciais estão sendo afetadas. *C. brasiliense*, *O. hexasperma* e *S. ferrugineus* não tiveram nenhum de seus atributos morfológicos alterados, denotando que a maior disponibilidade de nutrientes para estas espécies não culminou na alocação destes recursos para os atributos de crescimento aqui analisados. A espécie *D. miscolobium* foi a que menos apresentou mudanças quanto aos atributos nutricionais, porém apresentou menor área foliar em todos os tratamentos em relação ao controle, sendo significativo para os tratamentos P, NP e calagem. Além disso, para esta espécie foi observado maior valor de LDMC no tratamento P. Alterações hidráulicas, problemas relacionados ao crescimento ou alocação de recursos para outros órgãos podem explicar a diminuição de área foliar, e o maior LDMC no tratamento P evidencia que, ao menos para este tratamento, a estratégia está ainda mais conservativa. *R. induta* também apresentou tendência de atributos mais conservativos em P, já que neste

tratamento apresentou menor SLA e maior LT. Menor SLA denota maior retenção de recursos e alocação destes para outros órgãos (Araújo et al., 2021). Apesar da mudança para atributos que indicam estratégia mais conservativa, ambas as espécies apresentaram abundância aproximadamente duas vezes maior no tratamento P em comparação ao controle (Capítulo 1), sugerindo que as mudanças de ITV observadas foram, de algum modo, positivas para ambas as espécies, com alocação de recursos para reprodução. Em *K. coriacea* a maior LA foi significativa para o tratamento P, sendo a única mudança de cunho aquisitivo para o tratamento.

Na calagem, tratamento em que há a alteração de pH do solo, observou-se maior LT para as espécies *B. salicifolius*, *K. coriacea* e *Q. parviflora*. A espessura foliar é um atributo que possui relação negativa com SLA (Wilson et al., 1999; Araújo et al., 2021) e é característico das plantas com folhas escleromórficas do bioma Cerrado (Bieras & Sajo, 2009). Investimento em espessura foliar pode ter relação com maior retenção de água ou proteção contra herbivoria (Turner, 1994), caracterizando a estratégia conservativa. No entanto, menor LDMC foi encontrado na calagem em relação ao controle nas espécies *B. salicifolius* e *Dalbergia miscolobium*, indicando menor investimento em densidade foliar. Ainda para *B. salicifolius*, foi verificada menor altura na calagem, única alteração neste atributo morfológico observada neste estudo. Haridasan (1988) reportou que para a acumuladora *M. albicans* solos calcáreos de maior pH limitam o seu crescimento, além de potencialmente causar a intoxicação da planta. Neste estudo não foi observado nenhum dano significativo em termos de atributos de crescimento desta espécie na calagem, no entanto sua abundância diminuiu em torno de seis vezes comparando calagem e controle (Capítulo 1).

Restrições a ITV e o bioma Cerrado

A variação intraespecífica é multifatorial, sendo a plasticidade um dos seus componentes também dependente de diversos fatores (Valladares et al., 2007). A alteração na disponibilidade de nutrientes no solo gerou maior ITV em atributos hidráulicos anatômicos como visto em Bucci e colaboradores (2006) e Costa e colaboradores (2021), no mesmo experimento deste estudo. Foi observado que para áreas fertilizadas com nitrogênio houve maior investimento em área foliar total, mas não em estruturas responsáveis pela distribuição de água para a copa, podendo indicar restrições no transporte de água. Este padrão também foi observado por Zhang e colaboradores (2018) em uma meta-análise, que verificou maior limitação hidráulica em áreas

fertilizadas com nitrogênio. No entanto, cinco anos após a última fertilização, não foi possível constatar nenhuma mudança nos atributos causada pela adição de nitrogênio somente, sendo que a concentração de N foliar não apresentou mudanças em relação ao controle, fator esperado pela sua depleção. Além disso, a adição de P causa efeito negativo na área foliar total (Costa et al., 2021), o que corrobora o encontrado para algumas espécies deste estudo que apresentaram estratégia mais conservativa com a adição de fósforo. Enquanto isso, a junção destes dois nutrientes proporcionou mudanças aquisitivas para alguns atributos e espécies deste estudo.

A baixa ITV em atributos morfológicos aqui descritos pode ser explicada por restrições genéticas, pressões seletivas características do bioma e ainda por alterações em aspectos hidráulicos sob aumento de disponibilidade de nutrientes, sendo que espécies variam no seu grau de variabilidade também por restrições de nicho ecológico (Dong et al., 2018). É esperado que espécies que co-ocorrem apresentem diferentes plasticidades em seus atributos (Burns & Strauss, 2012), até mesmo em determinado grupo como as acumuladoras de alumínio, que aqui responderam de maneiras diferentes à adição de nutrientes e calagem. Além disso, é importante considerar a competição entre vizinhos, que pode afetar a ITV das espécies através de interações positivas, neutras ou negativas (Burns & Strauss, 2012). Por fim, o escleromorfismo oligotrófico das espécies lenhosas do Cerrado é característico de um bioma que apresenta gradientes de limitação nutricional e hidráulica e interações com distúrbios como o fogo (Arens, 1958; Goodland & Poolard, 1973; Nardoto et al., 2006). Até mesmo o tempo de duração das folhas, característica prevista no LES, possui comportamento distinto no bioma, já que espécies sempre-verdes, decíduas e breve-decíduas não apresentam grandes diferenças em seu SLA, concentração de N e P foliares e taxas de fotossíntese (Cianciaruso et al., 2013), além de terem o mesmo comportamento fenológico de substituírem suas folhas durante a estação seca, provavelmente por questões de melhor eficiência no uso de água (Lenza & Klink, 2006). As pressões seletivas presentes neste bioma são, portanto, um dos maiores limitantes na ITV de espécies lenhosas, que responderam de forma idiosincrática à retirada de limitação nutricional neste experimento de longa duração.

Conclusão

Como esperado, alterações nas características edáficas propiciaram maior alteração em atributos nutricionais do que morfológicos de espécies lenhosas. Por serem

adaptadas às pressões seletivas encontradas no Cerrado, houveram poucas mudanças em atributos de crescimento foliar e altura que indicassem alteração na estratégia conservativa para aquisitiva, exceto para três espécies no tratamento de adição de nitrogênio e fósforo combinados, além de mudanças morfológicas estruturais causadas pela calagem.

Este estudo confirma o esperado pelo espectro de economia foliar, padrão que é forte e cuja alteração depende de outros fatores como o tempo de mudança das condições ambientais e a resposta evolutiva das espécies. No entanto, as alterações na ITV aqui encontradas reforçam a importância de se considerar a variação intraespecífica e não somente a interespecífica em estudos de mudanças ambientais globais, já que estas podem ser indicativos mais precisos das mudanças bioquímicas, morfológicas e fisiológicas das espécies vegetais, que são idiossincráticas.

Por fim, ressalta-se a importância da conservação do Cerrado, bioma que carrega alta biodiversidade, evidenciada na divergência nas respostas das espécies frente a alterações ambientais. Mudanças ambientais como as observadas nos ciclos biogeoquímicos são ameaças à manutenção da biodiversidade do bioma Cerrado e do funcionamento ecossistêmico, que é sobretudo dependente de espécies vegetais como as aqui analisadas.

Referências

- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. (2010). Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98(3), 604–613. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. de M., Sparovek, G., & others. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Araújo, I., Marimon, B. S., Scalon, M. C., Cruz, W. J., Fauset, S., Vieira, T. C., Galbraith, D. R., & Gloor, M. U. (2021). Intraspecific variation in leaf traits facilitates the occurrence of trees at the Amazonia–Cerrado transition. *Flora*, 279, 151829. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151829>
- Arens, K. (1958). O cerrado como vegetação oligotrófica. *Boletim Da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. Botânica*, 57–77.
- Barker, A. V., & Pilbeam, D. J. (2015). Handbook of plant nutrition. *CRC press*.

Battye, W., Aneja, V. P., & Schlesinger, W. H. (2017). Is nitrogen the next carbon? *Earth's Future*, 5(9), 894–904. <https://doi.org/10.1002/2017EF000592>

Bieras, A. C., & Sajo, M. das G. (2009). Leaf structure of the cerrado (Brazilian savanna) woody plants. *Trees*, 23(3), 451–471. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0295-7>

Bilbão, B., & Medina, E. (1990). Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and a native South American pasture grass. *Journal of Biogeography*, 421–425. <https://doi.org/10.2307/2845372>

Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Franco, A. C., Campanello, P. I., Villalobos-Vega, R., Bustamante, M., & Miralles-Wilhelm, F. (2006). Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell & Environment*, 29(12), 2153–2167.

Burns, J. H., & Strauss, S. Y. (2012). Effects of competition on phylogenetic signal and phenotypic plasticity in plant functional traits. *Ecology*, 93(sp8), S126–S137. <https://doi.org/10.1890/11-0401.1>

Bürkner, P.-C. (2017). brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *Journal of Statistical Software*, 80, 1–28. <https://doi.org/10.18637/jss.v080.i01>

Bustamante, M. M., de Brito, D. Q., Kozovits, A. R., Luedemann, G., de Mello, T. R., de Siqueira Pinto, A., Munhoz, C. B., & Takahashi, F. S. (2012). Effects of nutrient additions on plant biomass and diversity of the herbaceous-subshrub layer of a Brazilian savanna (Cerrado). *Plant Ecology*, 213, 795–808. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0042-4>

Callaway, R. M., Pennings, S. C., & Richards, C. L. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84(5), 1115–1128. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1115:PPAIAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1115:PPAIAP]2.0.CO;2)

Carpenter, B., Gelman, A., Hoffman, M. D., Lee, D., Goodrich, B., Betancourt, M., Brubaker, M. A., Guo, J., Li, P., & Riddell, A. (2017). Stan: A probabilistic programming language. *Journal of Statistical Software*, 76.

Chapin III, F. S., Vitousek, P. M., & Van Cleve, K. (1986). The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*, 127(1), 48–58.

Cianciaruso, M. V., Silva, I. A., Manica, L. T., & Souza, J. P. (2013). Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. *Basic and Applied Ecology*, 14(5), 404–412. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.05.002>

Clarkson, D. T., & Hanson, J. B. (1980). The mineral nutrition of higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 239–298. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.001323>

Cornelissen, J. H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H., Van Der Heijden, M., & others. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380.

Costa, L. S., De Moura, C. O., Bucci, S. J., Sonsin-Oliveira, J., Gomes, S. M., & Bustamante, M. M. D. C. (2021). Nutrient enrichment changes water transport structures of savanna woody plants. *Environmental Research Letters*, 16(5), 055021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abe6c5>

Diaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J., Zarrinkamar, F., Asri, Y., & others. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>

Embrapa. (1999). Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. In *Embrapa Informação Tecnológica* (Issue 1^a).

Fajardo, A. and Siefert, A. (2018), Intraspecific trait variation and the leaf economics spectrum across resource gradients and levels of organization. *Ecology*, 99: 1024-1030. <https://doi.org/10.1002/ecy.2194>

Franco, A. C. (2002). Ecophysiology of woody plants. In *The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna* (pp. 178–198). Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-009>

Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L., Goldstein, G., Meinzer, F., Kozovits, A., Rundel, P., & Coradin, V. T. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19, 326–335. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z>

Garcia, D. B., Xavier, R. O., Camargo, P. B., Vieira, S. A., & Pivello, V. R. (2022). Can an invasive African grass affect carbon and nitrogen stocks in open habitats of the Brazilian Cerrado? *Flora*, 286, 151968.

Goldstein, G., Bucci, S. J., & Scholz, F. G. (2013). Why do trees adjust water relations and hydraulic architecture in response to nutrient availability? *Tree Physiology*, 33(3), 238–240.

Goodland, R., & Pollard, R. (1973). The Brazilian cerrado vegetation: A fertility gradient. *The Journal of Ecology*, 219–224. <https://doi.org/10.2307/2258929>

Grant, C & Hawkesford, M.J. (2015). Sulfur. In *Handbook of Plant Nutrition*. CRC Press.

Haridasan, M. (1988). Performance of *Miconia albicans* (sw.) triana, an aluminum-accumulating species, in acidic and calcareous soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 19(7–12), 1091–1103. <https://doi.org/10.1080/00103628809367997>

Haridasan, M., & De Araújo, G. M. (1988). Aluminium-accumulating species in

two forest communities in the cerrado region of central Brazil. *Forest Ecology and Management*, 24(1), 15–26. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(88\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(88)90021-7)

Haridasan, M., Pinheiro, A., & Torres, F. (1997). Resposta de algumas espécies do estrato rasteiro de um cerrado à calagem e à adubação. *Contribuição Ao Conhecimento Ecológico Do Cerrado* (LL Leite & CH Saito, Eds.). Embrapa, Brasília, 87–91.

Haridasan, M. (2008). Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20, 183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>

He, D., Chen, Y., Zhao, K., Cornelissen, J., & Chu, C. (2018). Intra- and interspecific trait variations reveal functional relationships between specific leaf area and soil niche within a subtropical forest. *Annals of Botany*, 121(6), 1173–1182. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx222>

Hodge, A., Stewart, J., Robinson, D., Griffiths, B., & Fitter, A. (2000). Competition between roots and soil micro-organisms for nutrients from nitrogen-rich patches of varying complexity. *Journal of Ecology*, 88(1), 150–164. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00434.x>

Hoffmann, W., Franco, A., Moreira, M. Z., & Haridasan, M. (2005). Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, 19(6), 932–940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01045.x>

Homeier, J., Seeler, T., Pierick, K., & Leuschner, C. (2021). Leaf trait variation in species-rich tropical Andean forests. *Scientific Reports*, 11(1), 9993. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89190-8>

Hopkins, B. G. (2015). Phosphorus. In *Handbook of Plant Nutrition*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b18458-6>

Jackson, L. E., Schimel, J. P., & Firestone, M. K. (1989). Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 21(3), 409–415. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(89\)90152-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90152-1)

Jacobson, T. K. B., da Cunha Bustamante, M. M., & Kozovits, A. R. (2011). Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environmental Pollution*, 159(10), 2236–2242. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.10.019>

Kallioinen, N., Paananen, T., Bürkner, P.-C., & Vektari, A. (2021). Detecting and diagnosing prior and likelihood sensitivity with power-scaling. *arXiv Preprint arXiv:2107.14054*. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2107.14054>

Kozovits, A. R., Bustamante, M. da C., Garofalo, C. R., Bucci, S., Franco, A. C., Goldstein, G., & Meinzer, F. (2007). Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21(6), 1034–1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>

Lahsen, M., Bustamante, M. M., & Dalla-Nora, E. L. (2016). Undervaluing and

overexploiting the Brazilian Cerrado at our peril. *Environment: Science and Policy for Sustainable Development*, 58(6), 4–15. <https://doi.org/10.1080/00139157.2016.1229537>

Lapola, D. M., Martinelli, L. A., Peres, C. A., Ometto, J. P., Ferreira, M. E., Nobre, C. A., Aguiar, A. P. D., Bustamante, M. M., Cardoso, M. F., Costa, M. H., & others. (2014). Pervasive transition of the Brazilian land-use system. *Nature Climate Change*, 4(1), 27–35. <https://doi.org/10.1038/nclimate2056>

Lemoine, N. P. (2019). Moving beyond noninformative priors: Why and how to choose weakly informative priors in Bayesian analyses. *Oikos*, 128(7), 912–928. <https://doi.org/10.1111/oik.05985>

Lenza, E., & Klink, C. A. (2006). Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Brazilian Journal of Botany*, 29, 627–638. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000400013>

Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., & Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: Disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34(5), 856–863. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06904.x>

Lu, C., & Tian, H. (2017). Global nitrogen and phosphorus fertilizer use for agriculture production in the past half century: Shifted hot spots and nutrient imbalance. *Earth System Science Data*, 9(1), 181–192. <https://doi.org/10.5194/essd-9-181-2017>

Magdoff, F., Bartlett, R., & others. (1980). Effect of liming acid soils on potassium availability. *Soil Sci*, 129(1), 12–14.

Maracahipes, L., Carlucci, M. B., Lenza, E., Marimon, B. S., Marimon Jr, B. H., Guimaraes, F. A., & Cianciaruso, M. V. (2018). 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*, 34, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.07.006>

Marschner, H. (2011). Marschner's mineral nutrition of higher plants. *Academic press*.

Masclaux-Daubresse, C., Daniel-Vedele, F., Dechorgnat, J., Chardon, F., Gaufichon, L., & Suzuki, A. (2010). Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: Challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, 105(7), 1141–1157.

McElreath, R. (2018). Statistical rethinking: A Bayesian course with examples in R and Stan. *Chapman and Hall/CRC*. <https://doi.org/10.1201/9781315372495>

Medeiros, R. A., & Haridasan, M. (1985). Seasonal variations in the foliar concentrations of nutrients in some aluminium accumulating and non-accumulating species of the cerrado region of central Brazil. *Plant and Soil*, 433–436.

Mello, T. R. B. (2019). *Efeitos da adição de nutrientes na vegetação herbácea-*

arbustiva e interações acima e abaixo do solo em um cerrado típico [PhD dissertation]. University of Brasília.

Mitchell, R. M., & Bakker, J. D. (2014). Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: A case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology*, 28(1), 258–269. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12167>

Nardoto, G. B., da Cunha Bustamante, M. M., Pinto, A. S., & Klink, C. A. (2006). Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 191–201. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002865>

Ordoñez, J. C., Van Bodegom, P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., & Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2), 137–149.

Pax, F., Blamey, C., Kopittkem P. M., Wehr, J.B., Menzies, N.W. (2015). Aluminum. In *Handbook of Plant Nutrition*. CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b18458-6>

Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., & others. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8), 715–716. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO

Polley, H. W., Collins, H. P., & Fay, P. A. (2022). Community leaf dry matter content predicts plant production in simple and diverse grassland. *Ecosphere*, 13(5), e4076.

Ratter, J. A., Bridgewater, S., & Ribeiro, J. F. (2003). Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany*, 60(1), 57–109. <https://doi.org/10.1017/S0960428603000064>

Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

Rennenberg, H. (1984). The fate of excess sulfur in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35(1), 121–153. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.35.060184.001005>

Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: Ecologia e Flora*, 1, 151–212.

Richardson, K., Steffen, W., Lucht, W., Bendtsen, J., Cornell, S. E., Donges, J. F., Drüke, M., Fetzer, I., Bala, G., von Bloh, W., & others. (2023). Earth beyond six of nine planetary boundaries. *Science Advances*, 9(37), eadh2458. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adh2458>

Sarmiento, G., Goldstein, G., & Meinzer, F. (1985). Adaptive strategies of woody

species in neotropical savannas. *Biological Reviews*, 60(3), 315–355. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1985.tb00420.x>

Schachtman, D. P., Reid, R. J., & Ayling, S. M. (1998). Phosphorus Uptake by Plants: From Soil to Cell. *Plant Physiology*, 116(2), 447–453. <https://doi.org/10.1104/pp.116.2.447>

Schnug, E., & Haneklaus, S. (1994). The ecological importance of sulphur. *Norwegian J. Agric. Sci. Suppl*, 15, 149–156.

Shane, M. W., & Lambers, H. (2005). Cluster Roots: A Curiosity in Context. *Plant and Soil*, 274(1), 101–125. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-2725-7>

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., & others. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12), 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>

Siefert, A., & Ritchie, M. E. (2016). Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment. *Oecologia*, 181, 245–255. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3563-z>

Stan Development Team. 2020. Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual, Version 2.18. <https://mc-stan.org>

Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12), 537–542. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)

Torres, J. L. R., & Pereira, M. G. (2008). Dinâmica do potássio nos resíduos vegetais de plantas de cobertura no Cerrado. *Revista Brasileira de Ciência Do Solo*, 32, 1609–1618. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832008000400025>

Turner, I. (1994). Sclerophylly: Primarily protective? *Functional Ecology*, 8(6), 669–675. <https://doi.org/10.2307/2390225>

Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4), 749–763. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x>

Vehtari, A., Gelman, A., & Gabry, J. (2017). Practical Bayesian model evaluation using leave-one-out cross-validation and WAIC. *Statistics and Computing*, 27, 1413–1432.

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in

community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244–252. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>

Wang, X., Yan, X., Huang, K., Luo, X., Zhang, Y., Zhou, L., Yang, F., Xu, X., Zhou, X., Niu, K., & others. (2022). Nitrogen enrichment and warming shift community functional composition via distinct mechanisms: The role of intraspecific trait variability and species turnover. *Functional Ecology*, 36(5), 1230–1242. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14012>

White, P. J., & Broadley, M. R. (2003). Calcium in plants. *Annals of Botany*, 92(4), 487–511. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg164>

Wickenhauser, P., Bloem, E., Haneklaus, S., & Schnug, E. (2005). Ecological significance of H₂S emissions by plants a literature review. *Landbauforschung Volkenrode. Special Issue*, 283, 157–161.

Wilson, P. J., Thompson, K., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist*, 143(1), 155–162.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H., Diemer, M., & others. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Wright, J. P., & Sutton-Grier, A. (2012). Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Functional Ecology*, 26(6), 1390–1398. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12001>

Yuan, Z., Jiang, S., Sheng, H., Liu, X., Hua, H., Liu, X., & Zhang, Y. (2018). Human perturbation of the global phosphorus cycle: Changes and consequences. *Environmental Science & Technology*, 52(5), 2438–2450. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b03910>

Zhang, H., Li, W., Adams, H. D., Wang, A., Wu, J., Jin, C., Guan, D., & Yuan, F. (2018). Responses of woody plant functional traits to nitrogen addition: A meta-analysis of leaf economics, gas exchange, and hydraulic traits. *Frontiers in Plant Science*, 9, 683

Anexos

Tabela A.2.1. Concentração de nutrientes foliares (g.kg⁻¹) das espécies para os tratamentos controle (C), nitrogênio (N), fósforo (P), nitrogênio + fósforo (NP) e calagem (Ca). Valores de média ± desvio padrão.

Espécies	Tratamento	N (g.kg ⁻¹)	P (g.kg ⁻¹)	K (g.kg ⁻¹)	Ca (g.kg ⁻¹)	Mg (g.kg ⁻¹)	S (g.kg ⁻¹)	Al (g.kg ⁻¹)
<i>Blepharocalix salicifolius</i>	C	11.26 ± 1.27	0.47 ± 0.04	3 ± 0.79	6.36 ± 0.89	1.71 ± 0.46	0.75 ± 0.07	0.13 ± 0.03
	N	11.37 ± 0.74	0.45 ± 0.02	3.13 ± 1.28	6.96 ± 1.02	2.23 ± 0.37	2.28 ± 0.79	0.11 ± 0.02
	P	10.11 ± 0.73	0.71 ± 0.23	3.01 ± 1.61	12.72 ± 3.18	1.85 ± 0.44	1.35 ± 0.18	0.1 ± 0.02
	NP	10.67 ± 0.86	0.62 ± 0.09	2.6 ± 0.8	11.23 ± 1.88	1.61 ± 0.24	1.64 ± 0.35	0.11 ± 0.03
	Ca	10.67 ± 0.87	0.49 ± 0.03	2.17 ± 0.49	11.78 ± 3.01	5.09 ± 0.69	1.34 ± 0.43	0.07 ± 0.01
<i>Caryocar brasiliense</i>	C	10.68 ± 1.44	0.54 ± 0.07	2.39 ± 0.65	4.72 ± 1.2	1.93 ± 0.57	0.74 ± 0.09	0.21 ± 0.04
	N	11.45 ± 2.45	0.53 ± 0.06	2.5 ± 0.34	4.15 ± 1.66	1.52 ± 0.5	1.25 ± 0.38	0.25 ± 0.08
	P	9.88 ± 1.57	0.60 ± 0.05	2.67 ± 1.06	9.29 ± 1.77	1.01 ± 0.31	1.95 ± 0.47	0.20 ± 0.05
	NP	11.98 ± 1.41	0.65 ± 0.05	2.63 ± 0.45	10.76 ± 2.35	1.36 ± 0.38	2.51 ± 0.75	0.25 ± 0.08
	Ca	11.58 ± 1.92	0.57 ± 0.07	2.32 ± 0.53	7.93 ± 1.38	4.65 ± 0.73	1.93 ± 0.59	0.23 ± 0.06
<i>Dalbergia miscolobium</i>	C	19.11 ± 1.11	0.65 ± 0.03	2.71 ± 0.49	1.95 ± 0.6	1.33 ± 0.37	0.86 ± 0.04	0.1 ± 0.03
	N	19.45 ± 2.14	0.63 ± 0.07	2.81 ± 0.35	1.66 ± 0.49	1.16 ± 0.31	0.93 ± 0.09	0.1 ± 0.01
	P	19.45 ± 1.98	0.68 ± 0.05	2.38 ± 0.36	4.21 ± 1.8	1.52 ± 0.94	0.94 ± 0.11	0.11 ± 0.03
	NP	17.83 ± 1.55	0.67 ± 0.03	2.15 ± 0.43	3.29 ± 1.02	0.96 ± 0.28	1.08 ± 0.34	0.1 ± 0.01
	Ca	17.53 ± 1.34	0.61 ± 0.06	2.42 ± 0.27	8.12 ± 2.87	4.66 ± 1.26	0.84 ± 0.07	0.11 ± 0.02
<i>Kielmeyera coriacea</i>	C	7.73 ± 1.28	0.45 ± 0.06	2.39 ± 0.42	3.02 ± 0.55	1.35 ± 0.35	0.51 ± 0.07	0.05 ± 0.01
	N	8.03 ± 1.31	0.47 ± 0.07	2.49 ± 0.49	3.21 ± 0.62	1.25 ± 0.22	1.43 ± 0.46	0.05 ± 0.01
	P	7.7 ± 1.08	0.71 ± 0.09	2.82 ± 0.98	6.35 ± 1.09	0.73 ± 0.2	1.65 ± 0.3	0.06 ± 0.01
	NP	7.8 ± 1.01	0.69 ± 0.1	2.39 ± 1.22	6.04 ± 1.31	0.74 ± 0.25	1.64 ± 0.48	0.06 ± 0.01
	Ca	6.04 ± 0.55	0.40 ± 0.03	1.97 ± 0.3	7.08 ± 1.49	3.42 ± 0.85	1.29 ± 0.43	0.05 ± 0.01
<i>Miconia albicans</i>	C	12.79 ± 2.19	0.38 ± 0.07	2.39 ± 0.89	4.16 ± 1.76	1.87 ± 1.98	0.87 ± 0.57	3.52 ± 1.13
	N	12.15 ± 1.13	0.38 ± 0.05	2.06 ± 0.39	4.95 ± 1.2	1.71 ± 0.3	3.57 ± 0.75	3.4 ± 0.75
	P	11.89 ± 0.54	0.50 ± 0.08	2.02 ± 0.34	8.37 ± 1.66	1.12 ± 0.12	2.44 ± 0.59	4.34 ± 0.78
	NP	11.94 ± 1.08	0.47 ± 0.07	2.08 ± 0.38	9.69 ± 3.12	1.17 ± 0.33	3.06 ± 0.9	5.38 ± 1.8
	Ca	11.29 ± 1.5	0.42 ± 0.06	2.11 ± 0.55	10.3 ± 2.93	6.17 ± 2.24	3.01 ± 1.05	6.74 ± 1.69
<i>Ouratea hexasperma</i>	C	13.05 ± 1.67	0.53 ± 0.05	3.42 ± 0.73	6.08 ± 0.69	2.14 ± 0.35	0.84 ± 0.06	0.07 ± 0.02
	N	11.45 ± 2.1	0.53 ± 0.05	3.4 ± 0.68	5.95 ± 1	1.7 ± 0.26	1.42 ± 0.43	0.05 ± 0
	P	10.74 ± 1.25	0.61 ± 0.06	3.79 ± 0.85	12.13 ± 1.34	0.85 ± 0.24	1.58 ± 0.19	0.05 ± 0.01
	NP	12.6 ± 1.61	0.63 ± 0.10	4.37 ± 1.39	12.68 ± 4.05	0.81 ± 0.26	1.57 ± 0.19	0.05 ± 0.02
	Ca	10.61 ± 0.94	0.48 ± 0.04	2.24 ± 0.53	9.37 ± 2.09	4.92 ± 1.11	1.33 ± 0.34	0.05 ± 0.01
<i>Qualea parviflora</i>	C	11.42 ± 1.5	0.50 ± 0.05	3.08 ± 0.41	3.38 ± 0.87	1.52 ± 0.34	0.71 ± 0.08	13.63 ± 1.85
	N	10.96 ± 0.91	0.48 ± 0.03	3.49 ± 0.57	3.6 ± 0.89	1.88 ± 0.3	3.43 ± 0.77	11.54 ± 2.6
	P	10.98 ± 1.27	0.64 ± 0.2	3.66 ± 0.71	7.06 ± 1.63	1.43 ± 0.38	3.06 ± 0.95	9.32 ± 4.13
	NP	12.07 ± 1.41	0.59 ± 0.07	3.94 ± 0.75	5.85 ± 2.31	1.7 ± 0.51	3.68 ± 1.36	8.37 ± 1.28
	Ca	9.31 ± 0.9	0.44 ± 0.03	2.36 ± 0.43	10.51 ± 1.2	7.44 ± 1.5	3.11 ± 0.58	10.97 ± 2.39

<i>Rourea induta</i>	C	14.79±1.35	0.63±0.05	3.1±0.64	3.19±0.76	1.3±0.32	0.9±0.1	0.11±0.04
	N	14.37±1.04	0.65±0.05	4.63±1.02	3.46±0.45	2.06±0.54	3.06±0.62	0.13±0.05
	P	14.17±1.09	0.67±0.02	3.4±0.77	6.5±1.57	1.29±0.21	2.11±0.6	0.09±0.01
	NP	14.1±1.12	0.66±0.05	4.08±1.05	6.04±1.43	1.4±0.17	2.33±0.68	0.11±0.02
	Ca	12.4±0.94	0.60±0.04	2.81±0.73	6.05±0.83	5.02±1.35	2.93±0.95	0.13±0.03
<i>Roupala montana</i>	C	8.74±1.19	0.40±0.05	1.82±0.65	2.88±0.73	1.89±0.34	0.7±0.46	0.3±0.11
	N	8.48±0.88	0.35±0.04	1.97±0.59	2.63±0.61	1.5±0.23	1.36±0.5	0.22±0.05
	P	7.86±1.17	0.4±0.03	1.76±0.65	4.11±0.9	1.13±0.15	1.21±0.48	0.23±0.08
	NP	7.73±0.64	0.37±0.03	1.72±0.68	5.35±1.64	1.43±0.21	2.29±0.48	0.24±0.08
	Ca	7.56±1.15	0.35±0.05	1.32±0.37	7.24±3.05	5.41±2.14	2.16±0.73	0.15±0.06
<i>Styrax ferrugineus</i>	C	10.78±1.42	0.54±0.07	2.62±0.87	4.53±1.59	2.35±2.06	0.89±0.29	0.13±0.03
	N	10.74±1.3	0.52±0.05	2.47±0.56	4.37±0.83	1.88±0.44	1.8±0.32	0.14±0.01
	P	10.71±0.83	0.69±0.09	2.86±1.09	9.25±3.73	1.45±0.29	1.59±0.38	0.15±0.03
	NP	11.05±0.99	0.70±0.1	2.52±0.78	11.19±2.93	1.88±0.55	2.02±0.34	0.13±0.03
	Ca	10.32±1.17	0.52±0.07	2.13±0.36	9.46±0.95	6.53±1.37	1.83±0.52	0.07±0.03

Tabela A.2.2. Atributos morfológicos das espécies para os tratamentos controle (C), nitrogênio (N), fósforo (P), nitrogênio + fósforo (NP) e calagem (Ca). Valores de média \pm desvio padrão.

Espécies	Tratamento	H (m)	SLA (cm ² .g ⁻¹)	LA (cm ²)	LT (mm)	LDMC (g.g ⁻¹)
<i>Blepharocalix salicifolius</i>	C	3.01 \pm 1.3	68.91 \pm 5.28	64.57 \pm 16.85	0.2 \pm 0.02	0.63 \pm 0.03
	N	2.83 \pm 0.74	62.83 \pm 9.06	70.69 \pm 23.84	0.21 \pm 0.02	0.50 \pm 0.0
	P	3.34 \pm 1.92	66.87 \pm 11.01	62.42 \pm 18.75	0.2 \pm 0.03	0.64 \pm 0.05
	NP	2.83 \pm 0.95	72.64 \pm 18.8	59.1 \pm 13.26	0.18 \pm 0.01	0.63 \pm 0.08
	Ca	2.11 \pm 0.42	74.95 \pm 9.67	54.01 \pm 11.15	0.24 \pm 0.04	0.53 \pm 0.02
<i>Caryocar brasiliense</i>	C	3.36 \pm 0.96	70.35 \pm 9.59	508.18 \pm 124.64	0.18 \pm 0.02	0.53 \pm 0.01
	N	3.7 \pm 1.26	62.67 \pm 15.1	447.35 \pm 237.84	0.17 \pm 0.02	0.54 \pm 0.03
	P	3.74 \pm 0.89	64.21 \pm 6.61	436.17 \pm 87.04	0.18 \pm 0.01	0.56 \pm 0.03
	NP	3.89 \pm 0.95	66.17 \pm 11.02	533.5 \pm 160.22	0.17 \pm 0.01	0.5 \pm 0.02
	Ca	3.15 \pm 0.58	73.16 \pm 8.57	584.82 \pm 127.09	0.170.01	0.49 \pm 0.02
<i>Dalbergia miscolobium</i>	C	3.79 \pm 1.11	82.1 \pm 12.45	14.68 \pm 6.15	0.23 \pm 0.02	0.63 \pm 0.09
	N	3.51 \pm 0.84	84.68 \pm 17.35	12.31 \pm 3.85	0.2 \pm 0.01	0.65 \pm 0.15
	P	3.18 \pm 1.13	78.91 \pm 10.63	10.93 \pm 4.92	0.2 \pm 0.02	0.76 \pm 0.14
	NP	3.31 \pm 0.89	86.18 \pm 7.77	11.17 \pm 3.73	0.2 \pm 0.02	0.59 \pm 0.13
	Ca	3.39 \pm 0.58	82.39 \pm 6.73	10.67 \pm 2.53	0.23 \pm 0.02	0.55 \pm 0.05
<i>Kilmeyera coriaceae</i>	C	2.29 \pm 0.73	52.52 \pm 4.06	343.68 \pm 115.98	0.33 \pm 0.02	0.42 \pm 0.02
	N	1.72 \pm 0.34	58.32 \pm 17.89	376.86 \pm 127.51	0.33 \pm 0.03	0.42 \pm 0.04
	P	2.51 \pm 0.6	54.82 \pm 6.32	457.4 \pm 134.27	0.33 \pm 0.02	0.4 \pm 0.02
	NP	1.98 \pm 0.91	51.77 \pm 8.01	430.72 \pm 155.56	0.31 \pm 0.02	0.38 \pm 0.01
	Ca	2.32 \pm 1.12	47.53 \pm 3.85	443.71 \pm 112.09	0.4 \pm 0.03	0.41 \pm 0.02
<i>Miconia albicans</i>	C	1.78 \pm 0.35	58.18 \pm 7.06	157.01 \pm 24.51	0.22 \pm 0.02	0.53 \pm 0.01
	N	1.65 \pm 0.2	52.53 \pm 4.64	139.38 \pm 19.14	0.25 \pm 0.02	0.56 \pm 0.01
	P	1.68 \pm 0.18	55.84 \pm 4.07	144.69 \pm 17.33	0.24 \pm 0.01	0.55 \pm 0.01
	NP	1.61 \pm 0.2	54.8 \pm 4.71	125.57 \pm 19.51	0.26 \pm 0.02	0.53 \pm 0.02
	Ca	1.45 \pm 0.24	59.39 \pm 8.25	138.76 \pm 16.96	0.24 \pm 0.02	0.49 \pm 0.03
<i>Ouratea hexasperma</i>	C	1.1 \pm 0.13	68.8 \pm 8.29	282.05 \pm 52.11	0.2 \pm 0.02	0.52 \pm 0.03
	N	1.23 \pm 0.38	65.64 \pm 7.26	253.64 \pm 54.14	0.23 \pm 0.02	0.54 \pm 0.03
	P	1.29 \pm 0.45	62.56 \pm 10.28	253.95 \pm 63.3	0.21 \pm 0.01	0.54 \pm 0.01
	NP	1.15 \pm 0.33	72.27 \pm 13.45	288.78 \pm 60.59	0.2 \pm 0.01	0.51 \pm 0.03
	Ca	1.35 \pm 0.46	68.93 \pm 4.44	237.36 \pm 54.06	0.21 \pm 0.01	0.5 \pm 0.01
<i>Qualea parviflora</i>	C	2.35 \pm 0.73	76.5 \pm 13.42	107.53 \pm 23.53	0.21 \pm 0.03	0.5 \pm 0.08
	N	1.99 \pm 0.37	76.06 \pm 6.96	111.09 \pm 29.9	0.21 \pm 0.01	0.53 \pm 0.05
	P	2.29 \pm 0.85	76.06 \pm 10.27	103.74 \pm 41.11	0.2 \pm 0.01	0.55 \pm 0.07
	NP	2.16 \pm 0.26	96.59 \pm 20.03	100.47 \pm 27.06	0.19 \pm 0.02	0.44 \pm 0.05
	Ca	1.97 \pm 0.35	80.94 \pm 10.9	110.07 \pm 35.85	0.27 \pm 0.19	0.47 \pm 0.05
<i>Rourea induta</i>	C	1.51 \pm 0.33	67.96 \pm 11.01	76.35 \pm 12.95	0.19 \pm 0.03	0.59 \pm 0.04
	N	1.33 \pm 0.28	72.63 \pm 8.86	90.94 \pm 37.1	0.18 \pm 0.02	0.61 \pm 0.07

	P	1.56±0.36	59.02±5.16	74.53±23.08	0.23±0.02	0.63±0.06
	NP	1.53±0.2	66.08±6.76	117.67±44.13	0.21±0.02	0.53±0.02
	Ca	1.66±0.42	67.42±7.72	81.65±25.42	0.19±0.02	0.58±0.03
<i>Roupala montana</i>	C	1.89±0.24	47.64±5.62	416.4±60.89	0.35±0.03	0.58±0.05
	N	2.02±0.52	50.74±7.35	483.1±98.64	0.37±0.12	0.57±0.04
	P	2.1±0.42	43.47±3.47	378.44±100.06	0.36±0.04	0.62±0.04
	NP	2.11±0.43	50.28±3.93	402.98±93.86	0.4±0.1	0.53±0.03
	Ca	2.15±0.63	51.3±4.51	391.47±54.58	0.34±0.04	0.53±0.04
<i>Styrax ferrugineus</i>	C	2.41±0.93	59.9±6.9	189.21±53	0.28±0.03	0.51±0.03
	N	2.62±0.65	57.83±6.76	221.47±68.68	0.3±0.03	0.52±0.02
	P	2.2±0.51	59.4±7.25	207.03±76.2	0.28±0.03	0.5±0.02
	NP	2.68±0.96	63.93±6.38	193.27±58.47	0.27±0.03	0.5±0.02
	Ca	2.09±0.59	59.72±5.59	174.84±48.04	0.28±0.04	0.5±0.04
