

O PAPEL DE ESPÉCIES ARBUSTIVAS-ARBÓREAS PARA A CICLAGEM DE
NUTRIENTES EM INSELBERGS

ROBERTO ANTÔNIO DA COSTA JERÔNIMO JÚNIOR

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO –
UENF
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
DEZEMBRO 2025

O PAPEL DE ESPÉCIES ARBUSTIVAS-ARBÓREAS PARA A CICLAGEM DE
NUTRIENTES EM INSELBERGS

ROBERTO ANTÔNIO DA COSTA JERÔNIMO JÚNIOR

Tese apresentada ao Centro de
Biociências e Biotecnologia, da
Universidade estadual do Norte
Fluminense Darcy Ribeiro, como parte
das exigências para obtenção do título
de Doutor em Ecologia e Recursos
Naturais.

Orientadora: Dr(a). Dora Maria Vilela José

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

DEZEMBRO 2025

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

J56

Jeronimo Junior, Roberto Antonio da Costa.

O PAPEL DE ESPÉCIES ARBUSTIVAS-ARBÓREAS PARA A CICLAGEM DE NUTRIENTES EM INSELBERGS. / Roberto Antonio da Costa Jeronimo Junior. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2026.

199 f.

Bibliografia: 1 - 199.

Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2026.

Orientadora: Dora Maria Villela Jose.

1. Afloramentos Rochosos/Inselbergs. 2. Floresta Atlântica. 3. Ciclagem de nutrientes. 4. Retranslocação. 5. Isótopos estáveis. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

O PAPEL DE ESPÉCIES ARBUSTIVAS-ARBÓREAS PARA A CICLAGEM DE NUTRIENTES EM INSELBERGS

ROBERTO ANTÔNIO DA COSTA JERÔNIMO JÚNIOR

Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, da Universidade estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 19 de Dezembro de 2025.

Comissão examinadora:

Documento assinado digitalmente
 **LUIS FERNANDO TAVARES DE MENEZES**
Data: 16/03/2026 10:55:34-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof(o) Dr(o). Luis Fernando Tavares de Menezes – UFES (Examinador externo)

Documento assinado digitalmente
 **MARCOS SARMET MOREIRA DE BARROS SALOM**
Data: 16/03/2026 12:52:29-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof(o) Dr(o). Marcos Sarmet Moreira de Barros Salomão – UENF (Examinador interno)

Documento assinado digitalmente
 **MARCOS VINICIUS WINCKLER CALDEIRA**
Data: 16/03/2026 13:26:20-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof(o) Dr(o). Marcos Vinicius Winckler Caldeira – UFES (Examinador externo)

Documento assinado digitalmente
 **DORA MARIA VILLELA JOSE**
Data: 13/03/2026 17:19:39-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

**Prof(a) Dr(a). Dora Maria Villela José (UENF)
(Orientadora)**

Dedico esse trabalho a minha mãe, Neysa Costa Ribeiro, e a minha avó Ynê Costa Ribeiro (in memoriam) por sempre me apoiarem e me darem condições emocionais e financeiras para que eu chegasse nesse momento. Mãe, você é a pessoa mais incrível do universo. Obrigado por tudo e por tanto. Essa conquista é nossa!

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus e a minha família por sempre acreditarem em mim e me incentivarem a ir em busca dos meus sonhos, dando suporte para que toda essa caminhada fosse mais leve e segura. Agradeço também a todos e todas, que de certa forma, direta ou indiretamente, contribuíram para que eu conseguisse chegar no dia de hoje. Agradeço também a UENF, ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais e nesse incluo todos os professores, técnicos e amigos – dentre eles a Dora, minha orientadora, e ao professor Carlão por cada conselho e troca de ideia durante o curso. Agradeço também a UFES pelo apoio no desenvolvimento do projeto (coleta e processamento dos dados) em nome do professor Henrique Machado Dias. Agradeço a FAPERJ pela concessão da bolsa de doutorado. Agradeço também, em especial, aos amigos (as) Binho (me acompanhou em quase todas as 12 coletas em cada inselberg, que era árdua e perigosa), ao João Mário (instalação do experimento e diversos outros momentos), a Thais Arão, ao Lucas Batista, ao Michelangelo, a Tatha Mayumi, ao Dayvid Couto, ao Ranieri Ribeiro, ao Victor Duarte, ao Breno Benvindo, a Mari Faitanin (dispensa comentários <3), Carol Pessanha (dispensa comentários <3), Bibi Reis (dispensa comentários <3), ao Nilson, ao Marcelinho, a Mari Freitas, ao Diogo, ao Inácio, a Luíza, a Nati, a Echy, a Sônia... enfim...a lista é grande e cada um sabe como foi importante nesse processo. Muito obrigado!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABELAS	xiv
RESUMO.....	xvii
ABSTRACT	xviii
ESTRUTURA DA TESE	xx
CAPÍTULO 1: INTRODUÇÃO GERAL	1
1. Mata Atlântica	2
2. Inselbergs.....	2
3. Ecologia de Florestas Tropicais e Inselbergs.....	3
3.1. Ciclagem de Nutrientes	7
3.2. Eficiência no Uso de Nutrientes (EUN) e Retranslocação.....	9
4. Processos de Decomposição.....	10
5. Isótopos de Carbono e Nitrogênio.....	11
OBJETIVO GERAL E HIPOTESE GERAL	14
ÁREA DE ESTUDO.....	15
Caracterização da vegetação.....	17
Dados florísticos.....	18
CAPÍTULO 2 - CICLAGEM DE NUTRIENTES EM AMBIENTES MONTANHOSOS COM FOCO EM ÁREAS DE AFLORAMENTO ROCHOSO	32
RESUMO.....	33
1. Introdução	34
2. Caracterização dos termos associados a ambientes montanhosos e afloramentos rochosos	36
3. Metodologia.....	40
4. Distribuição dos estudos relacionados a ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos no globo.....	47
5. Ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos	48
5.1 Decomposição da Serapilheira	49
5.2 Estoque de Carbono	51
5.3 Concentração de Macronutrientes	52
5.4 Espécies-chave na ciclagem de nutrientes	53
5.5 Realocação/translocação de nutrientes	54
6. Atributos dos solos nas montanhas e afloramentos rochosos.....	55
7. Conclusões.....	62
8. Considerações finais	64

9. Referências	66
CAPÍTULO 3 - LEAF CHEMISTRY PATTERNS IN POPULATIONS OF A KEY LITHOPHYTE TREE SPECIES IN BRAZIL'S ATLANTIC FOREST INSELBERGS	
	74
Abstract	75
Graphical abstract	76
1. Introduction.....	76
2. Materials and Methods	79
2.1. Study Area	79
2.2. Characteristics of the Soil and the Species Studied.....	81
2.3. Tree Selection and Leaf Collection	83
2.4. Chemical and Isotopic Analyses of the Leaves	84
2.5. Nutritional Relationships and Nutrient Retranslocation	85
2.6. Statistical Analysis	85
3. Results	86
3.1. SLA, Soil, and Leaf Chemistry Relations.....	86
3.2. Carbon and Nutrients in Leaves.....	88
3.3. Stoichiometric Relationships	90
3.4. Natural Abundance of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$	92
3.5. Nutrient Retranslocation Rate	93
4. Discussion	93
5. Conclusions.....	100
References	101
CAPÍTULO 4 – CONTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DOMINANTES PARA A PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM VEGETAÇÃO LENHOSA DE INSELBERGS	
	109
INTRODUÇÃO	110
Objetivo geral	113
Objetivos específicos.....	113
Hipóteses	113
Material de Métodos.....	114
Área de estudo.....	114
Desenho experimental e Amostragem	114
Análises Estatísticas	116
RESULTADOS	117
DISCUSSÃO	125

CONCLUSÃO.....	129
CAPÍTULO 5 - CONTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DOMINANTES PARA A O APORTE DE NUTRIENTES EM VEGETAÇÃO LENHOSA DE INSELBERGS DA MATA ATLÂNTICA DO ESPÍRITO SANTO	141
1. INTRODUÇÃO	142
Objetivo Geral	147
Objetivos específicos.....	147
Hipóteses	147
Material e Métodos.....	148
Delineamento experimental	148
Caracterização do solo dos inselbergs	152
Análises estatísticas.....	154
RESULTADOS	154
Concentração de nutrientes foliares da serapilheira	154
Estoque de nutrientes foliares.....	156
Relações estequiométricas foliares e carbono orgânico	157
DISCUSSÃO	158
CONCLUSÕES	165
REFERÊNCIAS	167
CONSIDERAÇÕES FINAIS	177

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1 - Localização geográfica dos três inselbergs estudados.	15
Figura 2 - Precipitação total mensal e temperatura média, temperatura média máxima e mínima observada no período de dezembro/2022 a fevereiro/2024, em Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil. Fonte: os dados de temperatura e precipitação são referentes ao ano do experimento (Dez/22-Fev/24) e foram extraídos da Estação Meteorológica Automática do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal, do Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, da Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.	16
Figura 3 - Imagem do inselberg Três Irmãs, localizado no maciço das Andorinhas, Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.	19
Figura 4 - Imagem do Inselberg Pedra da Aliança, localizado na Serra da Aliança, Muqui, Espírito Santo, Brasil.	20
Figura 5 - Imagem do inselberg Santa Angélica, localizado no município de Alegre, Espírito Santo, Brasil.	21

CAPÍTULO 2

Figura 1 - Localização geográfica e respectivas zonas onde estão concentrados os estudos utilizados na presente trabalho. Fonte: o autor, com auxílio das bases indexadoras Web of Science, Scopus, Scielo e Google Acadêmico.	48
Figura 2 - Localização dos estudos utilizados no presente trabalho, representado por pontos verde-escuros, e a limitação global por nitrogênio e fósforo, adaptado de Du et al., 2020.	57

CAPÍTULO 3

Figure 1 - Location of the study sites of three Atlantic Forest inselbergs in Espírito Santo State, southeastern Brazil: Três Irmãs (TI); Santa Angélica (SA), and Aliança (PA).	80
Figure 2 - Principal component analysis (A) relating chemistry elements in the 0–10 cm soil depth (identified by _S and brown color), the SLA, and the chemistry of the green (identified by _GL and green color) and senescent (identified by _SL and orange color) leaves of <i>Pseudobombax</i> trees growing on three inselbergs in the Atlantic forest: “Três irmãs” (TI, square), “Aliança” (PA, circle), and “Santa Angélica” (SA, triangle); and the values of the squared cosines (B) for each soil and tree variable affecting PC1.	87
Figure 3 - Mean values ($\pm$ SE, n = 9) for C (A), K (B), N (C), Ca (D), P (E) and Mg (F) concentrations in green (dark green) and senescent (light green) leaves of <i>Pseudobombax petropolitanum</i> A. Robyns (Malvaceae) in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil. Inselbergs: TI = “Pedra das três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences between the inselberg populations for green or senescent leaves separately, and different letters indicate the differences between populations. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).	89
Figure 4 - Mean values ($\pm$ SE, n = 9) for C/N (A), C/P (B), and N/P (C) ratios in green (dark green) and senescent (light green) leaves of <i>Pseudobombax</i>	

petropolitanum A. Robyns (Malvaceae) in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil: TI = “Três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences between the inselbergs for green and senescent leaves separately, and different letters indicate the differences between populations. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).	91
Figure 5 - Mean values ($\pm$ SE, n = 9) of the natural abundances of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) (A) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (B) in the green (dark) and senescent (light green) leaves of <i>Pseudobombax petropolitanum</i> A. Robyns (Malvaceae) in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil: TI = “Pedra das três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences between the inselbergs for green and senescent leaves. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).	92
Figure 6 - Mean values ($\pm$ SE, n = 9) of the retranslocation rate (%) of N, P, K, and Mg among green and senescent leaves of <i>Pseudobombax petropolitanum</i> A. Robyns (Malvaceae) trees in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil: TI = “Três Irmãs”, PA = “Aliança,” and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).	93

CAPÍTULO 4

Figura 1 - Coletor de 70x70 cm, revestido com tela de mosquiteiro e alocado a 50 cm do solo, com o auxílio de cordas em meio a vegetação lenhosa de inselbergs. Foto: o autor, Inselberg Santa Angélica.	115
Figura 2 - Triagem da serapilheira nas frações: Folhas - Folhas mistas (FM), Folhas de <i>Pseudobombax</i> (FP) e Folhas de <i>Tabebuia</i> (FT); Galhos; Material Reprodutivo; e Resto, para os três inselbergs estudados.	116
Figura 3 - Produção total de serapilheira pelos meses que formaram as composições dos períodos do ano, sendo: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), para três inselbergs da Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica. Letras diferentes significam diferenças significativas entre os meses.	118
Figura 4 - Produção total de serapilheira por composição, sendo Chuvosa (CP1=Jan, Fev e Mar), InícioSeca (CP2=Abril, Maio e Jun), Seca (CP3=Jul, Ago e Set) e InícioChuvosa (CP4=Out, Nov e Dez) para três inselbergs da Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica.	119
Figura 5 - Porcentagem de cada fração: Folhas (totais), Galhos, Material Reprodutivo (MR) e Resto na produção total para os três inslebergues estudados, onde PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA= Santa Angélica.	120
Figura 6 - Contribuição percentual das diferentes frações (FM= folhas mistas, FP= folhas de <i>Pseudobombax</i> , FT= folhas de <i>Tabebuia</i> , G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto) onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 –	

InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), para três inselbergs da Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica.	120
Figura 7 - Porcentagem de cada fração foliar (FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia) dentro da produção total de folhas, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica.	121
Figura 8 - Produção anual de cada fração foliar (Folhas Mistas – FM, Folhas de Pseudobombax – FP, e Folhas de Tabebuia –FT) para os três inslebergues estudados no ES, onde PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA= Santa Angélica, em kg.ha-1.....	122
Figura 9 - Proporção de cada fração foliar (Folhas Mistas – FM, Folhas de Pseudobombax – FP, e Folhas de Tabebuia –FT) em relação ao total da serapilheira foliar para os três inslebergues estudados, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA= Santa Angélica, CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 - InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 - InícioChuvosa (Out, Nov e Dez). Letras maiúsculas indicam diferença entre as composições dos inselbergs e as letras minúsculas diferenças entre as composições dentro de cada inselberg.	123
Figura 10 - Produção mensal fração galhos mensal da serapilheira para os três inselbergs neotropicais estudados no ES, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica, no período de fevereiro de 2023 a janeiro de 2024.	124
Figura 11 - Produção mensal fração material reprodutivo mensal da serapilheira para os três inselbergs neotropicais estudados no ES, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica, no período de fevereiro de 2023 a janeiro de 2024.	124

CAPÍTULO 5

Figura 1 - Coletor de 70x70 cm, revestido com tela de mosquiteiro e alocado a 50 cm do solo, com o auxílio de cordas em meio a vegetação lenhosa de inselbergs. Foto: o autor, Inselberg Santa Angélica.	149
Figura 2 - Triagem da serapilheira nas frações: Folhas (FM, FP e FT), Galhos, Material Reprodutivo e Resto, sendo que a fração foliar foi retriada em Folhas de Pseudobombax, Folhas de Tabebuia e Folhas mistas para os três inselbergs estudados.....	150
Figura 3 - Etapas para extração e determinação de nutrientes. 1 – moinho de faca tipo Willey; 2 – pó resultante da moagem das amostras compostas; 3 – pesagem do material e acondicionamento em tubos para digestão; 4 – reagentes utilizados no preparo da solução extratora; 5 – bloco digestor com os tubos, material vegetal e solução extratora; 6 – bateria de filtragem da solução resultante da digestão; e, 7 – frascos com o extrato resultante para posterior determinação dos nutrientes.	151

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1 - Parâmetros estruturais obtidos para as espécies lenhosas no inselberg Pedra Três Irmãs, no município de Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil, classificadas de acordo com o índice de valor de importância (IVI%); Ni = número de indivíduos (por parcela de 400 m²); AB = área basal (m² ha⁻¹); DA = densidade absoluta (ind. ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); FR = frequência relativa (%); DoR = dominância relativa (%). 19

Tabela 2 - Parâmetros estruturais obtidos para as espécies lenhosas no inselberg Pedra da Aliança, no município de Muqui, Espírito Santo, Brasil, classificadas de acordo com o Ni = número de indivíduos (por transecto 50x2m); Ab = abundância; DA = densidade absoluta (ind. ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); FA = frequência absoluta; FR = frequência relativa (%). 20

Tabela 3 - Parâmetros estruturais obtidos para as espécies lenhosas no inselberg Santa Angélica, no município de Alegre, Espírito Santo, Brasil, classificadas de acordo com a DA = densidade absoluta (ind. ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); DoA = dominância absoluta (m².ha⁻¹); DoR = Dominância relativa (%); FA = frequência absoluta (%); FR = frequência relativa (%); e, IVI = índice de valor de importância (%). 21

CAPÍTULO 2

Tabela 1 - Principais trabalhos utilizados como norteadores para a confecção e estruturação da discussão da presente revisão bibliográfica. 41

CAPÍTULO 3

Table 1 - p values and the average values ($\pm$ SE, n = 15) of soil pH, nutrient stock, the natural abundance of ¹³C and ¹⁵N, and the stoichiometric relationships of C/N, C/P, and N/P at the 0–10 cm soil layer in three Atlantic Forest inselbergs in southeastern Brazil. Inselbergs: TI = “Três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. Different letters indicate statistical differences in soil chemistry between inselbergs ($p \leq 0.05$) *. 81

Table 2 - Average ($\pm$ SE; n = 9) leaf area (cm²), leaf mass (g), and specific leaf area (SLA) in the *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) trees growing in three Atlantic Forest inselbergs in Espírito Santo State, southeastern Brazil. Inselbergs: TI = “Três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. Specifically for SLA values, the different letters indicate statistical differences among inselbergs ($p \leq 0.05$) *. 83

CAPÍTULO 4

Tabela 1 - Produção de serapilheira por fração e total anual, em $\text{ton} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$, para três inselbergs da Floresta Atlântica do Espírito Santo, onde: PA= Pedra da Aliança, TI= Três Irmãs e SA= Santa Angélica. 117

Tabela 2 - Média da produção mensal de serapilheira por transecto para o inselberg Pedra da Aliança, onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia, G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto. 136

Tabela 3 - Média da produção mensal de serapilheira por transecto para o inselberg Pedra Três Irmãs, onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia, G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto. 137

Tabela 4 - Média da produção mensal de serapilheira por transecto para o inselberg Pedra da Aliança, onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia, G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto. 139

CAPÍTULO 5

Tabela 1 - Médias (N=15 amostras por inselberg) da concentração de macro e micronutrientes e respectivos desvios padrões para o solo (camada de 0-10cm) de três inselbergs localizados na Floresta Atlântica no Sul do Estado do Espírito Santo, onde: PA = inselberg Pedra da Aliança, TI = inselberg Três Irmãs e SA = inselberg Santa Angélica..... 152

Tabela 2 - Médias (N=15 amostras por inselberg) do estoque de macro e micronutrientes e respectivos desvios padrões para o solo (camada de 0-10cm) de três inselbergs localizados na Floresta Atlântica no Sul do Estado do Espírito Santo, onde: PA = inselberg Pedra da Aliança, TI = inselberg Três Irmãs e SA = inselberg Santa Angélica..... 153

Tabela 3 - Médias (N=15 amostras por inselberg) para relações estequiométricas C/N, C/P e N/P e respectivos desvios padrões para o solo (camada de 0-10cm) de três inselbergs localizados na Floresta Atlântica no Sul do Estado do Espírito Santo, onde: PA = inselberg Pedra da Aliança, TI = inselberg Três Irmãs e SA = inselberg Santa Angélica..... 153

Tabela 4 - Valores de p para a comparação entre as frações foliares (folhas mistas, folhas de Pseudobombax e folhas de Tabebuia. Valores de $p < 0.05$ em negrito indicam diferenças nas concentrações ou estoques de nutrientes no compartimento foliar. 154

Tabela 5 - Valores de p para a comparação entre os inselbergs da concentração e estoques totais de nutrientes na serapilheira. Valores de $p < 0.05$ em negrito indicam diferenças nas concentrações ou estoques de nutrientes entre os inselbergs (LMM) no total da serapilheira..... 155

Tabela 6 - Concentração de nutrientes (g.kg^{-1}) e desvio padrão das diferentes frações da serapilheira anual (fev/23 a jan/24), onde: FM = folhas mistas; FP = folhas de *Pseudobombax*; FT = folhas de *Tabebuia*; G = galho; MR = material reprodutivo; e, R = resto, nos três inselbergs estudados, onde: PA = Pedra da Aliança, TI = Três Irmãs e PA = Pedra da Aliança, da Floresta Atlântica do Estado do Espírito Santo. 155

Tabela 7 - Estoque de nutrientes (kg.ha^{-1}) e desvio padrão das diferentes frações, onde: FM = folhas mistas; FP = folhas de *Pseudobombax*; FT = folhas de *Tabebuia*; G = galho; MR = material reprodutivo; e, R = resto, nos três inselbergs estudados, onde: PA = Pedra da Aliança, TI = Três Irmãs e PA = Pedra da Aliança, da Floresta Atlântica do Estado do Espírito Santo. 157

Tabela 8 - Relações estequiométricas e carbono orgânico das diferentes frações, onde: FM = folhas mistas; FP = folhas de *Pseudobombax*; FT = folhas de *Tabebuia*; G = galho; MR = material reprodutivo; e, R = resto, nos três inselbergs estudados, onde: PA = Pedra da Aliança, TI = Três Irmãs e PA = Pedra da Aliança, da Floresta Atlântica do Estado do Espírito Santo. 158

RESUMO

Os inselbergs, afloramentos rochosos isolados da Mata Atlântica, são ecossistemas únicos caracterizados por solos rasos e oligotróficos, grande déficit hídrico e uma biota altamente especializada. Apesar de sua relevância como centros de biodiversidade e endemismo, os processos ecológicos que sustentam estas comunidades, em especial a ciclagem de nutrientes, ainda são muito pouco estudados. Tal fato demonstra que existe uma escassez de estudos sobre ciclagem de nutrientes em inselbergs. Logo, este trabalho teve como objetivo geral avaliar o papel de espécies arbustivo-arbóreas, com foco em *Pseudobombax petropolitanum* e *Tabebuia reticulata*, na ciclagem de nutrientes em inselbergs da Floresta Atlântica do Estado Espírito Santo, testando a hipótese de que estas espécies, por sua dominância, apresentam uma contribuição diferencial para a produção de serapilheira e o aporte de nutrientes nesses ambientes. Foram selecionados três inselbergs, onde foi analisado a química foliar e a retranslocação de nutrientes em populações de *P. petropolitanum*; e, a produção, concentração e estoques de nutrientes na serapilheira produzida pela vegetação lenhosa destes inselbergs com foco nas espécies *P. petropolitanum* e *T. reticulata*. Os resultados revelaram que as populações de *P. petropolitanum* exibem uma notável convergência na maioria dos traços foliares (concentrações de C, N, P, Ca e assinaturas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$), mas também divergências significativas nas concentrações de potássio e magnésio e nas relações estequiométricas (C/P e N/P) em folhas senescentes, sugerindo adaptações locais a condições edáficas e microclimáticas específicas de cada inselberg. A espécie demonstrou uma elevada eficiência na retranslocação de nutrientes antes da senescência foliar, especialmente para nitrogênio (53-61%) e fósforo (68-76%), uma estratégia crucial de conservação de recursos em solos pobres. De forma crucial, os dados confirmaram a hipótese central: *P. petropolitanum* e *T. reticulata*, as espécies com maior valor de importância (IVI), foram as principais contribuintes para a produção total de serapilheira e para o retorno de nutrientes ao solo, atuando como verdadeiras engenheiras do ecossistema. Conclui-se que a ciclagem de nutrientes nos inselbergs é um processo modulado pela interação entre as condições ambientais distintas e pelas estratégias ecofisiológicas (caducifolia) das espécies lenhosas dominantes.

Palavras-chave: Afloramentos Rochosos; Ciclagem de Nutrientes; Conservação; Espécies-chave; Floresta Atlântica; Isótopos Estáveis ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$); Inselbergs; *Pseudobombax petropolitanum*; Retranslocação; Serapilheira; *Tabebuia reticulata*.

ABSTRACT

Inselbergs, isolated rocky outcrops in the Atlantic Forest, are unique ecosystems characterized by shallow, oligotrophic soils, significant water deficit, and a highly specialized biota. Despite their relevance as centers of biodiversity and endemism, the ecological processes that sustain these communities, especially nutrient cycling, are still poorly studied. This fact demonstrates a scarcity of studies on nutrient cycling in inselbergs. Therefore, this work aimed to evaluate the role of shrubby-arboreal species, focusing on *Pseudobombax petropolitanum* and *Tabebuia reticulata*, in nutrient cycling in inselbergs of the Atlantic Forest in the state of Espírito Santo, testing the hypothesis that these species, due to their dominance, present a differential contribution to litter production and nutrient input in these environments. Three inselbergs were selected, where leaf chemistry and nutrient retranslocation in *P. petropolitanum* populations were analyzed; and the production, concentration, and stocks of nutrients in the litter produced by the woody vegetation of these inselbergs were studied, focusing on the species *P. petropolitanum* and *T. reticulata*. The results revealed that *P. petropolitanum* populations exhibit remarkable convergence in most leaf traits (concentrations of C, N, P, Ca and isotopic signatures of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), but also significant divergences in potassium and magnesium concentrations and in stoichiometric ratios (C/P and N/P) in senescent leaves, suggesting local adaptations to edaphic and microclimatic conditions specific to each inselberg. The species demonstrated high efficiency in nutrient retranslocation before leaf senescence, especially for nitrogen (53-61%) and phosphorus (68-76%), a crucial resource conservation strategy in poor soils. Crucially, the data confirmed the central hypothesis: *P. petropolitanum* and *T. reticulata*, the species with the highest importance value (IVI), were the main contributors to total litter production and nutrient return to the soil, acting as true ecosystem engineers. It is concluded that nutrient cycling in inselbergs is a process modulated by the interaction between distinct environmental conditions and the ecophysiological strategies (deciduousness) of the dominant woody species.

Keywords: Rocky Outcrops; Nutrient Cycling; Conservation; Key Species; Atlantic Forest; Stable Isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$); Inselbergs; *P. petropolitanum*; *T. reticulata*; Retranslocation; Leaf litter.

ESTRUTURA DA TESE

O presente documento de tese foi estruturado em forma de capítulos, começando com uma Capítulo 1- **Introdução Geral** e apresentação das áreas de estudo da presente pesquisa. O **Capítulo 2** é composto por uma revisão bibliográfica sobre a ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos com foco em afloramentos rochosos. No **Capítulo 3** abordamos a temática de teores e translocação de nutrientes em três populações de *Pseudobombax petropolitanum* – uma espécie litófica chave - estabelecidas em três inselbergs da Floresta Atlântica. No **Capítulo 4** nós avaliamos a contribuição de duas espécies para a produção de serapilheira em vegetação lenhosa de inselbergs da Floresta Atlântica no Espírito Santo. Por fim, no **Capítulo 5**, nós avaliamos a contribuição de duas espécies para a ciclagem de nutrientes (teores nutricionais) em vegetação lenhosa de inselbergs na Floresta Atlântica no Espírito Santo, e fechando com as considerações finais.

CAPÍTULO 1: INTRODUÇÃO GERAL

1. Mata Atlântica

De acordo com a comunidade acadêmica, o Brasil é o país que possui a maior biodiversidade do mundo levando em consideração genes, indivíduos, espécies, ecossistemas e populações, sendo as políticas para a conservação desses recursos e o domínio Mata Atlântica é o mais drasticamente afetado pela fragmentação florestal (Wilson, 1998; Melo et al., 2015). Os pequenos fragmentos de Mata Atlântica estão inseridos em uma matriz composta por áreas agrícolas, florestas plantadas, além de várias regiões metropolitanas (Ribeiro et al., 2009; Rezende et al., 2018).

A Mata Atlântica ocupava uma área de 1,3 milhões de km² se estendendo por 17 estados da costa leste do Brasil, onde moram 72% da população brasileira, concentra 70% do PIB nacional e, devido a ocupação e atividades antrópicas, atualmente restam cerca de 12,4% de sua área original (Fundação SOS Mata Atlântica, 2020). O Domínio Mata Atlântica é considerado um 'hotspot' mundial com grande biodiversidade, apresentando 15.179 espécies de plantas (metade das quais são endêmicas), sendo essencial o desenvolvimento de estudos e ações de conservação a fim de reverter o atual cenário de sua degradação (Myers et al., 2000; Couto et al., 2013; BFG, 2015).

2. Inselbergs

Os inselbergs (do alemão Insel = ilha e Berg = montanha) (Bornhardt, 1900) representam um ecossistema único e formam excelentes sistemas-modelo para abordar questões centrais da pesquisa de biodiversidade como, por exemplo, o tamanho mínimo de populações e consequências da fragmentação (Porembski, 2012). No Brasil, os inselbergs são comumente chamados de 'Pão de Açúcar', sendo caracterizados por afloramentos rochosos de origem gnáissicos ou graníticos em forma de cúpula, se elevando proeminentemente das terras baixas circundantes, formando ilhas rochosas terrestres dentro da floresta tropical e tal formação é encontrada em grande parte da extensão da Mata Atlântica (Porembski, 2007; De Paula et al., 2016).

Inúmeras ilhas oceânicas do planeta se destacam por apresentarem uma fauna e flora únicas, como táxons morfologicamente e ecologicamente incomuns, geralmente endêmicos, onde tal singularidade é consequência do seu

isolamento geográfico e vêm despertando o interesse de diversos pesquisadores ao redor do mundo (Porembski, 2012). O isolamento espacial e ecológico observado em ilhas oceânicas como barreira a migração e dispersão de espécies não se limita às mesmas, pois diversos ecossistemas continentais (como os inselbergs) também se encontram isolados, apresentando atributos ecológicos peculiares, como ‘ilhas-habitat’, ou seja, picos de montanhas, cavernas, são exemplos dessas ilhas (Porembski, 2007). Dentre as diversas fitofisionomias apresentadas pelo bioma Mata Atlântica, destacam-se os inselbergs, que são caracterizados por serem ambientes xéricos, estressantes que acabam por selecionar uma biota especializada (Monge et al., 2021).

Os inselbergs apresentam como características a presença de solos - quando presentes - rasos, menor grau de desenvolvimento, predominância de textura arenosa, pouco profundos, superaquecidos e são edaficamente pobres, além das altas taxas evapotranspirativas, dificultando o estabelecimento e o desenvolvimento de muitas espécies de plantas, principalmente espécies lenhosas de maior porte (Larson et al., 2000; Scarano, 2002; Benites et al., 2007; Porembski, 2007). Estudos realizados na Serra do Espinhaço e Mantiqueira, apontam características de solos rasos, arenosos, com alta saturação por alumínio e teores variados de matéria orgânica (Benites et al., 2007). Ainda segundo os autores, Neossolos Litólicos, Organossolos e Cambissolos são as classes de solos dominantes nesses afloramentos, formando um mosaico pedológico, sendo que existem solos endêmicos desses ambientes, provavelmente devido as características específicas da rocha matriz, da topografia e também da vegetação.

3. Ecologia de Florestas Tropicais e Inselbergs

Os serviços ecossistêmicos são influenciados pela diversidade de espécies que estão presentes no ambiente (Villela & Proctor, 1999). Dessa forma, a diversidade da comunidade vegetal desempenha papéis importantes em ecossistemas naturais, seja nos padrões da ciclagem de nutrientes ou influência na fertilidade do solo (Hobbie, 1992; Haghverdi & Koock, 2019; Villela et al., 2020). Hobbie (1992, 2015) afirma que as espécies exercem efeitos mais importantes no controle da fertilidade do ecossistema do que os fatores abióticos.

Outros autores (Villela & Proctor, 1999; Villela et al., 2006) também observaram a influência das espécies na ciclagem de nutrientes em florestas tropicais.

Os estudos em vegetações de inselbergs sempre foram negligenciados (Porembski, 2007), sendo que tal cenário mudou na última década com o desenvolvimento de estudos na África tropical e na América do Sul, que permitiram uma melhor compreensão de sua flora e vegetação, porém ainda existem grandes lacunas de conhecimento no que tange aos aspectos de dados florísticos básicos da vegetação lenhosa (apesar do grande avanço nos últimos anos) e ecologia de inselbergs em diversas regiões do planeta (Porembski, 2012) e no estado do Espírito Santo (Couto et al., 2017).

Dentre as causas apontadas como causadores das grandes diferenças observadas entre a vegetação dos inselbergs comparada à vegetação circundante são as condições edáficas limitadas, ou seja, baixa disponibilidade de água, solos rasos e pobres em nutrientes, além das condições microclimáticas (elevado grau de insolação e taxas evaporativas) nos inselbergs (Cantlon, 1953; Phillips, 1982; Porembski, 1998; Do Carmo et al., 2016). Vale salientar que muitos afloramentos rochosos apresentam heterogeneidade topográfica local, propiciando grandes variações microclimáticas e, tais fatores, exercem uma forte influência na composição e estrutura das comunidades vegetais, alterando as condições do meio ambiente assim como as oportunidades e meios para o estabelecimento e coexistência dos grupos funcionais (Larson et al., 2000; Szarzynsky, 2000; Kruckeberg, 2004; Jacobi et al., 2007, 2015; Lavorel et al., 2007; Violle & Jiang, 2009; Mucina & Wardell-Johnson, 2011). Em regiões montanhosas, a elevação e a topografia são fatores que também exercem influência na mudança da estrutura e diversidade florística em florestas tropicais (Homeier et al., 2010).

As interações ecológicas entre as espécies, tanto positivas quanto negativas (para uma das espécies envolvidas), têm forte influência na estrutura das comunidades vegetais e sua compreensão pode contribuir para o aprimoramento de técnicas de restauração ecológica (Callaway, 2007; Banuet & Verdú, 2008; De Melo et al., 2015). A facilitação entre espécies vegetais já é um tema bastante discutido na literatura (Tirado & Pugnaire, 2005; De Melo et al., 2015). Porém, os mecanismos de interação positiva entre espécies de plantas, ou facilitadores, podem agir concomitantemente com os mecanismos de

competição por recursos, sendo o efeito que uma espécie exerce sobre a outra deverá ser o resultado de diversas interações, muitas das vezes complexas e variadas (Callaway, 1995; Armas & Pugnaire, 2005; Beduschi & Castellani, 2008). Espécies que apresentam uma copa grande podem ser boas facilitadoras (Arantes et al., 2014), pois a arquitetura de sua copa promove uma redução da temperatura do solo, contribui no incremento da disponibilidade de nutrientes via serapilheira, além de reduzir os níveis de radiação e promover um microclima favorável ao desenvolvimento de diversos organismos (Brooker et al., 2008; Cunha Neto et al., 2013).

Nos ambientes áridos, o aporte de serapilheira e o sombreamento promovido pela copa das árvores contribuem para minimizar as altas temperaturas e a escassez hídrica (Schwinning, 2004), sendo a facilitação um processo comum nesses ecossistemas (Scarano et al., 2004; Navarro-Cano et al., 2019). Segundo Holmgren et al. (1997), nos ambientes secos a facilitação ocorre quando o benefício da diminuição do estresse hídrico, nos indivíduos que estão localizados abaixo da copa de outras plantas, é superior aos efeitos da diminuição das taxas fotossintéticas em decorrência da menor luminosidade. A facilitação também ocorre em termos nutricionais, tal como verificado para a espécie *Clusia hilariana* em uma restinga no norte do estado do Rio de Janeiro, onde esta foi considerada uma espécie facilitadora (ou chave) nas moitas da vegetação de restinga devido a sua dinâmica nutricional, grande aporte de matéria orgânica, lenta decomposição e liberação de nutrientes, o que permite uma maior disponibilidade de nutrientes nesses ambientes (Vilella et al., 2020).

Em vários aspectos, os inselbergs se assemelham com as planícies costeiras arenosas, pois apresentam baixa retenção de água e escassez de nutrientes no solo, impedimentos para a fixação de raízes, exposição a ventos, altas temperaturas e irradiação, altas taxas de evaporação, que são condições limitantes para o crescimento da vegetação (Larson et al., 2000; Couto et al., 2020), ou seja, se assemelham a qualquer ambiente xerófito. As plantas que se desenvolvem nesses ambientes rupícolas restritivos, apresentam um crescimento lento, expressiva longevidade e capacidade de fixação as rochas, o que proporciona a ocorrência de um elevado número de espécies geograficamente restritas, altamente especializadas e ameaçadas (Alves, 1994; Porembski et al., 1998; Larson et al., 2000; De Paula et al., 2016). Alguns

trabalhos mostram a importância da espécie arbustiva *Pseudobombax petropolitanum* em vegetações lenhosas de inselbergs (Couto et al., 2016, 2022, 2025; Covre et al., 2021, 2025) e Couto et al. (2022) concluem que esta espécie é responsável, devido a sua arquitetura e tamanho, pela manutenção da biodiversidade nos inselbergs brasileiros onde elas ocorrem e por apresentarem uma elevada riqueza. O endemismo encontrado e o número de espécies ameaçadas dos epífitos nelas presentes (Couto et al., 2022), além de depositarem grande quantidade (aproximadamente 50% da fração foliar – este estudo) de matéria orgânica no solo, por serem caducifólias (Gribel, 1988), fizeram com que esta espécie fosse considerada fundamental nos inselbergs do ES e, devido a sua importância nesses ambientes, ela foi escolhida como um dos focos do presente projeto.

A profundidade do solo (Groger; Huber, 2007), a topografia (Benites et al., 2007) e as propriedades físico-químicas do solo (Reatto et al. 2008; Ribeiro & Walter, 2008) são um conjunto de fatores abióticos que podem desempenhar um importante papel na formação de habitats heterogêneos, com diferentes fitofisionomias, sendo esses fatores limitantes nos inselbergs. O oligotrofismo dos solos de afloramentos rochosos associado a limitações químicas e físicas, induzem as plantas a desenvolver estratégias de adaptações fisiológicas e morfológicas (Benites et al., 2007). Covre (2021), estudando comunidades lenhosas de inselbergs na Bacia do Rio Itapemirim, ES, observou uma correlação positiva entre a profundidade do solo com a presença de um maior número de espécies, indivíduos e diversidade, onde os locais com solos mais profundos (>42 cm) apresentaram uma tendência de maior abundância, riqueza e diversidade de espécies enquanto os locais que apresentaram maior rochosidade e declividade foram negativamente correlacionadas com a riqueza de espécies. Ainda segundo o autor, em relação aos fatores físico-químicos do solo, houve uma correlação positiva entre teor de argila e abundância, riqueza e diversidade de espécies. Por se tratarem de solos raros e ameaçados de extinção, devido a ação antrópica, que acelera o processo de degradação, sua preservação é estratégica (Benites et al., 2007) e este estudo se mostra como uma ferramenta para contribuir no enriquecimento do conhecimento desses solos únicos.

3.1. Ciclagem de Nutrientes

Para entendermos a dinâmica dos ecossistemas, é necessária uma abordagem integrada e dinâmica que combine as ecologias funcional e comunitária, sendo a ciclagem de nutrientes um exemplo plausível por conseguir unir cada organismo aos principais fluxos de materiais nos ecossistemas (Theis et al., 2022). A compreensão dos mecanismos responsáveis e variáveis que influenciam a estabilidade da comunidade vegetal é de suma importância para que se possa realizar o manejo buscando a sustentabilidade dos ecossistemas florestais (Inkotte et al., 2019). Fatores topográficos do ambiente como elevação, orientação, inclinação e geometria das encostas (côncavas ou convexas) e posição na paisagem também exercem influência na dinâmica da serapilheira na Mata Atlântica (Godinho et al., 2013; Santos et al., 2017), assim como em florestas tropicais de uma forma geral (Santos et al., 2019).

Diversos estudos (ex. Villela et al., 1998; Kindel et al., 1999; Vital et al., 2004; Nascimento, 2005; Villela et al., 2006, 2012; Silva & Villela, 2015; Martinelli et al., 2017; Camara et al., 2018; Santos et al., 2019; Gomes Junior et al., 2022) já foram desenvolvidos na Mata Atlântica abordando a temática de ciclagem de nutrientes. Mais recentemente, diversos estudos tem sido desenvolvidos em inselbergs brasileiros (Couto et al., 2013, 2016, 2017, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2025; Covre et al., 2021; Francisco et al., 2018, 2019, 2023) porém, todos relacionados a florística e fitossociologia, sejam com vegetação lenhosa, herbácea ou epífitas. Entretanto, poucos são os estudos que abordaram a temática de ciclagem de nutrientes nesses ambientes, tal como o de De Freitas et al. (2015) que quantificaram a biomassa, teor e conteúdo de nutrientes na serapilheira acumulada no solo no inselberg Pedra dos Pontões em Mimoso do Sul, ES, onde dividiram em frações folhas mistas (que representaram 80,4% do total acumulado) e folhas de “Pseudobombax” (que representaram 19,6% do total acumulado) e correlacionaram os teores de nutrientes com variáveis climáticas. Os autores concluíram que o acúmulo de serapilheira não se mostrou sazonal e que os teores de nutrientes diferiram entre os diferentes meses do período de estudo ($p < 0,05$), com exceção do enxofre da fração “Pseudobombax”.

A serapilheira corresponde a todo o material vegetal depositado no solo pelas plantas como galhos, folhas, flores, sementes, frutos, (Proctor, 1983;

Caldeira et al., 2008; Cunha Neto et al., 2013; Inkotte et al., 2019). Este compartimento desempenha muitos papéis importantes dentro de um ecossistema florestal, servindo de refúgio para microfauna, proteção contra as forças erosivas como a chuva, reduz as flutuações de umidade e temperatura do solo, sua decomposição é um processo fundamental para manutenção dos ciclos biogeoquímicos (Ewell, 1976; Waring & Schlesinger, 1985; Moraes, 2002; Caldeira et al., 2010).

As espécies vegetais e a diversidade de plantas desempenham um papel importante nos serviços ecossistêmicos, como influência na disponibilidade e nos padrões da ciclagem de nutrientes, por meio de processos de deposição e decomposição da serapilheira (Hobbie, 1992; Villela & Proctor, 1999; Cunha et al., 2009; Haghverdi & Koock, 2019; Villela et al., 2020). Dentre os fatores que influenciam os teores de nutrientes presentes na serapilheira, podemos citar às condições do solo, a composição florística, a habilidade de cada espécie em absorver, utilizar e redistribuir os mesmos, do habitat aonde ela está inserida e da idade das árvores (Aerts & Chapin, 2000; Cunha Neto et al., 2013; Riggs et al., 2015). Segundo Hobbie (1992), espécies vegetais que se desenvolvem em ambientes pobres nutricionalmente, tendem a apresentar um crescimento mais lento e apresentam uma maior eficiência no uso de nutrientes; já as espécies que se desenvolvem em ambientes com concentrações mais elevadas de nutrientes, tendem a crescer mais rapidamente produzindo uma serapilheira com alta qualidade nutricional contribuindo para uma ciclagem de nutrientes mais acelerada.

A litologia em solos rasos, semelhantes a inselbergs, controla tanto a composição quanto a taxa de liberação de nutrientes em solos derivados de rochas, onde a absorção pelas plantas, seguida pela liberação por meio da serapilheira, pode explicar o déficit de nutrientes de alta solubilidade observado nos solos litólicos dos inselbergs (Von Blanckenburg et al., 2021). A serapilheira foliar se destaca como sendo a principal fonte de retorno de nutrientes ao sistema planta-solo-plantas (Vitousek, 1984; Saiter et al., 2009). Em termos de quantidade e conteúdo de nutrientes orgânicos e inorgânicos, a fração foliar é a mais representativa (Proctor, 1987; Villela & Proctor, 1998; Espig et al., 2009; Marafiga et al., 2012; Godinho et al., 2013; Urbano et al., 2018; Gripp et al., 2020), desempenhando papel essencial na dinâmica dos ecossistemas florestais

pois, ao ser decomposta, torna-se fonte de nutrientes para as plantas, participa de forma ativa no incremento da fertilidade do solo, além de proteger o solo da erosão (Sheer, 2008; Paula et al., 2009; Giácomo et al., 2012; urbano et al., 2018). Esta permite analisar uma possível reestruturação de ambientes florestais antropizados e o conhecimento da dinâmica de produção de serapilheira se destaca como uma ferramenta importante para estimar o potencial de regeneração de uma área através do aporte e ciclagem de nutrientes (Costa et al., 2010; Nascimento et al., 2018).

3.2. Eficiência no Uso de Nutrientes (EUN) e Retranslocação

Existem várias definições de EUN, mas é sempre uma estimativa da produtividade por unidade de absorção ou perda de nutrientes (Vitousek, 1982; Aerts & Chapin, 2000; Fixen et al., 2015) e pode ser afetado pelas relações solo-planta-água (Fixen et al., 2015). Segundo Vitousek (1982), a eficiência no uso de nutrientes de uma floresta é o inverso da concentração de nutrientes acima do solo. Já de acordo com definição de Chapin (1980), corresponde a quantidade de matéria seca produzida por grama de nutriente ou o inverso da concentração do nutriente nos tecidos, ou ainda, como o Coeficiente de Utilização Biológico (CUB) dos nutrientes, que é uma medida ecológica que engloba uma gama de diversos processos fisiológicos como, por exemplo, a forma de absorção dos nutrientes pelas plantas e como eles serão utilizados para a produção de biomassa (Alongi; Clough; Robertson, 2005).

A EUN geralmente é mais elevada em comunidades estabelecidas em solos de baixa fertilidade aonde as plantas apresentam folhas com tempo de vida maior e mecanismos para diminuir as perdas de nutrientes (Aerts & Chapin, 1999; Vitousek, 2004). Plantas em estágio sucessional em áreas degradadas podem apresentar diferentes estratégias quanto ao acúmulo e ao uso dos nutrientes e, nem sempre, o maior acúmulo de determinado elemento irá culminar em uma melhor eficiência do seu uso (Silva et al., 2006). Entretanto, sabe-se que espécies vegetais de rápido crescimento apresentam melhores habilidades para adquirir e usar esses nutrientes, porém são menos tolerantes quando tais recursos são escassos (Reich, 2014).

A retirada de nutrientes (retranslocação) das folhas senescentes e outras partes da planta antes da abscisão foliar, permite que uma planta use a mesma

unidade de nutriente para construir várias folhas ou outras partes vegetais (Clark, 1977; Turner, 1977). Segundo Parron et al. (2015), a retranslocação (ou ciclagem interna) de nutrientes ou ciclo biológico pode ser dividido em ciclo bioquímico, que está relacionado à movimentação interna de nutrientes entre os tecidos da própria árvore, e ciclo biogeoquímico, que corresponde a ciclagem de nutrientes entre o solo e a biomassa por meio da absorção de nutrientes, queda de resíduos da parte aérea e decomposição do material.

Uma importante estratégia utilizada por plantas caducifólias é sua capacidade de remobilizar nutrientes e compostos de carbono (estocagem) antes da senescência foliar (Martins, 2007) conferindo a esses vegetais uma maior independência dos nutrientes externos (Cherbuy et al., 2001), sendo que a retranslocação desses elementos pode incluir tanto a recirculação das reservas quanto a reciclagem dos tecidos senescentes (Chapin et al., 1990). Portanto, em florestas tropicais, o estudo da retranslocação em espécies vegetais é importante, pois as taxas de crescimento, a eficiência no uso da água e nutrientes a fim de produzir biomassa vai variar de espécie para espécie e pode estar associado a um espectro de economia de madeira (crescimento lento) (Baligar et al., 2001; Chave et al., 2009).

Alguns autores dizem que as espécies de plantas que se desenvolvem em áreas que apresentam limitação nutricional tendem a apresentar uma maior EUN e maiores concentrações de nutrientes quando comparadas com espécies que crescem em solos com alta disponibilidade de nutrientes, provavelmente devido a diferentes estratégias de conservação de nutrientes nas folhas (Proctor, 1983; Aerts & Chapim, 2000; Carrera et al., 2003; Vitousek, 2004).

4. Processos de Decomposição

A velocidade de decomposição da serapilheira e consequente liberação de nutrientes desta, são dependentes de condições físicas (por exemplo: umidade e temperatura) e químicas do ambiente, além da qualidade orgânica e nutricional do material aportado, sendo que a decomposição geralmente ocorre com maior rapidez em regiões que apresentam maior temperatura e umidade (Swift & Anderson, 1989; Machado, 2011; Santana et al., 2011; Urbano et al., 2018). Tais fatores irão controlar as taxas de decomposição da serapilheira, atuando diretamente na comunidade e na atividade dos (micro) organismos e

fauna decompositores do solo (Ge et al., 2013). Outros fatores, tais como os teores de celulose, hemicelulose e lignina, que são componentes estruturais das folhas, também exercem grande influência nos índices de degradabilidade (Bachega, 2012). Villela e Proctor (2002), afirmam que diferentes taxas de decomposição e liberação de nutrientes pelas folhas de cada espécie podem ser observadas, sendo os fatores que exercem influência sobre a dinâmica de decomposição estão relacionados a qualidade nutricional das folhas onde o ambiente é um fator determinante para seu funcionamento.

Além do clima, diversos outros fatores irão atuar irão influenciar nos processos de decomposição do material vegetal, como as relações Carbono/Nitrogênio (C/N), Nitrogênio/Fósforo (N/P), lignina/N, dentre outros, do resíduo vegetal (Espindola et al., 2006; Bachega, 2012). Na literatura estão disponíveis diferentes índices de suscetibilidade a decomposição da serapilheira foliar que podem ser utilizados para distinguir as espécies (Melillo et al., 1989; Cortez et al., 1996). É sabido que teores mais elevados de compostos como a lignina, que é altamente recalcitrante, ou seja, de difícil decomposição, irão apresentar uma correlação negativa com as taxas de decomposição (Hattenschwiler; Jorgensent, 2010; Barantal et al., 2011). Entretanto, espécies que apresentam um material vegetal rico em N geralmente apresentam taxas de decomposição mais aceleradas (Bachega, 2012).

Os processos envolvidos na decomposição da serapilheira em um ecossistema podem ser considerados como um contínuo, sendo caracterizada em duas fases: uma inicial aonde a perda de massa é constante e uma fase de perda lenta dominada pela degradação de 'lignocelulose' (Melillo et al., 1989; Bachega, 2012). Elevados teores de lignina ou compostos aromáticos conferem ao material orgânico maior resistência à penetração de organismos decompositores, ao passo que altos teores de celulose ou carboidratos solúveis favorecem atuação de organismos detritívoros (Moreira & Siqueira, 2006). Todavia, devido a dinâmica envolvida nesses processos, diversos são os fatores que regulam a velocidade de decomposição do material orgânico.

5. Isótopos de Carbono e Nitrogênio

Estudos mostram que plantas adaptadas a solos pobres frequentemente apresentam estratégias conservadoras de uso de nutrientes, como baixa taxa de

crescimento e maior alocação em tecidos persistentes, o que influencia o balanço do nitrogênio (Sternner & Elser, 2002). A abundância natural do isótopo pesado ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) pode fornecer informações valiosas sobre as fontes de nitrogênio disponíveis para as plantas e suas estratégias de aquisição (Handley & Raven, 1992). Valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ podem indicar que a planta utiliza predominantemente nitrato como fonte de N ou que está em um sistema com forte volatilização de amônia; por outro lado, baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$ estão associados ao uso de amônio ou à fixação de N_2 atmosférico via bactérias ou micorrizas (Craine et al., 2009). Essa variação funcional no $\delta^{15}\text{N}$ reflete a interação entre características das espécies de plantas e as condições ambientais locais. Em inselbergs, espera-se que essas diferenças sejam ainda mais pronunciadas devido à restrição de recursos (como água) e à presença de adaptações únicas, como interações simbióticas com micorrizas e bactérias fixadoras de nitrogênio.

As árvores que têm um crescimento mais acelerado geralmente irão apresentar um tempo de vida menor de suas raízes, maiores teores de N e menor densidade de sua madeira (McCormack et al., 2012); irão apresentar uma alta capacidade de translocar água e adquirir e usar nutrientes e luz para fixação do carbono e seus tecidos são menos resistentes a decomposição (raízes, caules e folhas) além de serem menos tolerantes a recursos limitados (água, nutrientes e luz) (Reich, 2014). Já as plantas de crescimento lento desenvolveram mecanismos de proteção contra a perda de átomos carbono, como baixas taxas de respiração e renovação das folhas além de apresentarem uma maior capacidade de suportar o baixo potencial hídrico sem a perda de turgor (resistência ao estresse por seca) (Reich, 2014). Plantas de crescimento lento apresentam carbonos em conjuntos estruturais mais recalcitrantes e persistentes, ou seja, resistentes (De Deyn et al., 2008). A compreensão de como as plantas utilizam a água e quais estratégias elas desenvolvem para lidar com as variações microclimáticas extremas (ex. disponibilidade hídrica e o estresse térmico), em ambientes dos inselbergs é necessária. O fracionamento isotópico do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) é um indicador funcional relevante para entender a eficiência do uso da água e a estratégia fotossintética das plantas (Farquhar et al., 1989; Wang & Pataki, 2010). Plantas que mantêm os estômatos abertos por mais tempo em ambientes menos estressantes tendem a apresentar maior

fracionamento isotópico (incorporam o isótopo mais leve ^{12}C), devido à discriminação preferencial contra o ^{13}C (mais difícil de ser incorporado) durante a assimilação de CO_2 (Farquhar et al., 1989; Brugnoli & Farquhar, 2000). Uma relação positiva entre o teor de carbono (C) nas folhas e o $\delta^{13}\text{C}$ sugeriria que, à medida que a fotossíntese se intensifica (mais carbono assimilado), o fracionamento isotópico aumenta (O'Leary, 1988; Brugnoli & Farquhar, 2000). Isso ocorre porque as plantas que conseguem manter os estômatos abertos por mais tempo permitem maior difusão de CO_2 , aumentando a discriminação contra o ^{13}C (Farquhar et al., 1989). Em contraste, plantas em ambientes mais estressantes, onde os estômatos permanecem fechados por longos períodos, tendem a mostrar menor discriminação isotópica e valores mais altos de $\delta^{13}\text{C}$, indicando maior eficiência do uso da água (Seibt et al., 2008; Ma et al., 2023).

Assim sendo, uma melhor compreensão sobre a dinâmica da ciclagem de nutrientes, velocidade de retorno desses elementos dentro desses ecossistemas únicos e o papel das principais espécies nesses processos, se tornam ferramentas importantes para o conhecimento da função de cada espécie arbustiva-arbórea no sistema. Este estudo também pretende avaliar o papel das espécies *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) e *Tabebuia reticulata* A.H.Gentry no que tange sua contribuição para a produção e o aporte de nutrientes e da serapilheira, uma vez que é uma espécie dominante nesses ambientes rupestres (Covre, 2021; Couto et al., 2022,2025).

Poucos estudos já foram desenvolvidos no Brasil e no mundo para a ciclagem de nutrientes em inselbergs. Segundo Martinelli (2007), os inselbergs localizados na região sul do estado do Espírito Santo merecem destaque como áreas prioritárias para estudos florísticos para criação de áreas protegidas. Entretanto, esses ambientes são altamente ameaçados pela exploração de rochas ornamentais (Campello, 2000) até os dias atuais, principalmente no Sul do Estado do Espírito Santo, que é o maior exportador de rochas ornamentais do Brasil, segundo dados da Associação Brasileira de Rochas Ornamentais (ABIROCHAS, 2018). Esse fato demonstra a importância do desenvolvimento de novos estudos sobre a ecologia de inselbergs, principalmente na área de ciclagem de nutrientes, uma vez que são escassos e o conhecimento de toda essa dinâmica é essencial para que ações de manejo, restauração e conservação sejam desenvolvidas (Couto et al., 2017). Logo, este trabalho

apresenta uma relevante importância para a comunidade científica, pois irá preencher uma lacuna de conhecimentos sobre a dinâmica da ciclagem de nutrientes nesses ecossistemas únicos - uma vez que no Brasil existe apenas um trabalho sobre o tema (como já citado) -, além da contribuição das espécies dominantes dentro do processo.

OBJETIVO GERAL E HIPOTESE GERAL

A presente tese tem como objetivo geral avaliar o papel de espécies arbustivo-arbóreas, com foco em *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) e *Tabebuia reticulata* A.H.Gentry, na ciclagem de nutrientes em inselbergs da Floresta Atlântica do Espírito Santo, investigando aspectos como a retranslocação de nutrientes, a composição química foliar, a produção e a variação temporal de deposição da serapilheira, bem como as concentrações e aportes de nutrientes via serapilheira, considerando a contribuição diferencial dessas espécies para os processos de ciclagem na vegetação lenhosa de inselbergs.

As espécies de maior valor de importância, *Pseudobombax petropolitanum* (nos inselbergs Pedra da Aliança e Pedra Três Irmãs) e *Tabebuia reticulata* (no inselberg Santa Angélica), exercem um papel fundamental na ciclagem de nutrientes nesses inselbergs, contribuindo de forma significativa para a produção de serapilheira e para o aporte de nutrientes ao solo através desta, quando comparadas às demais espécies presentes na vegetação lenhosa de inselbergs.

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi desenvolvido em três afloramentos rochosos (inselbergs) (Figura 1), sendo eles: inselberg 'Santa Angélica' (SA) está localizado no município de Alegre (20°43'54" S e 41°25'58" W); inselberg 'Três Irmãs' (TI) está localizado no município de Jerônimo Monteiro (20°46'19" S e 41°21'12" W); e, inselberg 'Pedra da Aliança' (PA) localizado no município de Muqui (20°54'05" S e 41°21'15" W), todos pertencentes a região sul do estado do Espírito Santo (Figura 1). A distância entre os inselbergs do estudo, em linha reta, é de 9.32 km (SA e TI), 12.9 km (TI e PA) e 20.2 (SA e TI) (GoogleEarth).

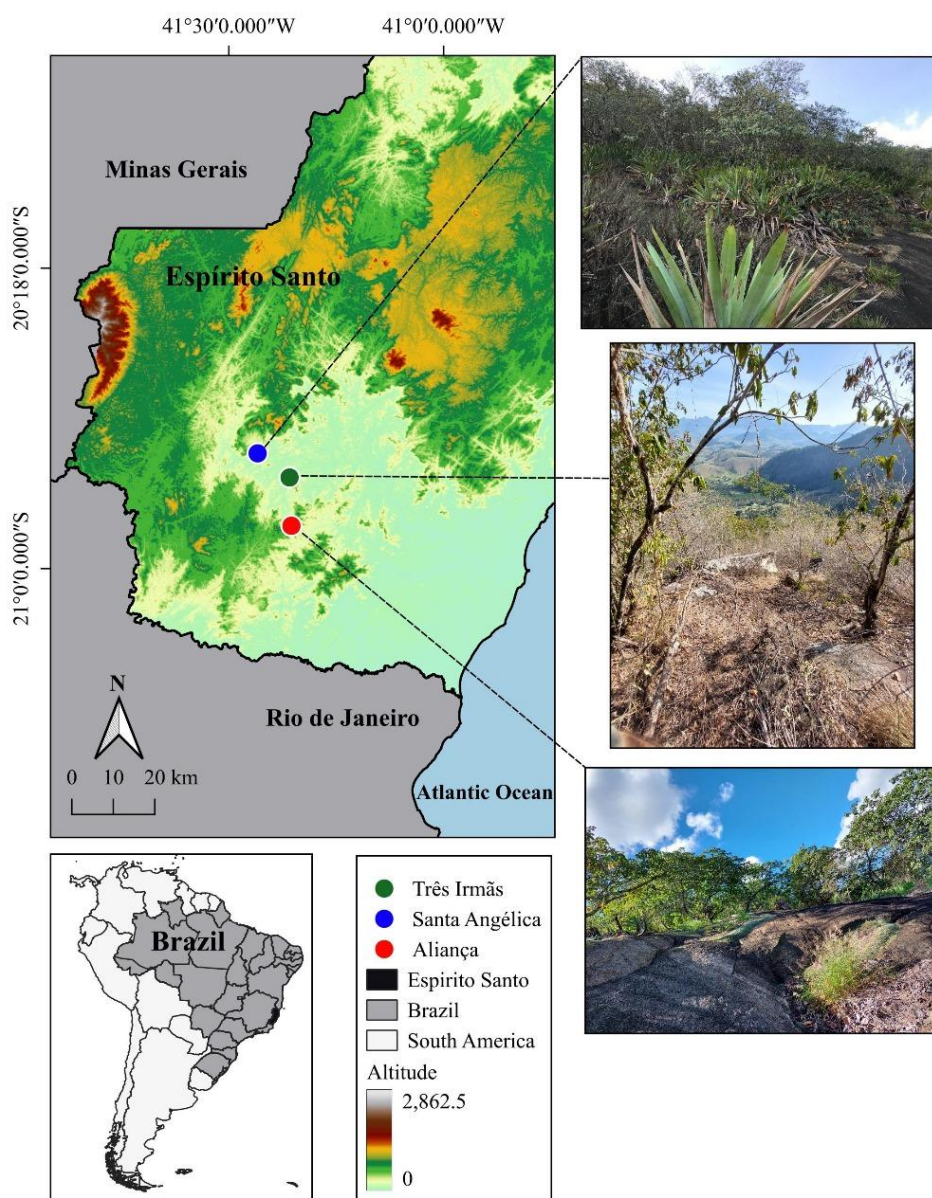


Figura 1 - Localização geográfica dos três inselbergs estudados.

Todos os inselbergs do presente estudo são cercados por pequenos fragmentos de Florestas Estacionais Semidecíduais (Veloso et al., 1991), além de pequenas propriedades rurais com atividades que vão desde a pecuária (seja extensiva ou para produção leiteira), plantações de café (principalmente o Conilon - *Coffea canephora*) até à silvicultura, principalmente o monocultivo de eucalipto (*Eucalyptus* spp.) (Covre, 2021; Couto et al., 2022). Geralmente, em todos os inselbergs, a vegetação lenhosa pode ser classificada como Floresta Estacional Decidual (Formação de Floresta Seca) com deciduidade observada em mais de 80% das espécies arbóreas na estação seca, com dossel aberto (indivíduos dispersos), geralmente de baixa estatura (5 m), raramente ultrapassando os 10 m, apresentando uma flora litofítica (Covre, 2021; Couto et al., 2022).

O clima da região é, segundo Koppen, Aw que apresenta como característica invernos secos e amenos (estação seca – abril a setembro) e verões quentes e úmidos (estação chuvosa – outubro a março) com uma precipitação total anual média de 1200mm. Abaixo (Figura 2), segue as variáveis climatológicas durante o desenvolvimento do presente estudo.

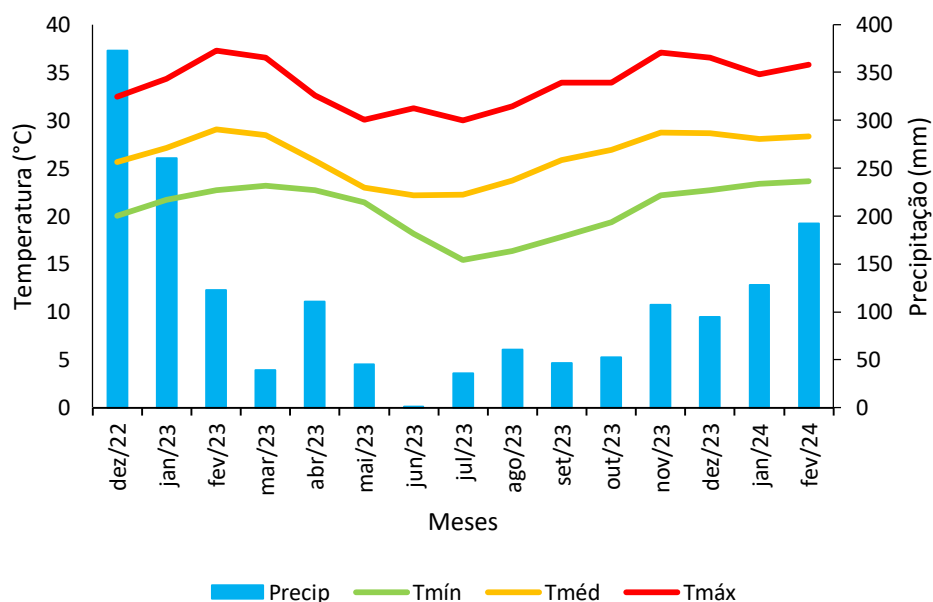


Figura 2 - Precipitação total mensal e temperatura média, temperatura média máxima e mínima observada no período de dezembro/2022 a fevereiro/2024, em Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil. Fonte: os dados de temperatura e precipitação são referentes ao ano do experimento (Dez/22-Fev/24) e foram extraídos da Estação Meteorológica Automática do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal, do Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, da Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.

Caracterização da vegetação

Os três inselbergs estudados - Pedra Três Irmãs (TI), Pedra da Aliança (PA) e Santa Angélica (SA) - apresentam estruturas florísticas distintas, mas compartilham características típicas de vegetações lenhosas rupestres em ambientes de Mata Atlântica: alta especialização ecológica, comunidades fortemente condicionadas pela limitação hídrica, solos geralmente rasos além de grande dependência da ciclagem interna de nutrientes como mecanismo regulador da produtividade vegetal (Porembski, 1998; Larson *et al.*, 2000; Couto *et al.*, 2020; Jerônimo Júnior *et al.*, 2025). Entretanto, diferenças marcantes na composição taxonômica e funcional entre eles podem influenciar diretamente a qualidade nutricional da serapilheira e, portanto, a dinâmica da ciclagem de nutrientes como os processos de decomposição e a disponibilidade de nutrientes no solo (Patoine *et al.*, 2020; Lourenço Júnior *et al.*, 2021).

O inselberg Pedra da Aliança destaca-se como a maior proporção de plantas da família Fabaceae, grupo reconhecido por produzir serapilheira de alta qualidade, com maiores teores de nitrogênio e relação C/N reduzida (Martinelli *et al.*, 2021). Portanto, espécies como *Platypodium elegans*, *Machaerium hirtum*, *Albizia polycephala* e *Parapiptadenia pterosperma* (Couto *et al.*, 2022) contribuem para um padrão de decomposição mais rápido e maior mineralização de N, podendo conferir ao ambiente uma ciclagem de nutrientes relativamente eficiente, rara em afloramentos rochosos. Paralelamente, espécies de Malvaceae, como *Pseudobombax petropolitanum* e *Ceiba erianthos*, complementam a composição da serapilheira, contribuindo especialmente com K e Ca (Freitas *et al.*, 2022). A dominância de *Pseudobombax* na estrutura da vegetação (Couto *et al.*, 2022) sugere importante papel no aporte de biomassa foliar e no equilíbrio químico do solo. Nesse inselberg, a estrutura comunitária favorece um ambiente edáfico ligeiramente mais fértil, sustentado pela entrada contínua de material vegetal lábil.

O inselberg Pedra Três Irmãs apresenta um padrão intermediário: embora menos dominada por Fabaceae do que a Pedra da Aliança, abriga leguminosas importantes como *Calliandra harrisii*, *Anadenanthera peregrina* e *Deguelia costata*, que fornecem um aporte moderado de serapilheira nutritiva (Martinelli *et al.*, 2021). Simultaneamente, espécies de Malvaceae, como *Pseudobombax*

petropolitanum e *Ceiba erianthos*, apresentam ampla dominância estrutural (Covre, 2021) e contribuem com material foliar de decomposição relativamente rápida, embora nutricionalmente menos rico (Freitas et al., 2022) do que o das Fabaceae. Assim, a qualidade da serapilheira no Pedra Três Irmãs tende a apresentar uma qualidade intermediária, combinando elementos lábeis e recalcitrantes, resultando em um balanço funcional relativamente equilibrado para a ciclagem de nutrientes.

Em contraste, o inselberg Santa Angélica caracteriza-se por uma vegetação dominada por espécies com folhas mais coriáceas e recalcitrantes, como *Tabebuia reticulata*, *Eugenia* cf. *bahiensis*, *Aspidosperma gomezianum* e *Trichilia* spp. (Couto et al., 2025), o que resulta em uma serapilheira de baixa qualidade nutricional e decomposição lenta (Morffi-Mestre et al., 2023). A reduzida representatividade de Fabaceae - com destaque apenas para *Parapiptadenia pterosperma* - limita o aporte de N via serapilheira (Martinelli et al., 2021), reforçando o caráter oligotrófico do ambiente. Embora espécies de Malvaceae estejam presentes, sua contribuição é insuficiente para compensar a grande dominância de espécies recalcitrantes, o que tende a conferir a esse inselberg uma ciclagem de nutrientes teoricamente mais lenta.

Dados florísticos

O Inselberg Pedra Três Irmãs (Figura 3) está inserido no Complexo Maciço das Andorinhas, na divisa entre os municípios de Cachoeiro do Itapemirim e Jerônimo Monteiro. Esse maciço é formado por três inselbergs localmente denominados Parada Cristal, Pedra Três Irmãs e Pedra das Andorinhas, com um gradiente altitudinal variando entre 120 m a 600 m (GoogleEarth, 2025) onde o *P. petropolitanum* é a espécie mais abundante (Covre, 2021). Informações sobre a florística e fitossociologia estão presentes na abaixo, na tabela 1.



Figura 3 - Imagem do inselberg Três Irmãs, localizado no maciço das Andorinhas, Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil.

Tabela 1 - Parâmetros estruturais obtidos para as espécies lenhosas no inselberg Pedra Três Irmãs, no município de Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil, classificadas de acordo com o índice de valor de importância (IVI%); Ni = número de indivíduos (por parcela de 400 m²); AB = área basal (m² ha⁻¹); DA = densidade absoluta (ind. ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); FR = frequência relativa (%); DoR = dominância relativa (%).

Família	Espécie	Ni	AB	DA	DR	FR	DoR	IVI
Malvaceae	<i>Pseudobombax aff petropolitanum</i>	14	2,181	87,50	16,28	19,15	59,26	31,56
Rutaceae	<i>Pilocarpus spicatus</i>	34	0,316	212,50	39,53	25,53	8,59	24,55
Bignoniaceae	<i>Tabebuia reticulata</i>	10	0,390	62,50	11,63	14,89	10,60	12,37
Fabaceae	<i>Calliandra harrisii</i>	8	0,482	50,00	9,30	6,38	13,09	9,59
Malvaceae	<i>Ceiba erianthos</i>	6	0,194	37,50	6,98	8,51	5,26	6,92
Apocynaceae	<i>Aspidosperma gomezianum</i>	4	0,015	25,00	4,65	8,51	0,40	4,52
Myrtaceae	<i>Eugenia puniceifolia</i>	4	0,018	25,00	4,65	6,38	0,49	3,84
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum deciduum</i>	3	0,022	18,75	3,49	6,38	0,60	3,49
Fabaceae	<i>Anadenanthera peregrina</i>	2	0,053	12,50	2,33	2,13	1,45	1,97
Fabaceae	<i>Deguelia costata</i>	1	0,010	6,25	1,16	2,13	0,26	1,18
Valores Totais		86	3,680	537,50	100	100	100	100

Fonte: COVRE, 2021.

O inselberg Pedra da Aliança (Figura 4) está localizado na Serra da Aliança no município de Muqui. Essa cadeia de montanhas apresenta altitudes variando entre 150 a 700 m (GoogleEarth, 2025) onde o *P. petropolitanum* é a espécie mais abundante (Couto et al., 2022). Informações sobre a florística e fitossociologia estão presentes na abaixo, na tabela 2.



Figura 4 - Imagem do Inselberg Pedra da Aliança, localizado na Serra da Aliança, Muqui, Espírito Santo, Brasil.

Tabela 2 - Parâmetros estruturais obtidos para as espécies lenhosas no inselberg Pedra da Aliança, no município de Muqui, Espírito Santo, Brasil, classificadas de acordo com o Ni = número de indivíduos (por transecto 50x2m); Ab = abundância; DA = densidade absoluta (ind. ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); FA = frequência absoluta; FR = frequência relativa (%).

Família	Espécie	Ni	Ab	DA (ind.há ⁻¹)	DR (%)	FA	FR (%)
Malvaceae	<i>Pseudobombax</i> sp. nov.	27	28	270	47,37	100	31,25
Apocynaceae	<i>Aspidosperma</i> cf. <i>gomezianum</i>	7	6	70	12,28	30	9,375
Malvaceae	<i>Ceiba erianthos</i>	3	3	30	5,26	30	9,375
Fabaceae	<i>Machaerium hirtum</i>	3	3	30	5,26	30	9,375
Fabaceae	<i>Platypodium elegans</i>	6	6	60	10,53	40	12,5
Fabaceae	<i>Parapiptadenia pterosperma</i>	2	2	20	3,51	10	3,125
Fabaceae	<i>Deguelia costata</i>	2	2	20	3,51	20	6,25
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera membranacea</i>	2	2	20	3,51	20	6,25
Fabaceae	<i>Albizia polycephala</i>	1	1	10	1,75	10	3,125
Bignoniaceae	<i>Tabebuia reticulata</i>	1	1	10	1,75	10	3,125
Malvaceae	<i>Malvaceae</i> sp.	1	1	10	1,75	10	3,125
-	<i>Indet. 1</i>	2	2	20	3,51	10	3,125
TOTAL				570	100,00	320	100

Fonte: COUTO et al., 2022.

O inselberg Pedra Santa Angélica (Figura 5) está localizado no distrito de Santa Angélica, no município de Alegre. Essa cadeia de montanhas apresenta altitudes que variam entre 110 m a 700 m (GoogleEarth, 2025) onde a *Tabebuia reticulata* é a espécie mais abundante (Couto et al., 2025). Informações sobre a florística e fitossociologia estão presentes na abaixo, na tabela 3.



Figura 5 - Imagem do inselberg Santa Angélica, localizado no município de Alegre, Espírito Santo, Brasil.

Tabela 3 - Parâmetros estruturais obtidos para as espécies lenhosas no inselberg Santa Angélica, no município de Alegre, Espírito Santo, Brasil, classificadas de acordo com a DA = densidade absoluta (ind. ha^{-1}); DR = densidade relativa (%); DoA = dominância absoluta ($\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$); DoR = Dominância relativa (%); FA = frequência absoluta (%); FR = frequência relativa (%); e, IVI = índice de valor de importância (%).

Espécie	DA	DR	DoA	DoR	FA	FR	IVI
<i>Tabebuia reticulata</i>	470	41,23	6,46	41,37	100	21,74	34,78
<i>Pseudobombax petropolitanum</i>	190	16,67	3,31	21,19	90	19,57	19,14
<i>Eugenia cf. bahiensis</i>	200	17,54	1,12	7,20	40	8,70	11,15
<i>Parapiptadenia pterosperma</i>	70	6,14	1,42	9,09	60	13,04	9,43
<i>Ceiba erianthos</i>	20	1,75	1,39	8,88	20	4,35	5,00
<i>Erythroxylum cf. subrotundum</i>	40	3,51	0,29	1,84	30	6,52	3,96
<i>Trichilia sp.2</i>	30	2,63	0,35	2,24	30	6,52	3,80
<i>Aspidosperma gomezianum</i>	30	2,63	0,12	0,78	20	4,35	2,59
<i>Eriotheca sp.</i>	10	0,88	0,64	4,13	10	2,17	2,39
<i>Cnidoscolus oligandrus</i>	20	1,75	0,25	1,60	10	2,17	1,84
<i>Trichilia sp.1</i>	20	1,75	0,08	0,52	10	2,17	1,48
<i>Guapira opposita</i>	10	0,88	0,09	0,57	10	2,17	1,21
<i>Clusia mexiae</i>	10	0,88	0,04	0,25	10	2,17	1,10
<i>Spondias venulosa</i>	10	0,88	0,03	0,18	10	2,17	1,08
<i>Kielmeyera membranacea</i>	10	0,88	0,02	0,15	10	2,17	1,07

Fonte: Couto et al., 2025.

REFERÊNCIAS

- AERTS, R.; CHAPIN III, F. S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. In: **Advances in ecological research**. Academic Press, p. 1-67, 1999.
- ALONGI, D. M.; CLOUGH, B. F.; ROBERTSON, A. I. Nutrient-use efficiency in arid-zone forests of the mangroves *Rhizophora stylosa* and *Avicennia marina*. **Aquatic botany**, v. 82, n. 2, p. 121-131, 2005.
- ALVES, R. J. V. Morphological age determination and longevity in some *Vellozia* populations in Brazil. **Folia Geobotanica & Phytotaxonomica**, p. 55-59, 1994.
- ARANTES, C. de S. et al. Forest species colonizing cerrado open areas: distance and area effects on the nucleation process. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, n. 2, p. 143-150, 2014.
- ARMAS, C.; PUGNAIRE, F. I. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 5, p. 978-989, 2005.
- BACHEGA, L. R. **Efeito das espécies na decomposição da serapilheira e na transferência de N entre folhas em plantios mistos de *Eucalyptus grandis* e *Acacia mangium***. 2012. 107p. Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Ciências) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo, 2012.
- BALIGAR, V. C.; FAGERIA, N. K.; HE, Z. L. Nutrient use efficiency in plants. **Communications in soil science and plant analysis**, v. 32, n. 7-8, p. 921-950, 2001.
- BANUET, A. V.; VERDÚ, M. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 96, p. 489-494, 2008.
- BARANTAL, S. et al. Long-term presence of tree species but not chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a neotropical rainforest. **Oecologia**, v. 167, n. 1, p. 241, 2011.
- BEDUSCHI, T.; CASTELLANI, T. T. Estrutura populacional de *Clusia criuva* Cambess.(Clusiaceae) e relação espacial com espécies de bromélias no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC. **Biotemas**, v. 21, n. 2, p. 41-50, 2008.
- BENITES, V. M. et al. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 569-577, 2007.
- BFG. Growing Knowledge: An overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia** 66: 1085-1113, 2015.
- BROOKER, R. W. et al. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of ecology**, p. 18-34, 2008.
- BRUGNOLI, Enrico; FARQUHAR, Graham D. Photosynthetic fractionation of carbon isotopes. In: **Photosynthesis: physiology and metabolism**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 399-434.

CALLAWAY, R. M. Positive interactions among plants. **The Botanical Review**, v. 61, n. 4, p. 306-349, 1995.

CALLAWAY, R. M. Positive interactions and interdependence in plant communities. USA: **Springer**, p. 413, 2007.

CALDEIRA, M. V. W. et al. Quantificação de serapilheira e de nutrientes em uma Floresta Ombrófila Densa. Semina: **Ciências Agrárias**, v. 29, n. 1, p. 53-68, 2008.

CALDEIRA, M. V. W. et al. Ciclagem de nutrientes, via deposição e acúmulo de serapilheira, em ecossistemas florestais. **Tópicos em ciências florestais. Visconde do Rio Branco: Suprema**, p. 57-82, 2010.

CAMARA, R. et al. Relação entre sucessão secundária, solo e serapilheira em uma Reserva Biológica no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 28, p. 674-686, 2018.

CAMPELLO, M. S. Caracterização tecnológica de granitos ornamentais. Belo Horizonte, 123fls. **Dissertação de Mestrado** - Universidade Federal de Minas Gerais, 2000.

CANTLON, J. E. Vegetation and microclimates on north and south slopes of Cushtunk Mountain, New Jersey. **Ecological Monographs**, v. 23, n. 3, p. 241-270, 1953.

CARRERA, A. L. et al. Relationship between plant nitrogen conservation strategies and the dynamics of soil nitrogen in the arid Patagonian Monte, Argentina. **Plant and Soil**, v. 255, n. 2, p. 595-604, 2003.

CHAPIN, F. S. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 11, p. 233-260, 1980.

CHAPIN III, F. S.; SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. The ecology and economics of storage in plants. **Annual review of ecology and systematics**, v. 21, n. 1, p. 423-447, 1990.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, p. 351-366, 2009.

CHERBUY, B. et al. Internal remobilization of carbohydrates, lipids, nitrogen and phosphorus in the Mediterranean evergreen oak *Quercus ilex*. **Tree Physiology**, v. 21, n. 1, p. 9-17, 2001.

CLARK, F. E. Internal cycling of nitrogen in shortgrass prairie. **Ecology**, v. 58, n. 6, p. 1322-1333, 1977.

CORTEZ, J. et al. Decomposition of Mediterranean leaf litters: a microcosmo experiment investigating relationships between decomposition rates and litter quality. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 28, n. 4-5, p. 443-452, 1996.

COSTA, C. C. de A. et al. Análise comparativa da produção de serapilheira em fragmentos arbóreos e arbustivos em área de caatinga na FLONA de Açú-RN. **Revista Árvore**, v. 34, p. 259-265, 2010.

COUTO, D. R. et al. Checklist of the Bromeliaceae from Pedra dos Pontões, Mimoso do Sul, Espírito Santo, Brazil, with four first records for the state. **Biota Neotropica**, v. 13, p. 113-120, 2013.

COUTO, D. R. et al. Vascular epiphytes on *Pseudobombax* (Malvaceae) in rocky outcrops (inselbergs) in Brazilian Atlantic Rainforest: basis for conservation of a threatened ecosystem. **Rodriguésia**, v. 67, p. 583-601, 2016.

COUTO, D. R. et al. Floristic composition of a Neotropical inselberg from Espírito Santo state, Brazil: an important area for conservation. **Check List**, v. 13, n. 1, p. 2043-2043, 2017.

COUTO, D. R. et al. Surface roots as a new ecological zone for occurrence of vascular epiphytes: a case study on *Pseudobombax* trees on inselbergs. **Plant Ecology**, v. 220, n. 11, p. 1071-1084, 2019.

COUTO, D. R.; KESSOUS, I. M.; COSTA, Andrea F. A new species of *Vriesea* (Bromeliaceae) from Pedra dos Pontões, Espírito Santo, Brazil: an area of endemism for Bromeliaceae at Atlantic Forest. **Phytotaxa**, v. 433, n. 2, p. 167-173, 2020.

COUTO, D. R. et al. Floristic composition, structure and species-area relationships on a neotropical inselberg in southeastern Brazil. **Rodriguésia**, v. 72, 2021.

COUTO, D. R.; FRANCISCO, T. M.; NASCIMENTO, M. T. Commensalistic epiphyte–phorophyte networks in woody vegetation of tropical inselbergs: Patterns of organization and structure. **Austral Ecology**, 2022.

COUTO, Dayvid Rodrigues et al. A new epilithic bromeliad (*Stigmatodon*, Tillandsioideae) from Pedra dos Três Pontões, Espírito Santo, Brazil, with an emended combination for the genus. **Plant Ecology and Evolution**, v. 156, n. 2, p. 215-224, 2023.

COUTO, Dayvid Rodrigues et al. Woody vegetation on tropical inselbergs: floristic-structural characterization and aboveground carbon storage. **Journal of Mountain Science**, p. 1-18, 2025.

COVRE, J. M. C.; COUTO, D. R.; DIAS, H. M.; ZORZANELLI, J. P. F. Vascular plants on inselberg landscapes in Espírito Santo state: bases for the creation of a protected area in southeastern Brazil. *Acta Scientiarum*. **Biological Sciences**, 43, e54760, 2021.

COVRE, João Mário Comper et al. Woody vegetation in Atlantic Forest inselbergs: floristic similarity, patterns of richness, pollination/dispersal syndromes, and influence of climatic variables. **Biota Neotropica**, v. 25, n. 3, p. e20251796, 2025.

CRAINE, Joseph M. et al. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. **New Phytologist**, v. 183, n. 4, p. 980-992, 2009.

CUNHA, G. de M. et al. Biomassa e estoque de carbono e nutrientes em florestas montanas da Mata Atlântica na região norte do estado do Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 33, p. 1175-1185, 2009.

CUNHA NETO, F. V. et al. Acúmulo e decomposição da serapilheira em quatro formações florestais. **Ciência Florestal**, v. 23, p. 379-387, 2013.

DE DEYN, G. B.; CORNELISSEN, Johannes HC; BARDGETT, Richard D. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. **Ecology letters**, v. 11, n. 5, p. 516-531, 2008.

DE MELO, A. C. G. et al. Atributos de espécies arbóreas e a facilitação da regeneração natural em plantio heterogêneo de mata ciliar. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, p. 333-344, 2015.

DE PAULA, L. F. A. et al. Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 459-476, 2016.

DO CARMO, F. F.; JACOBI, C. M. Diversity and plant trait-soil relationships among rock outcrops in the Brazilian Atlantic rainforest. **Plant and Soil**, v. 403, n. 1, p. 7-20, 2016.

ESPIG, S. A. et al. Sazonalidade, composição e aporte de nutrientes da serapilheira em fragmento de Mata Atlântica. **Revista Árvore**, v. 33, n. 5, p. 949-956, 2009.

EWEL, J. J. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. **The Journal of Ecology**, p. 293-308, 1976.

FARQUHAR, Graham D.; O'LEARY, Marion H.; BERRY, Joe A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. **Functional Plant Biology**, v. 9, n. 2, p. 121-137, 1982.

FARQUHAR, Graham D. et al. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. **Annual review of plant physiology and plant molecular biology**, v. 40, n. 1, p. 503-537, 1989.

FRANCISCO, T. M. et al. Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. **Austral Ecology**, v. 43, n. 8, p. 903-914, 2018.

FRANCISCO, T. M. et al. Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte–phorophyte network in a tropical cloud forest. **Biotropica**, v. 51, n. 4, p. 509-518, 2019.

FRANCISCO, Talitha Mayumi et al. Inselbergs from Brazilian Atlantic Forest: high biodiversity refuges of vascular epiphytes from Espírito Santo. **Biodiversity and Conservation**, v. 32, n. 7, p. 2561-2584, 2023.

GE, X. et al. Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 33, n. 2, p. 102-108, 2013.

GIÁCOMO, R. G. et al. Aporte e decomposição de serapilheira em áreas de cerrado e mata mesofítica na estação ecológica de Pirapitinga-MG. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 4, p. 669-680, 2012.

GODINHO, T. de O. et al. Biomassa, macronutrientes e carbono orgânico na serapilheira depositada em trecho de floresta Estacional Semidecidual Submontana, ES. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 97, p. 131-144, 2013.

GOMES JÚNIOR, D. et al. Serapilheira acumulada, estoque de nutrientes e decomposição em um fragmento de Floresta Atlântica. **Revista Ambiente & Água**, v. 17, n. 2, 2022.

GRIBEL, R. Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): a probable case of pollination by marsupials in Central Brazil. **Biotropica**, v. 20, n. 4, p. 344-347, 1988.

GRIPP, A. da R. et al. Precipitation deficits and high temperature increase leaf litterfall in open restinga vegetation, in southern Brazil. **Oecologia Australis**, 2020.

GRÖGER, A.; HUBER, O. Rock outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: their main vegetation types and floristic components. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 599-609, 2007.

HAGHVERDI, K.; KOOCH, Y. Effects of diversity of tree species on nutrient cycling and soil-related processes. **Catena**, v. 178, p. 335-344, 2019.

HANDLEY, Linda L.; RAVEN, John Albert. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. **Plant, Cell & Environment**, v. 15, n. 9, p. 965-985, 1992.

HÄTTENSCHWILER, S.; JORGENSEN, H. B. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 4, p. 754-763, 2010.

HOBBIE, S. E. Effects of plant species on nutrient cycling. **Trends in ecology & evolution**, v. 7, n. 10, p. 336-339, 1992.

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

HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M. A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 1966-1975, 1997.

HOMEIER, J. et al. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. **Biotropica**, v. 42, n. 2, p. 140-148, 2010.

INKOTTE, J. et al. Métodos de avaliação da ciclagem de nutrientes no bioma Cerrado: uma revisão sistemática. **Ciência Florestal**, v. 29, p. 988-1003, 2019.

JACOBI, C. M. et al. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 7, p. 2185-2200, 2007.

JACOBI, C. M. et al. Iron geosystems: priority areas for conservation in Brazil. **Mining in ecologically sensitive landscapes**, p. 55-78, 2015.

KINDEL, A. et al. Efeito do extrativismo seletivo de espécies arbóreas da Floresta Atlântica de Tabuleiros na matéria orgânica e outros atributos do solo. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 23, p. 465-474, 1999.

KRUCKEBERG, A. R. Geology and plant life: the effects of landforms and rock types on plants. **University of Washington Press**, 2004.

LARSON, D. W.; MATTHES, U.; KELLY, P. E. Cliff Ecology. Pattern and Process in Cliff Ecosystems. Cambridge Studies in Ecology. **Cambridge University Press**, 99 Cambridge, 2000.

LAVOREL, S. et al. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?. In: Terrestrial ecosystems in a changing world. **Springer**, Berlin, Heidelberg, p. 149-164 2007.

MA, Wei Ting et al. Estimation of intrinsic water-use efficiency from $\delta^{13}C$ signature of C3 leaves: Assumptions and uncertainty. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1037972, 2023.

MCCORMACK, M. L. et al. Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. **New Phytologist**, v. 195, n. 4, p. 823-831, 2012.

MACHADO, D. L. **Atributos indicadores da dinâmica sucessional em fragmento de Mata Atlântica na região do médio vale do Paraíba do Sul, Pinheiral, Rio de Janeiro**. 2001.f. 103. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2011.

MARAFIGA, J. S. et al. Deposição de nutrientes pela serapilheira em um fragmento de Floresta Estacional Decidual no Rio Grande do Sul. **Revista Ceres**, v. 59, n. 6, p. 765-771, 2012.

MARTINELLI, G. Mountain biodiversity in Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 587-597, 2007.

MARTINELLI, L. A.; LINS, Sílvia RM; DOS SANTOS-SILVA, Jéssica C. Fine litterfall in the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica**, v. 49, n. 4, p. 443-451, 2017.

MARTINS, M. C. M. **Ecofisiologia do uso de reservas de carbono e nitrogênio ao longo do ciclo de vida de Hymenaea courbaril var. stilbocarpa (Heyne) Lee & Lang. (Leguminosae, Caesalpinioideae)**. Tese de Doutorado, Instituto de Botânica, São Paulo, 2007.

MELILLO, J. M. et al. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum: plant litter to soil organic matter. **Plant and soil**, v. 115, n. 2, p. 189-198, 1989.

MELO, A. T. de O. et al. Genética da conservação de *Cabralea canjerana* (vell.) Mart. (Meliaceae) em fragmentos florestais de Mata Atlântica na APA Fernão Dias. **Revista Árvore**, v. 39, p. 365-374, 2015.

MONGE, M. et al. *Cololobus ruschianus* (Vernonieae, Asteraceae), a Threatened Narrow Endemic Species from Atlantic Forest Inselbergs, Espírito Santo, Brazil. **Systematic Botany**, v. 46, n. 4, p. 1114-1120, 2021.

MORAES, R. M. **Ciclagem de nutrientes na floresta do PEFI: produção e decomposição da serapilheira. Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, unidade de conservação que resiste à urbanização de São Paulo**. (D.

Bicudo, M. Forti & C. Bicudo, eds). Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, p. 133-142, 2002.

MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. Lavras: UFLA, p. 729, 2006.

MUCINA, L.; WARDELL-JOHNSON, G. W. Landscape age and soil fertility, climatic stability, and fire regime predictability: beyond the OCBIL framework. **Plant and Soil**, v. 341, n. 1, p. 1-23, 2011.

MYERS, N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NASCIMENTO, A. F. de J. et al. Produção e aporte de carbono, nitrogênio e fósforo na serapilheira foliar do Parque Nacional Serra de Itabaiana. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 1, p. 35-46, 2018.

NASCIMENTO, A. C. P. **Produção e aporte de nutrientes da serrapilheira em um fragmento de mata atlântica na rebio união, rj: efeito de borda**. 2005. 98 p. Dissertação de Mestrado (Biociências e Biotecnologia). Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes, 2005.

NAVARRO-CANO, J. A. et al. Additive effects of nurse and facilitated plants on ecosystem functions. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 6, p. 2587-2597, 2019.

O'LEARY, Marion H. Carbon isotopes in photosynthesis. **Bioscience**, v. 38, n. 5, p. 328-336, 1988.

PAULA, R. R. et al. Aporte de nutrientes e decomposição da serapilheira em três fragmentos florestais periodicamente inundados na Ilha da Marambaia, RJ. **Ciência Florestal**, v. 19, n. 2, p. 139-148, 2009.

PARRON, L. M. et al.(Ed.). Serviços ambientais em sistemas agrícolas e florestais do Bioma Mata Atlântica. Brasília, DF: **Embrapa**, 2015.

PHILLIPS, D. L. Life-forms of granite outcrop plants. **American Midland Naturalist**, p. 206-208, 1982.

POREMBSKI, S. et al. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity and distributions**, v. 4, n. 3, p. 107-119, 1998.

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 579-586, 2007.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Ed.). Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions. **Springer Science & Business Media**, 2012.

PROCTOR, J. Tropical Forest litterfall. I. Problems of data comparison. In: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C.; Chadwick, A. C. Tropical rain forest and managemnet. **Blackwell Scientific Publications**, p. 267-273. 1983.

PROCTOR, John. Nutrient cycling in primary and old secondary rainforests. **Applied Geography**, v. 7, n. 2, p. 135-152, 1987.

REATTO, A.; CORREIA, J. R.; SPERA, S. T. Solos do Bioma do Cerrado: aspectos pedológicos. In **Cerrado: ecologia e flora** (SM Sano, SP Almeida, JF Ribeiro, eds.). Embrapa-CPAC, 107-149, 2008.

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

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In **Cerrado: ecologia e flora** (SM Sano, SP Almeida, JF Ribeiro, eds.). Embrapa-CPAC, 151-212, 2008.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RIGGS, C. E. et al. Contrasting effects of plant species traits and moisture on the decomposition of multiple litter fractions. **Oecologia**, v. 179, n. 2, p. 573-584, 2015.

SAITER, F. Z. et al. Rain Forests: Floristics. International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. **Encyclopedia of Life Support Systems** (EOLSS). Oxford: UNESCO, EOLSS Publishers, p. 203-228, 2009.

SANTANA, J. A. da S. et al. Decomposição da biomassa foliar de cana-de-açúcar em um Neossolo na região de Areia-PB. **Revista Caatinga**, v. 24, n. 3, p. 28-32, 2011.

SANTOS, G. L. dos et al. Padrões da regeneração natural na região de Mar de Morros, Pinheiral-RJ. **Floresta e Ambiente**, v. 24, 2017.

SANTOS, G. L. dos et al. Ciclagem de nutrientes em diferentes condições topográficas em Floresta Estacional Semidecidual, Pinheiral-RJ. **Ciência Florestal**, v. 29, p. 1737-1747, 2019.

SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517-524, 2002.

SCARANO, F. R. et al. Ecologia vegetal: integrando ecossistema, comunidades, populações e organismos. Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba. Ecologia, história natural e conservação. São Carlos, **Rima editora**, p. 77-97, 2004.

SCHEER, M. B. Decomposição e liberação de nutrientes da serapilheira foliar em um trecho de floresta ombrófila densa aluvial em regeneração, Guaraqueçaba (PR). **Floresta**, v. 38, n. 2, 2008.

SCHWINNING, S. et al. Thresholds, memory, and seasonality: understand pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. **Oecologia**, Berlin, v. 141, p. 191-193, 2004.

SEIBT, Ulli et al. Carbon isotopes and water use efficiency: sense and sensitivity. **Oecologia**, v. 155, p. 441-454, 2008

SILVA, C. E. M. et al. Eficiência no uso dos nutrientes por espécies pioneiras crescidas em pastagens degradadas na Amazônia central. **Acta amazônica**, v.36 (4), p. 503-512, 2006.

SILVA, A. P. da; VILLELA, D. M. Nutrientes foliares de espécies arbóreas na Mata Atlântica: efeito do tamanho do fragmento. **Ciência Florestal**, v. 25, p. 317-325, 2015.

STERNER, Robert W.; ELSER, James J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. In: **Ecological stoichiometry**. Princeton university press, 2017.

SWIFT M.; ANDERSON J. Decomposition. En: **Tropical Rain Forest Ecosystems**. Chapter 31.1989.

SZARZYNSKI, J. Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. In: Inselbergs. **Springer**, Berlin, Heidelberg, p. 37-48, 2000.

THEIS, K.; QUÉVREUX, P.; LOREAU, M. Nutrient cycling and self-regulation determine food web stability. **Functional Ecology**, v. 36, n. 1, p. 202-213, 2022.

TIRADO, R.; PUGNAIRE, F. I. Community structure and positive interactions in constraining environments. **Oikos**, Copenhagen, v. 111, p. 437-444, 2005.

TURNER, J. Effect of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-fir stand. **Forest Science**, v. 23, n. 3, p. 307-316, 1977.

URBANO, C. N. et al. Aporte de serapilheira e nutrientes ao solo em povoamentos jovens de Eucalyptus no planalto catarinense. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal**, v. 6, p. 33-44, 2018.

VILLELA, D. M. et al. Effect of selective logging on litter production and decomposition in an Atlantic forest, RJ, Brazil. **Anais do IV Simpósio de ecossistemas brasileiros**, v. 4, p. 253-269, 1998.

VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Litterfall Mass, Chemistry, and Nutrient Retranslocation in a Monodominant Forest on Maracá Island, Roraima, Brazil 1. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 198-211, 1999.

VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Leaf litter decomposition and monodominance in the Peltogyne forest of Maraci Island, Brazil1. **Biotropica**, v. 34, n. 3, p. 334-347, 2002.

VILLELA, D. M.; NASCIMENTO, M. T.; DE ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 506–516, 2006.

VILLELA, D. M. et al. Carbon and nitrogen stock and fluxes in coastal Atlantic Forest of southeast Brazil: potential impacts of climate change on biogeochemical functioning. **Brazilian journal of biology**, v. 72, p. 633-642, 2012.

VILLELA, Dora Maria et al. *Clusia hilariana*, a key species on nutrient cycling in sand dune vegetation thickets. **Oecologia australis**, v. 24, n. 2, p. 420-437, 2020.

VIOLLE, C.; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 2, p. 87-93, 2009.

VITAL, A. R. T. et al. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. **Revista Árvore**, v. 28, p. 793-800, 2004.

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

VITOUSEK, P. M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, v. 65, n. 1, p. 285-298, 1984.

VITOUSEK, P. M. Nutrient cycling and limitation: Hawai'i as a model ecosystem. **Princeton Univ. Press**, Princeton, NJ, p., 2004.

VON BLANCKENBURG, Friedhelm et al. Rock weathering and nutrient cycling along an erodosequence. **American Journal of Science**, v. 321, n. 8, p. 1111-1163, 2021.

WARING, R. H.; SCHLESINGER, W. H. Forest ecosystems: Concepts and management. St Louis: **Academic Press**, 340p., 1985.

WILSON, E. O. et al. Biodiversity. 1988.

**CAPÍTULO 2 - CICLAGEM DE NUTRIENTES EM AMBIENTES
MONTANHOSOS COM FOCO EM ÁREAS DE AFLORAMENTO ROCHOSO**

RESUMO

A ciclagem de nutrientes é um processo contínuo, interconectado e dinâmico que ocorre em todos os ecossistemas do planeta, sendo responsável por manter a fertilidade do solo e a saúde desses ecossistemas, facilitando a sustentação da biodiversidade e a produtividade do ambiente. A ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos tais como inselbergs, áreas cársticas, campos rupestres e campos de altitude apresentam peculiaridades devido as características únicas desses ambientes, como: solos rasos e escassos, limitação hídrica, grandes amplitudes térmicas e espécies altamente especializadas. O objetivo do presente trabalho foi realizar uma revisão bibliográfica sobre a dinâmica da ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos, com ênfase na influência da altitude nos processos relacionados a decomposição da serapilheira e nutrientes no solo, além de um panorama de como e onde estão concentrados esses tipos de estudos no globo. Os solos de campos de altitude e campos rupestres são rasos, arenosos, distróficos; os solos de inselbergs, quando presentes, são edaficamente pobres, superaquecidos e com altas taxas evaporativas; e, solos de áreas cársticas são alcalinos e apesar de possuírem maiores teores de nutrientes estes estão menos disponíveis devido aos elevados níveis de cálcio e magnésio. Em altitudes mais elevadas a ciclagem de nutrientes é mais lenta devido às baixas temperaturas e as condições do solo, porém o aquecimento global pode acelerar os processos de decomposição da serapilheira devido ao aumento da temperatura e precipitação. A disponibilidade de nutrientes como nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K) e enxofre (S) diminuem no solo com o aumento da altitude, porém há um aumento constante no teor de C orgânico e N total no solo com o aumento da altitude. Complexos rochosos de altitude podem conter estoques totais de C maiores do que áreas de floresta secundária (por unidade de área). Ambientes montanhosos contribuem para manutenção do funcionamento dos ecossistemas e paisagens subjacentes disponibilizando nutrientes para as áreas baixas circundantes. As características do solo em regiões como campos de altitude, campos rupestres, inselbergs, áreas cársticas e montanhosas estão relacionadas às diferentes litologias (gênese) e a altitude exerce grande influência nas taxas de decomposição e, conseqüentemente, na ciclagem de nutrientes em ecossistemas florestais. É necessário o desenvolvimento de mais estudos relacionados aos processos de decomposição e ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos, principalmente em inselbergs, haja visto o baixíssimo número de estudos nesses ambientes. Por desempenharem um papel crucial no sequestro e regulação do CO₂ atmosférico devido à sua capacidade de armazenar carbono, é essencial estudar como as mudanças climáticas vão impactar a dinâmica do armazenamento de carbono no solo para informar práticas de manejo que visem conservar ou restaurar a concentração de carbono orgânico no solo.

Palavras-chave: altitude, áreas cársticas, cangas, campos de altitude, campos rupestres, decomposição, ferricretes, inselbergs, sequestro de CO₂, solos.

1. Introdução

A ciclagem de nutrientes ocorre em todos os ecossistemas do nosso planeta. Para entendermos a dinâmica dos ecossistemas florestais, é necessária uma abordagem integrada e dinâmica que combine as ecologias funcional e comunitária, sendo a ciclagem de nutrientes um exemplo plausível por conseguir unir cada organismo aos principais fluxos de materiais nos diversos ambientes (Theis *et al.*, 2022).

A serapilheira corresponde a todo o material vegetal e animal depositado no solo como galhos, folhas, flores, sementes, frutos, restos e fezes de animais e outros (Golley *et al.*, 1978; Proctor, 1983; Caldeira *et al.*, 2008; Cunha Neto *et al.*, 2013; Inkotte *et al.*, 2019). A serapilheira foliar se destaca como sendo a principal fonte de retorno de nutrientes ao sistema planta-solo-planta (Vitousek, 1984; Saiter *et al.*, 2009). A concentração e o conteúdo de nutrientes na serapilheira é influenciada pela habilidade de cada espécie em absorver, utilizar e redistribuir os mesmo, do habitat aonde ela está inserida e da idade das árvores (Cunha Neto *et al.*, 2013). Segundo Villela e Proctor (2002), diferentes taxas de decomposição e liberação de nutrientes pelas folhas de cada espécie podem ser observadas, sendo que os fatores que exercem influência sobre a dinâmica de decomposição estão relacionados à qualidade nutricional das folhas, onde o ambiente é um fator determinante para seu funcionamento.

A compreensão do funcionamento da floresta é crucial para garantir o fluxo sustentável dos serviços do ecossistema florestal. O serviço de regulação climática de um ecossistema florestal pode ser garantido por meio da redução de emissões através do sequestro de carbono pelas florestas (Kumar *et al.*, 2021). A ciclagem de nutrientes é um processo importante no ecossistema florestal relacionada à produção de matéria orgânica, onde a produção primária é influenciada por fatores como a disponibilidade, o padrão e o teor de nutrientes sob condições climáticas específicas, sendo a disponibilidade hídrica um fator primordial para a sobrevivência das espécies e a consequente absorção de nutrientes (Giweta, 2020; Sivaranjani & Panwar, 2023). As plantas são responsáveis pela absorção de uma grande quantidade de nutrientes do solo,

porém uma boa parte dos nutrientes absorvidos é devolvido ao solo através da queda de serapilheira (Sivaranjani & Panwar, 2023). A melhor compreensão da dinâmica dos nutrientes se faz necessário para entendermos os mecanismos da ciclagem de nutrientes, da deposição de carbono orgânico, as diferenças no microbioma e a atividade microbiana do solo (Sivaranjani & Panwar, 2023).

Os ambientes montanhosos são caracterizados por gradientes altitudinais íngremes que criam uma rápida sucessão de zonas bioclimáticas distintas em uma pequena área geográfica, onde é possível encontrar uma diversidade de solos que, em regiões planas, estariam separados por centenas de quilômetros (Price et al., 2013; Körner, 2014; FAO, 2015). Essas regiões exibem condições ecológicas únicas, pois o gradiente altitudinal determina as condições macroclimáticas baixas temperaturas, diferentes índices de precipitação, aumento da radiação, atmosfera rarefeita e topografias complexas, que moldam comunidades biológicas especializadas e promovem alto endemismo (Price et al., 2013; Körner, 2014). Tais características climáticas exercem grande influência nos processos de intemperismo e na decomposição da matéria orgânica (Price et al., 2013; Körner, 2014; FAO, 2015). Consequentemente, os solos evoluem de mais profundos e desenvolvidos nas bases das montanhas para rasos, jovens e pouco evoluídos nos topos sendo a inclinação um fator crucial, pois os topos de morro e áreas planas tendem a ter solos mais profundos por acumularem material, enquanto as encostas íngremes possuem solos extremamente rasos ou até mesmo exposição de rocha, devido à constante erosão e perda de material pela gravidade e tais combinações de fatores faz com que a distribuição dos solos nas montanhas seja um mosaico complexo, intimamente ligado à vegetação e à estabilidade do terreno (Price et al., 2013; Körner, 2014; FAO, 2015). No entanto, esses ecossistemas são particularmente vulneráveis às mudanças climáticas e a perturbações antrópicas, funcionando como importantes reservatórios de água para regiões baixas adjacentes, demonstrando a importância da conservação devido à sua sensibilidade (Price et al., 2013; Körner, 2014; Fitzsimons & Michael, 2017).

A ciclagem de nutrientes, seja em inselbergs, em afloramentos rochosos, em campos rupestres de altitude, em ambientes montanhosos e afins, é um processo complexo e vital que sustenta a vida nesses ambientes hostis. A compreensão desses processos é primordial para a conservação e manejo

desses ecossistemas únicos e altamente ameaçados (Couto *et al.*, 2021). O presente trabalho foi fazer uma revisão bibliográfica sobre a dinâmica da ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos observando a influência do gradiente altitudinal nos processos relacionados a decomposição da serapilheira e aos nutrientes no solo e estoques de carbono, além de um panorama de como e aonde estão concentrados esses tipos de estudos.

2. Caracterização dos termos associados a ambientes montanhosos e afloramentos rochosos

Quando falamos em ambientes montanhosos e afloramentos rochosos, temos diferentes termos para representar os diferentes ecossistemas associados à essas áreas como, por exemplo: inselbergs (Bornhardt, 1900), áreas cársticas (Building, 2021), campos rupestres (Magalhães, 1966), campos de altitude (Ferri, 1980), florestas montanhosas (FAO, 2024), dentre outros.

Os inselbergs erguem-se, abruptamente, da paisagem circundante, constituem habitats singulares em meio a floresta tropical (na região Sudeste do Brasil) e, devido aos solos pouco desenvolvidos e às flutuações microclimáticas extremas, são colonizadas por uma vegetação drasticamente distinta do ambiente circundante (Sarthou, 2001; de Paula *et al.*, 2016) que é a floresta atlântica. inselbergs são, geralmente, afloramentos rochosos isolados, caracterizados por serem ambientes xéricos, que acabam por selecionar uma biota especializada, funcionando como modelos naturais para estudos de biodiversidade, oferecendo insights sobre processos ecológicos e evolutivos como, por exemplo, o entendimento sobre a fragmentação de habitats e a diversidade de espécies (Porembski, 2012; Monge *et al.* 2021). Apresentam como características a presença de solos rasos e com menor grau de desenvolvimento, predominância de textura arenosa, pouco profundos, superaquecidos e são edaficamente pobres, além de altas taxas evapotranspirativas, dificultando o estabelecimento e o desenvolvimento de muitas espécies de plantas, principalmente espécies lenhosas de maior porte (Larson *et al.*, 2000; Scarano, 2002; Benites *et al.*, 2007; Porembski, 2007; Couto *et al.*, 2020). Os inselbergs apresentam um elevado número de espécies geograficamente restritas (endêmicas) e ameaçadas, além de funcionarem como centros de diversidade para formas de vida com um grau elevado de

especialização, como as plantas carnívoras e plantas tolerantes à dessecação (Bussell & James, 1997; Seine *et al.*, 1996; Porembski & Barthlott, 2012, Porembski *et al.*, 2021). Devido a essas características, a conservação dos inselbergs proporcionará a conservação de genomas de novas estratégias evolutivas (Porembski *et al.*, 2016) que é sabido não é exclusivo dos inselbergs, pois todo ambiente tem novas estratégias. Essas estratégias evolutivas representam um patrimônio genético insubstituível, fruto de linhas evolutivas independentes que podem não existir em nenhum outro lugar do planeta.

Já as áreas cársticas (ou *karst area*, em inglês) cobrem cerca de 20% da superfície terrestre do mundo (Ford & Williams, 2007; Building, 2021; D'ettorre *et al.*, 2024). Tais áreas são ricas em biodiversidade e caracterizadas por afloramentos rochosos, pináculos, desfiladeiros e sistemas de cavernas, que foram formados ao longo de milênios pela ação do intemperismos nas rochas calcárias (Wang *et al.*, 2019). Os solos, geralmente escassos, calcários alcalinos das regiões cársticas têm um maior teor total de nutrientes, quando comparado aos demais ecossistemas associados à afloramentos rochosos, mas uma menor disponibilidade de nutrientes no solo devido ao alto teor de cálcio e magnésio (Yang *et al.*, 2010; D'ettorre *et al.*, 2024). Devido à sua inclinação e relativa inacessibilidade, as paisagens cársticas agem como refúgios naturais para espécies animais e vegetais que desapareceram em outros lugares como resultado da caça e da perda de habitat, além de abrigarem inúmeras formas de vida únicas que evoluíram isoladamente e se adaptaram ao seu próprio nicho escolhido dentro da paisagem calcária mais ampla (Building, 2021). As áreas cársticas estão sob crescente pressão de um amplo espectro de atividades humanas, como a expansão agrícola, exploração industrial causada pela mineração de cimento, desmatamento, uso impróprio da terra, superexploração das águas subterrâneas e mudanças climáticas (Wang *et al.*, 2019; Building, 2021; D'ettorre *et al.*, 2024).

Outro termo, primeiramente utilizado por Magalhães (1966), “campo rupestre” foi utilizado para designar o tipo de vegetação associada a afloramentos quartzíticos (Serras do Espinhaço, Ibitipoca, Canastra, Pirineus e na Chapada dos Veadeiros, por exemplo) e Rizzini (1979) inclui também o conceito de campos rupestres sobre cangas ou ferruginosos (Quadrilátero Ferrífero em Minas Gerais e na Serra dos Carajás no Pará, por exemplo).

Segundo Ferri (1980), campos rupestres e campos de altitude são caracterizados por um mosaico de tipologias vegetais e são melhor compreendidos como Complexos Rupestres de Altitude (Benites *et al.*, 2003) ou Complexos de Campos Rupestres (Schaefer *et al.*, 2023). Em resumo, podemos definir campos rupestres como uma vegetação predominantemente herbáceo-arbustiva, altamente diversa e endêmica, que ocorre sobre diferentes tipos de substrato rochoso, incluindo não apenas os quartzitos, mas também os afloramentos areníticos, itabiritos (rochas ricas em ferro) e graníticos, desde que situados em altitudes geralmente acima de 900 metros e sob condições de estresse ambiental como solos rasos, alta insolação e ventos fortes (Magalhães, 1966; Giulietti & Pirani, 1987; Conceição & Pirani, 2005; Benites *et al.*, 2003; Schaefer *et al.*, 2023). Apresentam solos rasos e extremamente oligotróficos, alta incidência de radiação solar, isolamento geográfico, grande amplitude térmica diária, déficit hídrico, exposição ao vento, baixo teor de nutrientes (distróficos), tons amarelados/amarronzados, textura grosseira, altos níveis de alumínio trocável, horizontes superficiais de coloração escura devido ao acúmulo de matéria orgânica e altitudes geralmente acima de 900 m (Schaefer *et al.*, 2023). Os solos que ocorrem nessas terras altas rochosas dos Campos Rupestres apresentam diferentes litologias, porém são geralmente formados por Quartzitos, Itabiritos e rochas graníticas e o baixo nível de fertilidade desses solos está relacionado às perdas de nutrientes por lixiviação, potencializadas pela alta drenagem, e baixo teor de nutrientes do material de origem, especialmente em quartzito, itabirito ou saprólito profundo (Schaefer *et al.*, 2023).

Já os Campos Rupestres de Altitude apresentam uma elevada riqueza de espécies em escala local e regional, incluindo endemismos restritos ou microendemismos, ou seja, pequenas populações que ocorrem em microhabitats com determinadas peculiaridades (Ribeiro & Freitas, 2010). Os campos rupestres sobre canga de Minas Gerais (Quadrilátero Ferrífero) abrigam diversas espécies ameaçadas de extinção e/ou endêmicas associadas a sua singularidade abiótica e podem ser considerados um ambiente seriamente em perigo devido ao acelerado ritmo de destruição a que estão submetidos (Viana & Lombardi, 2007). A vegetação sobre as cangas (afloramentos ferruginosos), caracterizada por uma notável diversidade alfa e beta e pela presença de

dezenas de espécies raras e novidades taxonômicas, figura paradoxalmente entre os ecossistemas mais ameaçados e menos estudados de Minas Gerais (Jacobi et al., 2007; Jacobi & Carmo, 2008a; Jacobi & Carmo, 2013). Dentro dessa grande diversidade vegetacional, espécies tolerantes a metais pesados como *Vellozia* spp. podem ser candidatas prioritárias em programas de recuperação de áreas degradadas por mineração de ferro (Jacobi & Carmo, 2008).

As florestas montanhosas são aquelas localizadas a uma elevação de 2.500 metros ou mais acima do nível do mar, ou em altitudes entre 300 e 2.500 metros onde há mudanças abruptas de elevação em distâncias curtas, independentemente da inclinação do terreno (FAO, 2024). As montanhas cobrem 24% da superfície terrestre e abrigam 12% da população global, incluindo 28% das florestas do mundo (Price, 2015). As florestas montanhosas oferecem benefícios significativos, como proteção das bacias hidrográficas, pois com seus diversos sistemas de raízes, as plantas ancoram os solos nas encostas e previnem a erosão (Hofer & Zingari, 2003; Körner, 2004; Price, 2015). São centros de biodiversidade, fontes de madeira e de produtos não lenhosos, além de locais para turismo e práticas culturais (Hofer & Zingari, 2003; Price, 2015). Também estão sendo consideradas como potenciais sumidouros de carbono para combater as mudanças climáticas (Hofer & Zingari, 2003). No entanto, essas florestas enfrentam desafios complexos, com mudanças frequentes influenciadas por atividades humanas e alterações climáticas, que representam uma força de mudança crescente e imprevisível (Price, 2015). Além disso, 40% da população global vive nas bacias hidrográficas dos rios originários das diferentes cadeias de montanhas do planeta (Körner, 2004).

Por fim, as montanhas oferecem uma visão única para detectar mudanças climáticas e avaliar seus impactos, pois o clima varia rapidamente com a altitude em distâncias horizontais curtas, o que também afeta a vegetação e a hidrologia (Whiteman, 2000). Isso resulta em uma alta biodiversidade nas montanhas, com transições abruptas entre diferentes tipos de vegetação (Körner, 2004). Além disso, muitos ecossistemas montanhosos são endêmicos, pois as espécies frequentemente ficam isoladas em altitudes elevadas, em contraste com as comunidades de vegetação de planícies que podem se espalhar por amplas faixas latitudinais (Körner, 2004). Como uma única montanha pode hospedar

uma série de zonas de vida climaticamente diferentes em curtas distâncias de elevação, as montanhas são pontos críticos de biodiversidade e regiões prioritárias para conservação e, tanto o uso da terra quanto as mudanças climáticas, como o aumento das concentrações de CO₂ e o consequente aquecimento global, afetam a biodiversidade das montanhas (Beniston, 2003; Körner, 2004).

No Brasil, a Floresta Atlântica abriga uma riqueza biológica ímpar, com elevados níveis de endemismo (Myers et al., 2000). Aproximadamente 20% dos endemismos do Domínio da Floresta Atlântica ocorrem em formações campestres/montanhas e/ou afloramentos rochosos (como os inselbergs) (Ribeiro & Freitas, 2010). Esse bioma, cuja história evolutiva está intrinsecamente ligada à sua complexa orografia, encontra hoje uma de suas últimas fortalezas em remanescentes montanos e em ilhas de habitat como os inselbergs. No entanto, a biodiversidade singular destes ambientes – tanto das florestas montanas quanto dos inselbergs – enfrentam ameaças críticas, principalmente pela fragmentação de habitat e pela pressão de atividades antrópicas, como: mineração, instalação de empreendimentos, monocultivo ou pasto para gado em uma vertente dessas montanhas, a expansão urbana desordenada, que isolam ainda mais essas populações e colocam em risco espécies que não existem em nenhum outro lugar do planeta podendo levá-las à extinção (Myers et al., 2000; Scarano, 2002; Ribeiro & Freitas, 2010 Porembski et al., 2016).

3. Metodologia

A pesquisa bibliográfica relacionada ao tema proposto para a qualificação (“Ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos com foco em áreas de afloramento rochoso”) foi realizada através da busca de artigos científicos nas bases indexadoras *Web of Science*, *Scopus* e busca simples (Google Acadêmico, Scielo pesquisando os termos de forma simples, manual, sem usar combinações ou excluir algum termo). A filtragem dos artigos foi realizada por meio de palavras chave específicas para o tema da qualificação. As palavras-chave utilizadas para realizar as combinações e filtragem dos artigos foram: *nutrient cycling*, *karst area*, *inselberg (s)*, *mountain (ous)*, *rock outcrop*, *litter (fall)* e *soil (s)*. Tais palavras-chave foram escolhidas com base em uma pesquisa na Internet sobre sinônimos de inselbergs (foco principal), “campos rupestres”

“afloramentos rochosos” e “ambientes montanhosos”, sendo as demais palavras-chave escolhidas que já são características do tema ciclagem de nutrientes. Não teve delimitação de idioma e nem de zona climática na busca.

Após o levantamento dos artigos contidos nas bases de dados e selecionados pela busca manual (ou simples) foi realizada a exclusão de artigos duplicados ou que não tinham como objeto de pesquisa o foco na ciclagem de nutrientes relacionada com áreas montanhosas, afloramento rochoso, solos e teores de nutrientes e estoque de carbono, chegando aos trabalhos utilizados para compor o presente trabalho (Tabela 1). Não foram descartados artigos de revisão, dissertações e teses relacionadas ao tema.

Tabela 1 - Principais trabalhos utilizados como norteadores para a confecção e estruturação da discussão da presente revisão bibliográfica.

Título / Autores	Local de Estudo	Tipo de Afloramento	Objetivo Principal
Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiian montane rainforests Vitousek et al. (1995)	Kilauea e Mauna Loa, Havaí, EUA.	Substratos vulcânicos jovens (tephra e lava).	Caracterizar a ciclagem de nutrientes via serapilheira e como ela varia com a disponibilidade de nutrientes em florestas jovens.
Nutrient Cycling at Higher Altitudes Jeyakumar et al. (2020)	Regiões montanhosas globais (ex: Himalaia, Alpes).	Solos imaturos de rochas intemperizadas (não específica afloramentos rochosos).	Revisar as características e os desafios da ciclagem de nutrientes em solos de alta altitude.
Change of soil K, N and P following forest restoration in rock outcrop rich karst area Shen et al. (2020)	Shilin, Yunnan, Sudoeste da China.	Afloramentos de rocha calcária (pinnacles) em paisagem cárstica.	Determinar a relação entre mudanças nas propriedades do solo e o acúmulo de biomassa durante a restauração florestal em áreas com muitos afloramentos rochosos.
Temporal Changes in Litterfall and Nutrient Cycling from 2005–2015 in an Evergreen Broad-Leaved Forest in the Ailao Mountains, China Dai et al. (2023)	Montanhas Ailao, Yunnan, China.	Floresta primária sem menção a afloramentos rochosos.	Documentar as mudanças temporais (11 anos) na produção de serapilheira e na ciclagem de nutrientes em uma floresta primária.
Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest Paudel et al. (2015)	Mengsong, Xishuangbanna, SW China.	Floresta tropical montana, em gradiente de perturbação (floresta madura, regeneração, plantação de chá)	Entender a variação sazonal na concentração e aporte de nutrientes da serapilheira ao longo de um gradiente de distúrbio antrópico.
Annual litterfall dynamics and nutrient deposition depending	Vertente sul do Monte	Florestas naturais (montana inferior, <i>Ocotea</i> , <i>Podoca</i>	Avaliar o efeito do clima (elevação) e do uso agrícola do solo sobre a

on elevation and land use at Mt. Kilimanjaro <i>Becker et al. (2015)</i>	Kilimanjaro, Tanzânia.	<i>rpus</i>) e sistemas agroflorestais (jardins domésticos Chagga, plantação de café sombreado).	serapilheira e os ciclos de nutrientes e carbono.
Litterfall and Nutrient Cycling in Four Rain Forests in the Sringeri Area of the Indian Western Ghats <i>Swamy & Proctor (1994)</i>	Área de Sringeri, Ghats Ocidentais, Índia.	Três florestas tropicais perenifólias (de terras baixas e "shola" montana) e uma floresta decídua úmida.	Fornecer dados abrangentes sobre a ciclagem de nutrientes via serapilheira em florestas com alto status de nutrientes no solo e comparar tipos florestais contrastantes.
Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: a review <i>Giweta (2020)</i>	Revisão de literatura - Ecosistemas de florestas tropicais em geral.	Revisão teórica, não aplicada a um afloramento específico.	Revisar e sintetizar o estado da arte sobre o papel funcional da serapilheira e sua decomposição, e os fatores que afetam esses processos.
The role of soil microbes in the global carbon cycle: tracking the below-ground microbial processing of plant-derived carbon for manipulating carbono dynamics in agricultural systems <i>Gougoulas et al. (2014)</i>	Revisão teórica (não aplicável).	Não aplicável.	Revisar o papel dos microrganismos do solo no ciclo global do carbono e os métodos para rastrear carbono derivado de plantas, discutindo seu potencial para a gestão de agroecossistemas.
Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador <i>Soethe et al. (2008)</i>	Floresta montana tropical, Equador (Reserva San Francisco e Cajanuma).	Inselberg / Montanha.	Determinar como a disponibilidade de nutrientes para as plantas muda com a altitude em uma floresta montana tropical e elucidar os fatores que contribuem para a redução da produtividade.
Soil invertebrate activity in biological crusts on tropical inselbergs <i>Sarthou et al. (2004)</i>	Inselberg Nouragues, Guiana Francesa	Inselberg (Granito).	Investigar a fauna do solo em crostas biológicas de inselbergs tropicais e seu papel na gênese do solo e sucessão vegetal.
Properties of soil pockets on arid Nama Karoo inselbergs the effect of geology and derived landforms <i>Burke (2002)</i>	Quatro áreas no Deserto da Namíbia (Etendeka, Spitzkoppe, Brukkaros, Klein Karas).	Inselberg (Vários: basalto, granito, dolerito, gnaiss, arenito, xisto).	Investigar como a geologia, a topografia e a orientação da encosta influenciam as propriedades do solo em bolsões de solo de inselbergs áridos.
Rocky outcrops: A hard road in the conservation of critical habitats <i>Fitzsimons et al. (2016)</i>	Global (exemplos de vários continentes).	Inselbergs, kopjes, serras, chapadas, nunataks, escarpamentos de arenito, penhascos de	Revisar o papel ecológico, as ameaças e as estratégias de conservação para afloramentos rochosos.

		calcário, colunas de basalto, tors gnaissicos.	
Contribution of <i>Pseudobombax petropolitanum</i> to Nutrient Cycling in a Neotropical Inselberg Freitas et al. (2022)	"Pedra dos Pontões", Mimoso do Sul, Espírito Santo, Brasil.	Inselberg neotropical (granítico).	Investigar a contribuição do <i>Pseudobombax</i> aff. <i>petropolitanum</i> (PP) na ciclagem de nutrientes, comparado a outras espécies lenhosas (OS).
Serapilheira acumulada em complexo rupestre de granito, mimoso do sul, Freitas et al., (2015)	"Pedra dos Pontões", Mimoso do Sul, Espírito Santo, Brasil.	Complexo Rupestre de Granito.	Quantificar a biomassa, teor e conteúdo de nutrientes na serapilheira acumulada, correlacionando com precipitação e temperatura.
Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da mantiqueira e do espinhaço Benites et al., (2007)	Serra da Mantiqueira e Serra do Espinhaço, Brasil (9 Unidades de Conservação).	Complexos Rupestres de Altitude (rochas ígneas e quartzito).	Caracterizar os solos e suas relações com a distribuição da vegetação (sinúcias) em Complexos Rupestres de Altitude.
Patterns of litterfall and nutrient return at different altitudes in evergreen hardwood forests of Central Taiwan Lu & Liu (2012)	Taiwan Central (Montanhas Peitungyen, Hui-Sun, Lienhauchi).	Floresta subtropical perene.	Avaliar a ciclagem interna de nutrientes via serapilheira em diferentes elevações
Litter decomposition in forest ecosystems: a review Krishna & Mohan (2017)	Revisão de literatura (sem local específico).	Revisão teórica.	Revisar o processo de decomposição de serapilheira em ecossistemas florestais, fatores influenciadores e métodos de avaliação
Decomposition of beech (<i>Fagus sylvatica</i>) and pine (<i>Pinus nigra</i>) litter along an Alpine elevation gradient: Decay and nutrient release Berger et al. (2015)	Maciço Hochschwab, Alpes Calcários do Norte (Áustria).	Gradiente alpino (900–1900 m).	Avaliar efeitos diretos e indiretos do clima na decomposição ao longo de um gradiente altitudinal
Rock Outcrops Redistribute Organic Carbon and Nutrients to Nearby Soil Patches in Three Karst Ecosystems in SW China Wang et al. (2016)	Sudoeste da China (região cárstica de Shilin).	Afloramentos calcários (karst).	Investigar o papel dos afloramentos rochosos na redistribuição de carbono orgânico e nutrientes para solos próximos.

Rocky Outcrops: A Hard Road in the Conservation of Critical Habitats – Fitzsimons & Michael (2017)	Global, com foco na Austrália.	Diversos (granito, arenito, calcário, etc.).	Revisar a importância ecológica e os desafios de conservação dos afloramentos rochosos.
Dynamics of Leaf Litter Decomposition in the Timberline Zone of Western Himalaya – Singh et al. (2021)	Himalaia Ocidental (Índia).	Afloramentos alpinos (floresta de limite altitudinal).	Avaliar a decomposição de serapilheira e ciclagem de nutrientes em ambiente de montanha.
Soil-Nutrient Availability under a Global-Change Scenario in a Mediterranean Mountain Ecosystem – Matías, Castro & Zamora (2011)	Serra Mediterrânea (Espanha).	Encostas montanhosas com afloramentos rochosos.	Testar efeitos de diferentes regimes de chuva (seca, úmido, atual) sobre nutrientes do solo e microrganismos.
Soils Associated with Rock Outcrops in the Brazilian Mountain Ranges Mantiqueira and Espinhaço – Benites et al. (2007)	Minas Gerais e Rio de Janeiro, Brasil.	Quartzito e granito.	Caracterizar solos dos complexos rupestres de altitude.
Plant Communities on a Granitic Outcrop – Sarthou (2001)	Guiana Francesa (Inselberg de Nouragues).	Granito.	Descrever comunidades vegetais em inselbergs tropicais.
Worldwide Destruction of Inselbergs and Related Rock Outcrops Threatens a Unique Ecosystem – Porembski et al. (2016)	Escala global.	Granito e gnaiss.	Alertar sobre a degradação mundial dos inselbergs e seus impactos na biodiversidade.
The Pattern of High Plant Diversity of Neotropical Inselbergs: Highlighting Endemic, Threatened and Unique Species – Pinto-Junior et al. (2020)	Espírito Santo, Brasil.	Granito e gnaiss.	Avaliar diversidade e estrutura fitossociológica em quatro inselbergs capixabas.
Soil Depth Shapes Plant Functional Diversity in Granite Outcrops Vegetation of Southwestern Australia – Ottaviani et al. (2016)	Austrália Ocidental.	Granito.	Testar se a profundidade do solo influencia a diversidade funcional da vegetação.
Granitic and Gneissic Outcrops (Inselbergs) as Centers of Diversity for Desiccation-Tolerant Vascular Plants –	África, Madagascar e Brasil.	Granito e gnaiss.	Revisar a distribuição e adaptações de plantas vasculares tolerantes à dessecação.

Porembski & Barthlott
(2000)

Microclimate, soil nutrients and stable isotopes in relation to elevation in the Australian Wet Tropics
Singh et al. (2021)

Austrália,
Trópicos
Úmidos,
Queensland.

Gradiente altitudinal
(40–1550 m).

Examinar variações em microclima, nutrientes do solo e $\delta^{15}\text{N}$ ao longo de um gradiente de elevação.

Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest
Schuur & Matson (2001)

Ilha de Maui,
Havaí.

Gradiente de precipitação (2200–5050 mm/ano).

Investigar como a precipitação afeta a produtividade primária líquida e a ciclagem de nutrientes.

C:N:P Stoichiometry of Plant, Litter and Soil along an Elevational Gradient in Subtropical Forests of China
Chen et al. (2022)

Montanha
Daiyun, Fujian,
China.

Gradiente topográfico
(900–1600 m).

Investigar a relação estequiométrica C:N:P entre planta, serapilheira e solo ao longo de um gradiente altitudinal e seus vínculos com fatores ambientais.

Is tropical montane forest heterogeneity promoted by a resource-driven feedback cycle?
Werner & Homeier (2015)

Reserva San Francisco,
Andes do Equador.

Posição topográfica superior vs. inferior).

Testar se a heterogeneidade da floresta montana é mantida por um ciclo de retroalimentação impulsionado por nutrientes, envolvendo solo, planta, herbivoria e decomposição.

Effects of rock lithology and soil nutrients on nitrogen and phosphorus mobility in trees in non-karst and karst forests of southwest China
Zheng et al. (2023)

Jianshui,
Yunnan,
China.

Karst vs. não-karst.

Compreender como a litologia e os nutrientes do solo afetam a mobilidade de N e P em árvores (aquisição, transporte e reaproveitamento).

Mass, nutrient pool, and mineralization of litter and fine roots in a tropical mountain cloud forest

Campos et al. (2016)

Cofre de Perote Volcano,
Veracruz,
México.

Floresta Tropical Montana Nebular.

Avaliar a contribuição relativa de serapilheira e raízes finas para o conteúdo de nutrientes e examinar os processos de mineralização.

Altitudinal patterns and controls of plant and soil nutrient concentrations and stoichiometry in subtropical China

He et al. (2016)

Reserva da Biosfera de Dinghushan,
Guangdong,
China.

Florestas Monçônicas Subtropicais.

Investigar as mudanças nas concentrações e estoquiometria de C, N e P em componentes do ecossistema ao longo de um gradiente altitudinal.

Forest soil nutrient stocks along altitudinal range of Uttarakhand Himalayas: An aid to Nature Based Climate Solutions Kumar et al. (2021)	Uttarakhand, Himalaia Indiano.	Florestas Temperadas do Himalaia.	Examinar os estoques de nutrientes e a estequiometria (C:N:P) do solo florestal e seu potencial de sequestro de carbono.
Decoupling of nutrient element cycles in soil and plants across an altitude gradiente Tan & Wang (2016)	Monte Gongga, Sichuan, China.	Gradiente altitudinal (1200–4500 m).	Verificar se os ciclos de C, N e P no solo e nas plantas se desacoplam ao longo de um gradiente de altitude.
Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation Du et al. (2020)	Global (171 locais).	Ecosistemas terrestres naturais.	Mapear globalmente a limitação por N e P em ecossistemas terrestres usando eficiência de reabsorção foliar.
Desertification in karst areas: A review U.S. D'Ettorre, I.S. Liso, M. Parise (2024)	Várias regiões do mundo (ex.: Bacia do Mediterrâneo, Sul da China, Caribe, América Central, etc.).	Principalmente carbonatos (calcários e dolomitos), com menção a evaporitos.	Fornecer uma visão geral dos processos de desertificação em áreas cársticas, destacando as causas e propondo abordagens para mitigação.
Litterfall biomass and nutrient cycling in karst and nearby non-karst forests in tropical China: A 10-year comparison X. Zhu, X. Zou, E. Lu, Y. Deng, Y. Luo, H. Chen, W. Liu (2020)	Xishuangbanna, Província de Yunnan, Sudoeste da China.	Calcário (Floresta Cárstica - KF) vs. Solo não-cárstico (Floresta Não-Cárstica - NKF).	Comparar a biomassa da serapilheira, acúmulo, taxa de decomposição, retorno de nutrientes e eficiência do uso de nutrientes entre uma floresta cárstica e uma floresta não-cárstica tropical.
Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range Vieira et al. (2011)	Serra do Mar, Estado de São Paulo, Brasil (entre os municípios de Ubatuba e São Luís do Paraitinga). Florestas de Terras Baixas (100 m), Submontana (400 m) e Montana (1000 m).	Floresta Tropical Úmida (Mata Atlântica) em gradiente altitudinal.	1. Quantificar os estoques de C e N no solo e na biomassa ao longo de um gradiente de elevação e sua correlação com a temperatura. 2. Avaliar os padrões de alocação de C e N acima e abaixo do solo ao longo do gradiente. 3. Comparar os padrões de alocação de C e N entre a Mata Atlântica e a Floresta Amazônica.

Modeling the Carbon Cost of Plant Nitrogen and Phosphorus Uptake Across Temperate and Tropical Forests	45 parcelas em florestas temperadas em Indiana, EUA; 18 parcelas em florestas tropicais secas em Guanacaste, Costa Rica.	Florestas temperadas e tropicais.	Integrar a dinâmica do fósforo (P) ao modelo FUN 2.0 e validar o novo modelo (FUN 3.0) em florestas com diferentes limitações nutricionais.
Allen et al. (2020)			
Soil nutrient dynamics under mountainous landscape: issues and challenges	Montanhas globais (ex.: Himalaias, Andes, Alpes).	Ecossistemas montanhosos.	Revisar a dinâmica de nutrientes em solos de montanha, destacando desafios e processos únicos em altas altitudes.
Sivaranjani & Panwar (2023)			

Fonte: o autor.

4. Distribuição dos estudos relacionados a ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos no globo

A melhor combinação de busca e filtragem, no banco de dados da plataforma indexadora *Web of Science*, dos trabalhos foi: Nutrient cycling (topic) and mountain (topic) and litter (topic) and soil (topic) = 128 artigos. Posteriormente foi realizada uma leitura mais detalhada.

Ao final, foram utilizados 46 trabalhos (Dissertação, Tese, Artigos, Artigos de Revisão e capítulos de livros que ainda não foram publicados – contato direto com o autor) para confeccionar e direcionar a presente revisão. Salientando que não focamos somente na busca pela base de dados da *Web of Science* e *Scopus*, sendo utilizadas outras bases de dados (Google Acadêmico, Scielo, dentre outros). A maioria dos trabalhos relacionados a área se concentram nas montanhas e áreas cársticas chinesas (Figura 1). Diante todos os trabalhos encontrados durante a confecção desta pesquisa, o artigo de Freitas *et al.* (2022) é o único que aborda a temática de ciclagem de nutrientes especificamente em afloramentos graníticos (inselbergs). Praticamente não existe estudo sobre ciclagem de nutrientes em inselbergs, que são diferentes de áreas montanhosas ou cársticas (ecologicamente e geologicamente).

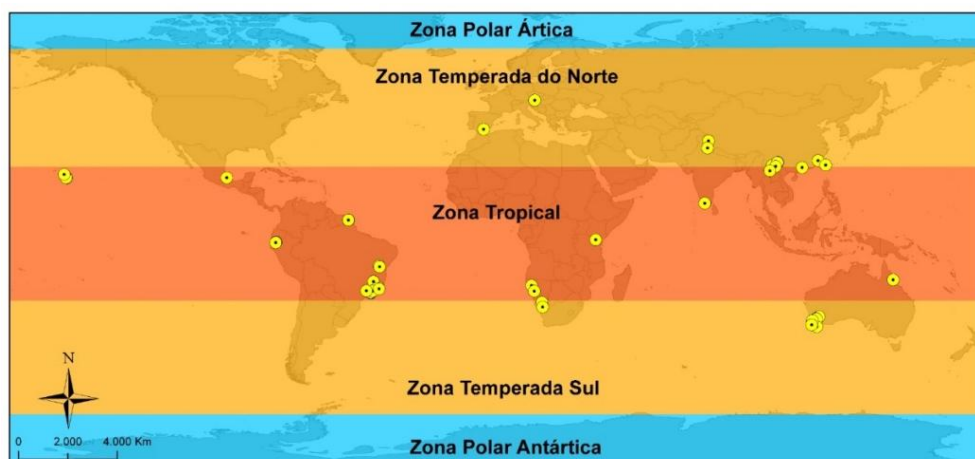


Figura 1 - Localização geográfica e respectivas zonas onde estão concentrados os estudos utilizados na presente trabalho. Fonte: o autor, com auxílio das bases indexadoras Web of Science, Scopus, Scielo e Google Acadêmico.

5. Ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos

A partir dos trabalhos compilados por meio das buscas definidas anteriormente, foi estruturada a discussão da presente revisão. Outros trabalhos também foram utilizados para dar embasamento a discussão dos temas que seguem.

O termo ciclagem de nutrientes é definido como ciclos biogeoquímicos, ou seja, abrange os componentes geoquímicos, biológicos e bioquímicos, sendo este último de suma importância para plantas perenes pois permite a reciclagem interna de nutrientes e sua sobrevivência em ambientes de baixa fertilidade (Switzer & Nelson, 1972; Miller *et al.*, 1979; Legout *et al.*, 2020; Jaozandry *et al.*, 2024) como os afloramentos rochosos/ambientes montanhosos. A presença de uma grande quantidade de serapilheira no solo da floresta exerce significativa influência na dinâmica do ecossistema florestal, pois é a principal fonte de matéria orgânica para os solos (Olsen, 1963; Chakravarty *et al.*, 2020). A qualidade da serapilheira é medida por meio de sua composição química (ex. nitrogênio, fósforo e potássio) e principais componentes da parede celular (ex. lignina, celulose e hemicelulose) que influenciam a decomposição da serapilheira e a liberação de nutrientes (Swift *et al.*, 1979; Sardans & Peñuelas, 2021). A ciclagem de nutrientes em florestas tropicais diferem com o tipo de solo, clima e a topografia; portanto, variáveis como umidade e temperatura também são fatores primordiais no processo de degradação da serapilheira (Esperschutz *et al.*, 2011; Ostertag *et al.*, 2022).

5.1 Decomposição da Serapilheira

A decomposição da serapilheira em ecossistemas terrestres é essencial, pois tal processo exerce influência direta no ciclo global do carbono, onde mais de 50% da produção primária líquida de uma floresta retorna ao solo por meio da produção de serapilheira (Canadell *et al.*, 2007; Krishna & Mohan, 2017; Singh *et al.*, 2021). Os processos de decomposição da serapilheira também desempenham um papel significativo no balanço de nutrientes dos ecossistemas florestais (Krishna & Mohan, 2017), pois resultam no armazenamento e na transferência de carbono na forma de nutrientes orgânicos e minerais podendo estes serem reaproveitados pelas plantas, melhorando a fertilidade do solo (Berg & McClaugherty, 2014). As folhas constituem mais de 70% da produção de serapilheira acima do solo nas florestas, sendo a proporção dos outros componentes, como caules, galhos e material reprodutivo, é relativamente menor (Robertson & Paul, 2000). Portanto, a decomposição da serapilheira desempenha um papel importante na ciclagem de nutrientes nas florestas (Berger *et al.*, 2015). A ciclagem de nutrientes em altitudes elevadas é mais lenta quando comparada a regiões mais baixas e com as mudanças climáticas, a ciclagem de nutrientes será afetada (Jeyakumar *et al.*, 2020). Com o aumento da temperatura e da precipitação também aumenta a taxa de decomposição da serapilheira (Meentemeyer, 1978; Guo *et al.*, 2021).

Um estudo realizado em três tipos de florestas naturais (floresta de baixa montanha, floresta de *Ocotea* e floresta de *Podocarpus*) na encosta sudoeste do Monte Kilimanjaro, Tanzânia, ao longo de um gradiente de elevação de 1275 a 2850 metros acima do nível do mar, concluiu que o padrão anual de produção de serapilheira estava intimamente relacionado à sazonalidade da chuva, exibindo um grande pico no final da estação seca (agosto-outubro); a produção de serapilheira diminuiu com a elevação devido a temperaturas mais baixas e redução da produção primária (Becker *et al.*, 2015).

Ao estudarem os efeitos diretos e indiretos do clima na decomposição da serapilheira foliar ao longo de um gradiente altitudinal (de 900 a 1900m acima do nível do mar) no maciço de Hochschwab dos Alpes Calcários do Norte da Áustria, onde a vegetação ao longo do transecto altitudinal era formada por gramíneas alpinas, pinheiros da montanha e florestas de faias, os pesquisadores

observaram que a altitude retardou a decomposição (perda de massa e liberação), pois a altitude compreende um conjunto de características altamente auto correlacionadas (por exemplo: clima, vegetação, serapilheira, química do solo, microbiologia do solo, cobertura de neve) que influenciam as taxas de decomposição da serapilheira (Berger *et al.*, 2015). Dessa forma, os autores concluem que a decomposição e posterior liberação de nutrientes da serapilheira são difíceis de prever pela altitude, exceto durante o estágio inicial da decomposição, que parecia ser controlado pelo clima (Berger *et al.*, 2015).

Já em regiões tropicais, Marques (2022) avaliando o efeito da variação climática sobre as taxas de decomposição de espécies da Floresta Atlântica na região Sul do Brasil, levando em consideração um gradiente altitudinal (370 a 1003m) que abrange florestas Atlânticas *stricto sensu* e florestas com Araucária, observaram que a temperatura exerce uma influência direta na decomposição da serapilheira e a altitude foi positivamente correlacionada com as taxas de decomposição (maior altitude, menor temperatura, menores taxas de decomposição). A Floresta Atlântica apresenta grandes estoques de carbono e nitrogênio acima e abaixo do solo e, um aumento na temperatura do ar, pode transformar essas florestas de sumidouros para fontes de carbono para a atmosfera, por meio de um aumento nos processos de decomposição (Villela *et al.*, 2012), contribuindo ainda mais com as mudanças climáticas.

Ao investigar as taxas de decomposição e as mudanças na composição inorgânica e orgânica da serapilheira ao longo de duas fisionomias de florestas (Terras Baixas vs. Montana) localizadas em diferentes altitudes (100m x 1000m), na Serra do Mar, São Paulo, Coletta (2015) observaram que os únicos compostos que se mostraram diferentes comparando a espécie arbórea *Mollinedia schottiana* nas duas altitudes, foram as concentrações iniciais nas folhas de lignina, polifenóis e taninos condensados, os quais foram elevados a 1000 m, além de menor perda de N ao longo da decomposição (231 dias para decompor 50% do N), enquanto a *Mollinedia schottiana* decompondo na floresta de Terras Baixas levou 139 dias para perder 50% do N (Coletta, 2015). Assim sendo, a temperatura e a qualidade da serapilheira regulam a decomposição nas duas florestas pois a maior concentração de N, a baixa razão C:N e as maiores temperaturas parecem regular a decomposição desta leguminosa na floresta de Terras Baixas (Coletta, 2015). Diferenças notáveis na disponibilidade de

nitrogênio no solo e na temperatura do ar ao longo de diferentes altitudes em formações vegetais da Floresta Ombrófila Densa podem afetar a composição química das folhas, impactando assim os processos de decomposição (Coletta, 2015).

5.2 Estoque de Carbono

Cientistas estimaram os estoques de carbono e nitrogênio na biomassa acima e abaixo do solo ao longo de uma faixa de elevação em diferentes locais nas encostas íngremes da Floresta Atlântica da Serra do Mar, na costa norte do estado de São Paulo, sudeste do Brasil (Vieira *et al.*, 2011). Em elevações de 100 m (terras baixas), 400 m (submontana) e 1000 m (montana) foram estabelecidas 4 parcelas de 1 hectare. Foi observado que a maioria dos estoques de carbono e nitrogênio foram encontrados abaixo do solo e não acima do solo, como normalmente encontrado em florestas tropicais de planície (Vieira *et al.*, 2011). Os estoques acima e abaixo do solo e, conseqüentemente, os estoques totais de carbono e nitrogênio aumentaram significativamente com a elevação (Vieira *et al.*, 2011). A temperatura do solo e do ar diminuiu significativamente com a elevação, indicando uma relação significativamente inversa entre os estoques de carbono e nitrogênio e a temperatura (Vieira *et al.*, 2011). Ao usarem essa relação inversa, os pesquisadores conseguiram estimar que o aumento de 1°C na temperatura do solo diminuí os estoques de carbono e nitrogênio em aproximadamente 17 Mg.ha⁻¹ e 1 Mg.ha⁻¹ de carbono e nitrogênio, respectivamente (Vieira *et al.*, 2011).

A tendência do estoque de carbono em relação ao aumento da altitude não é uniforme e depende de fatores como tipo de ecossistema, clima, vegetação e propriedades do solo. No entanto, podemos identificar alguns padrões gerais com base nos estudos utilizados na presente revisão (Tabela 1). Segue:

1 - O estoque de carbono no solo pode aumentar com a altitude em alguns contextos. Estudos em florestas tropicais e subtropicais úmidas (ex.: Mata Atlântica, Andes) frequentemente mostram um aumento nos estoques de carbono no solo em altitudes mais elevadas devido a: menor taxa de decomposição (temperaturas mais baixas); maior acúmulo de matéria orgânica; solos mais espessos ou com maior conteúdo de carbono orgânico estável. Por

exemplo, Vieira et al. (2011) – na Mata Atlântica brasileira, os estoques de carbono no solo foram maiores em altitudes mais elevadas (Floresta Montana a 1000 m) em comparação com terras baixas.

2 - Estoque de carbono na biomassa pode diminuir com a altitude. Em ecossistemas montanos e alpinos, a biomassa acima do solo frequentemente diminui com o aumento da altitude devido a: condições climáticas mais rigorosas; crescimento vegetal mais lento; árvores de menor porte. Por exemplo, He et al. (2016) e Tan & Wang (2016) – Mostram que a biomassa e a produtividade primária líquida podem diminuir com a altitude, afetando o carbono armazenado na vegetação.

3 - Mudança na alocação de carbono. Em altitudes mais elevadas, pode haver maior alocação de carbono abaixo do solo (raízes, solo) em vez de acima do solo. Por exemplo, Vieira et al. (2011) – observou mudanças na partição de carbono entre biomassa acima e abaixo do solo ao longo do gradiente altitudinal.

4. Sensibilidade a fatores locais. A relação altitude–estoque de carbono é altamente influenciada por: tipo de rocha (ex.: karst vs. não-karst); precipitação e temperatura; histórico de uso do solo; microclima e orientação de encosta. Por exemplo, Wang et al. (2016) – mostrou que afloramentos rochosos em áreas cársticas redistribuem carbono orgânico para manchas de solo adjacentes, o que pode alterar os padrões locais de estoque.

Analisando os trabalhos listados na Tabela 1, não há uma regra universal, mas em muitos ecossistemas florestais úmidos tropicais e subtropicais o estoque de carbono no solo tende a aumentar com altitude e o estoque de carbono na biomassa diminui com altitude. Já em ambientes áridos, alpinos ou com solos rasos (ex.: inselbergs), os estoques totais de carbono podem ser menores e mais variáveis.

5.3 Concentração de Macronutrientes

Um estudo foi realizado em uma floresta tropical montanhosa no Equador, onde foi medido as concentrações de macronutrientes no solo e em folhas (de ervas e arbustos) a 1900, 2400 e 3000 m de altitude. Observou-se que as concentrações foliares de N, P, S e K foram superiores a 1900m (Soethe *et al.*, 2008). Os autores concluem que a disponibilidade de nutrientes diminuiu acentuadamente com o aumento da altitude nesta floresta tropical montanhosa;

encontraram evidências de que a disponibilidade de N, P, S e K foi restrita em grandes altitudes (Soethe *et al.*, 2008). Também observaram que as baixas taxas de mineralização nessas altitudes podem ser um fator importante para a baixa disponibilidade de nutrientes organicamente ligados, como N, P e S (Soethe *et al.*, 2008). As baixas relações foliares de N:P indicam que o N é mais limitante para o crescimento da vegetação do que a disponibilidade de P (Soethe *et al.*, 2008). Outros estudos confirmam que baixas proporções foliares de N:P indicam limitação de nitrogênio (N) em relação ao fósforo (P) para o crescimento da vegetação. Relações baixas N:P (<10–14) geralmente indicam limitação de N, enquanto relações altas (>16–20) sugerem limitação de P, sendo esse padrão observado em florestas boreais, temperadas e tropicais (Han *et al.*, 2013; Ostertag & Dimanno, 2016; Vallicrosa *et al.*, 2022).

5.4 Espécies-chave na ciclagem de nutrientes

Em relação aos estudos que investigaram a contribuição das espécies-chave na ciclagem de nutrientes, pesquisadores estudando o processo de decomposição em povoamentos de *Betula utilis* que ocorrem no limite superior das florestas subalpinas do Himalaia Indiano, a uma altitude que variava entre 3600m a 3800m acima do nível do mar, observaram que o processo de decomposição da serapilheira foi lento, a perda de massa e a taxa de decomposição foram maiores durante as fases iniciais de decomposição (devido à lixiviação de componentes lábeis), que diminuíram durante os estágios posteriores (devido ao acúmulo de fração recalcitrante); nutrientes como N, P e K são lixiviados da serapilheira em decomposição durante as fases iniciais e os padrões de decomposição da serapilheira não eram consistentes entre os locais de estudo, sugerindo que as condições do local são um 'controle importante' sobre a decomposição da serapilheira (Singh *et al.*, 2021).

Cientistas investigaram a contribuição da espécie *Pseudobombax aff. petropolitanum* (PP) na ciclagem de nutrientes e produção de serapilheira em um inselberg neotropical (Pedra dos Pontões) no estado do Espírito Santo, Brasil (Freitas *et al.*, 2022). Foram coletados dados de queda de serapilheira e analisadas a composição de carbono e a concentração de nutrientes (como N, P, K, Ca, Mg, S, B, Cu, Fe, Mn, Zn) através de coletas mensais durante um ano. Os resultados indicaram uma maior produção no final da estação chuvosa e

início da estação seca, a fração PP apresentou uma menor queda de serapilheira e uma menor concentração de nutrientes (exceto K) sendo mais conservadoras em comparação com outras espécies lenhosas (Freitas *et al.*, 2022). Tal padrão, concluem os pesquisadores, sugerem o potencial do *Pseudobombax aff. petropolitanum* para restauração de áreas degradadas pela mineração de rochas ornamentais na região de ocorrência dessa espécie.

5.5 Realocação/translocação de nutrientes

Durante todo o período do crescimento do vegetal, os nutrientes são constantemente realocados/translocados dentro das árvores, onde a movimentação dos nutrientes dentro das plantas é um componente essencial para o processo de ciclagem de nutrientes além de ser um mecanismo natural essencial para conservação de nutrientes (Sivaranjani & Panwar, 2023). As plantas dependem da absorção de uma gama variável de nutrientes do solo, onde o N e o P são os principais nutrientes que limitam a produtividade sendo o acesso a esses nutrientes essencial para os processos de crescimento das plantas (Oldroyd e Leyser, 2020) Antes da senescência foliar, grande parte dos nutrientes (principalmente N e P) são retranslocados das folhas e redistribuídos para outros compartimentos dentro das árvores; em ecossistemas florestais, diferentes processos de mobilidade de N e P são observados, como: aquisição de nutrientes por meio da interface solo/raiz, transporte da raiz para as folhas e reabsorção/retranslocação do tecido senescente para o tecido jovem (Wang *et al.*, 2014, Wu *et al.*, 2021). Ao compararmos os teores de nutrientes nas folhas verdes e nas folhas senescentes, conseguimos estimar a quantidade de nutrientes retranslocados (Sivaranjani & Panwar, 2023).

As folhosas retranslocam mais nitrogênio antes da senescência foliar do que as coníferas, sendo esse movimento específico para cada espécie e a quantidade de nutrientes retranslocados dentro das espécies arbóreas é determinada pela sua disponibilidade no solo (Krishna & Mohan, 2017). Árvores em locais de baixa disponibilidade de nutrientes irão translocar uma maior quantidade de nutrientes de suas folhas quando comparadas com espécies que crescem em locais mais ricos nutricionalmente (Sivaranjani & Panwar, 2023). Nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) são os macronutrientes mais limitantes para a produção florestal e a agricultura (Razaq *et al.*, 2017). A ciclagem de

nutrientes é fortemente influenciada por mudanças no microbioma (Sivaranjani & Panwar, 2023).

A ciclagem de nutrientes em altitudes mais elevadas é diferente da que ocorre em terras baixas, pois em ambientes com maiores altitudes a menor temperatura é um fator determinante que retarda a decomposição, tornando-a mais lenta (Sivaranjani & Panwar, 2023). Por exemplo, Lu & Liu (2012) estudando os padrões de produção de serapilheira e as taxas de retorno em três florestas sempre verdes em Taiwan, segundo o gradiente altitudinal variando de 782 a 2.098 m, observaram que a produção diminuiu com a elevação da altitude, os fluxos de nutrientes aumentaram com o aumento da elevação e a taxa de decomposição foi menor no ponto mais elevado. Geralmente, há uma diferença entre o teores de nutrientes foliares e no solo. De forma semelhante, Soethe *et al.* (2008), estudando uma floresta tropical montana no Equador, observou que a disponibilidade de nutrientes como N, P, K e S diminuíram com o aumento da altitude.

6. Atributos dos solos nas montanhas e afloramentos rochosos

A altitude é um fator determinante para os processos e as propriedades dos ecossistemas em ambientes montanhosos (He *et al.*, 2016). O processo de ciclagem de nutrientes em solos de florestas tropicais são caracterizados pela rápida ciclagem da matéria orgânica e, com o aumento da altitude, ocorre uma diminuição das taxas de decomposição que levam ao acúmulo de uma maior quantidade de matéria orgânica no solo culminando em solos cada vez mais ácidos – afetando a disponibilidade de nutrientes (Vitousek, 1984; Kauffman *et al.*, 1998; Schuur & Matson, 2001; Gleason *et al.*, 2010; Werner & Homeier, 2015). Tais condições tendem a ocasionar taxas mais lentas de mineralização de N e P do solo, provocando um déficit na disponibilidade de nutrientes em florestas tropicais montanhosas (Vitousek *et al.*, 1982; Vitousek, 1998; Fahey *et al.*, 2016). A disponibilidade de nutrientes nos solos é uma das causas mais importantes que limitam o crescimento das plantas, porém tal disponibilidade é muito heterogênea, ou seja, apresenta uma forte variação espacial e temporal que é constantemente associada às condições sazonais, climáticas, estrutura do habitat ou a atividade radicular e microbiana (Matías *et al.*, 2011).

Nos solos, o nitrogênio na sua forma orgânica não está prontamente disponível para as plantas ficando a cargo dos microrganismos a decomposição da matéria orgânica em partículas menores, promovendo a mineralização de compostos orgânicos de nitrogênio nos solos florestais e tornando-o acessível para as plantas (Krishna & Mohan, 2017). Assim como o N, o fósforo também é um nutriente regulador e sua concentração na serapilheira aumenta durante a decomposição e posteriormente é diminuída devido a lixiviação (Krishna & Mohan, 2017).

Pesquisadores conduziram um estudo em diferentes fitofisionomias (subtropical perene de folhas largas 1100–2200 m até uma zona alpina de gelo e neve de alta altitude > 4900 m) ao longo de um gradiente altitudinal do Monte Gongga, China, abordando os ciclos de C, N e P não apenas no solo, mas também nas plantas (Tan & Wang, 2016). O objetivo dos pesquisadores era examinar se os ciclos biogeoquímicos de C, N e P estavam ou não desacoplados em um gradiente de altitude. Para testarem suas hipóteses, eles avaliaram as variações de nutrientes no solo e nas plantas em um gradiente de altitude que abrangeu 1100 a 4900m onde exploraram a influência dos diferentes microclimas na estequiometria do solo e das plantas associadas à esses ambientes. Eles observaram que o P da planta diminuiu com a altitude (Tan & Wang, 2016). O fósforo disponível (ex. fosfato) pode, portanto, diminuir com o aumento da precipitação e da altitude e, além disso, a baixa temperatura limita a absorção pela raiz e a influência combinada desses processos pode, segundo os autores, ser responsável pela diminuição do P da planta devido à altitude (Tan & Wang, 2016). A temperatura média anual (TMA) foi responsável pela variação do N da planta em elevações abaixo de 2350 m; acima de 2350 m, a variação no nitrogênio das plantas não é explicada apenas pelo clima (TMA), mas também pelo fato de que diferentes tipos de plantas, com diferentes exigências e teores de nitrogênio, passam a dominar a paisagem em altitudes mais elevadas (Tan & Wang, 2016). Logo, a "vegetação tipo" torna-se um fator crucial para explicar a variabilidade nos dados acima dessa altitude (Tan & Wang, 2016). Em áreas com altitudes mais baixas, as altas temperaturas aumentam a atividade das enzimas do solo, resultando em alta fixação de N por micróbios; temperaturas mais altas também resultam em maior absorção de N pela planta e o oposto é observado em altas altitudes (Tan & Wang, 2016). Dessa forma, os autores concluem que

o desacoplamento dos ciclos biogeoquímicos C, N e P no solo e nas plantas foi significativamente afetado pela altitude (Tan & Wang, 2016).

A limitação de nitrogênio (N) e fósforo (P) no solo restringe a magnitude da absorção e fixação de carbono em resposta aos elevados níveis de dióxido de carbono e às mudanças climáticas (Du *et al.*, 2020). Excluindo terras agrícolas, áreas urbanas e glaciais, estima-se que, aproximadamente, 18% das áreas naturais do planeta são limitadas por N, enquanto 43% são limitadas por P e os outros 39% restantes podem ser co-limitados por N e P ou, ainda, serem fracamente limitados por qualquer nutriente sozinho (Figura 2) (Du *et al.*, 2020). A limitação de N em altitudes mais elevadas é atribuída à diminuição na temperatura junto às mudanças nas características do solo e na vegetação e, ainda, o clima (precipitação e temperatura) é o fator mais importante que afeta a limitação de nutrientes (Du *et al.*, 2020). A maioria dos estudos utilizados no presente trabalho foram realizados em locais onde o P é limitante (Figura 2).

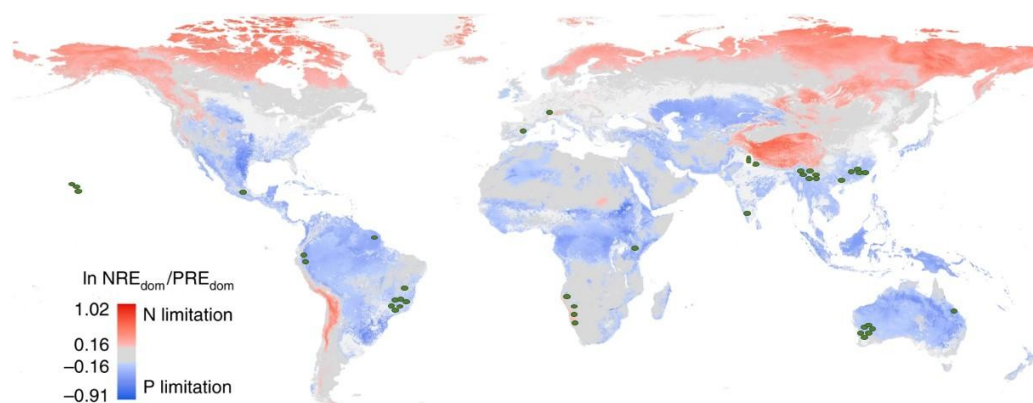


Figura 2 - Localização dos estudos utilizados no presente trabalho, representado por pontos verde-escuros, e a limitação global por nitrogênio e fósforo, adaptado de Du *et al.*, 2020.

Ramesh *et al.* (2024), estudando 20 regiões de floresta tropical na Austrália em um gradiente altitudinal que variou de 40 a 1550 metros acima do nível do mar, descobriram que o teor de matéria orgânica do solo e a relação C:N aumentaram com a elevação enquanto para o pH do solo houve um declínio com a elevação da altitude. Ainda de acordo com os autores, os fatores edáficos apresentaram uma forte correlação com os fatores climáticos, sugerindo a temperatura como um importante impulsionador das propriedades do solo em toda a elevação. O teor de $\delta^{15}\text{N}$ do solo diminuiu com o aumento da elevação, sugerindo um ciclo de nitrogênio mais lento em solos de alta altitude e com maiores teores de matéria orgânica (Ramesh *et al.*, 2024).

Os solos armazenam uma maior quantidade de carbono (C) quando comparado com outros compartimentos, como a vegetação e a atmosfera e, também atuam como fonte ou sumidouro de emissões de carbono (Sivaranjani; Panwar, 2023). Por apresentarem uma grande capacidade de armazenamento de C, os solos podem reduzir a quantidade desse elemento na atmosfera e, dessa forma, contribuir para minimizar os efeitos do aquecimento global e das mudanças climáticas (Sivaranjani; Panwar, 2023). A maioria dos solos tropicais são pobres quimicamente (altamente lixiviados), sendo dependentes da matéria orgânica do solo (MOS) para manter o seu estado bom estado nutricional (Gougoulas *et al.*, 2014). A MOS desempenha um papel primordial na fertilidade do solo, seja contribuindo para o armazenamento de uma ampla gama de nutrientes, aumenta a capacidade de troca gasosa além de melhorar a retenção de água no solo e a perda de MOS pode ser um indicativo de degradação do solo (Sivaranjani; Panwar, 2023).

Burke (2001) estudou a influência do relevo e da declividade nas propriedades do solo de quatro grupos de afloramentos rochosos de diferentes idades (cada área compreende um conjunto de 4 a 9 inselbergs, com diferentes origens geológicas) em Nama Karoo, Namíbia. Amostras de solo foram coletadas ao longo de um gradiente norte-sul, sendo analisadas e testadas quanto a diferenças na geologia, habitat (representando um gradiente topográfico) e declividade. Após as análises, o autor chegou às seguintes conclusões: 1) as propriedades físicas do solo são determinadas pela geologia; 2) as propriedades químicas do solo são influenciadas pela geologia, processos biogênicos e deposições atmosféricas; e, 3) a topografia e o relevo exercem influência sobre as propriedades do solo enquanto a declividade não (Burke, 2001). O autor também concluiu que os inselbergs contribuem com nutrientes para as planícies circundantes apresentando um papel extremamente importante na manutenção do funcionamento dos ecossistemas e paisagens subjacentes servindo como fontes de nutrientes, bem como de sementes, o que é um ponto importante a ser levado em consideração na conservação desses ambientes singulares.

Os campos de altitude e os campos rupestres são ecossistemas que apresentam solos com características bem peculiares. Segundo Benites *et al.* (2003), os solos desses ecossistemas são rasos, arenosos, distróficos, ricos em

alumínio trocável, com matéria orgânica humificada, sendo encontrados espodossolos, organossolos, neossolos e cambissolos, onde a matéria orgânica desempenha um papel crucial na formação destes solos por acelerar o intemperismo da rocha-mãe, sustenta o ecossistema destas regiões e participa ativamente dos processos de ciclagem de nutrientes. Ainda segundo Benites *et al.* (2003), os solos presentes em formações rupestres são formados, na sua maioria, por matéria orgânica leve e pouco transformada, apresentando baixa densidade. Geralmente, em elevadas altitudes, o solo apresenta uma comunidade menos diversa de microrganismos além de uma menor atividade enzimática, tendo como resultado a presença de um ecossistema único em regiões de altitudes mais elevadas (Sivaranjani; Panwar, 2023).

Pesquisadores amostraram os solos de nove unidades de conservação (UC) (todas as UC's estudadas estão na Serra do Espinhaço e na Serra da Mantiqueira) em complexos rochosos de elevada altitude, que se estendiam desde a Floresta Atlântica (clima: Cwb), passando pelo Cerrado (clima: Cwa) e indo até a Caatinga (clima: Aw) onde a altitude variou entre 900 até 2300m (Benites *et al.*, 2007). De acordo com os autores, o estado nutricional extremamente baixo de todos os horizontes minerais dos solos estudados revela o importante papel dos mecanismos de ciclagem de nutrientes na sustentabilidade desses ambientes naturais (Benites *et al.*, 2007). Apesar da renovação geral da paisagem promovida pela morfogênese atual, a baixa reserva de nutrientes dos saprólitos pré-intemperizados favorece a formação de solos extremamente pobres e a profundidade do solo é fortemente influenciada pelo material de origem e pela topografia (Benites *et al.*, 2007).

O estoque de C em um gradiente altitudinal (1.112 a 1.550m de altitude) em uma Floresta Ombrófila Densa no Parque Nacional do Caparaó, mostrou que o gradiente altitudinal influenciou os teores de C orgânico e MO no solo, sendo estes crescentes com o aumento da altitude (Castro, 2014). Zheng *et al.* (2023) estudando três espécies florestais que crescem em áreas cársticas e não-cársticas no sudoeste da China com o intuito de investigar os efeitos das condições nutricionais do solo na busca, transporte e reabsorção de N e P pelas plantas, observaram que a litologia das rochas teve efeitos significativos sobre os nutrientes do solo, forrageamento de N e P das plantas, transporte e reabsorção; as concentrações totais de N e P do solo, a concentração de

carbono orgânico do solo e o pH foram maiores nas florestas cársticas do que nas florestas não cársticas, mas as concentrações de N e P nas folhas verdes exibiram características opostas (Zheng *et al.*, 2023). Plantas que crescem em áreas não-cársticas apresentaram uma capacidade maior de busca de N e P das que crescem em florestas cársticas e, a eficiência de reabsorção de N das plantas nas florestas cársticas foi superior, mas a eficiência de reabsorção de P foi menor do que nas florestas não cársticas (Zheng *et al.*, 2023). Os autores concluem que a mobilidade de N e P em florestas não cársticas e cársticas podem ser ajustadas de acordo com as condições nutricionais do solo.

Campos *et al.* (2017) estudando uma Floresta Tropical Nebular localizada na encosta oriental do vulcão Cofre de Perote, México, coletaram serapilheira e raízes finas de duas pequenas bacias hidrográficas adjacentes de aproximadamente 25,0 e 25,6 ha, e a altitude variava entre 2169 a 2059 m acima do nível do mar, respectivamente. Os pesquisadores descobriram que os horizontes mais profundos do solo têm uma concentração muito baixa de nutrientes, enquanto um forte enriquecimento de nutrientes foi observado no horizonte O, onde os elementos C, N, P, Ca, Mg, K e Na são todos fortemente enriquecidos nesse horizonte quando comparados aos horizontes subjacentes mais profundos; a Floresta Tropical Nebular apresenta alta densidade de massa de raízes finas e serapilheira no horizonte O, onde a densidade e distribuição da massa de raízes finas dentro do perfil do solo revelaram padrões relacionados à disponibilidade de nutrientes, ou seja, os reservatórios de nutrientes do solo estavam intimamente relacionados às raízes finas e à densidade de massa de serapilheira; as taxas de mineralização da serapilheira foram maiores do que as taxas de mineralização das raízes finas, sugerindo que os produtos químicos do substrato são um fator importante que controla o ciclo de nutrientes no solo florestal (Campos *et al.*, 2017). Em suma, os autores concluem que os resultados sugerem que as raízes finas são mais resistentes quimicamente à mineralização, o que pode ser um dos mecanismos que contribuem para o aumento do sequestro de carbono dentro do solo (por exemplo, nos horizontes A e O), mas a serapilheira também pode ser um elemento importante na formação de carbono orgânico estável no solo (Campos *et al.*, 2017).

Pesquisadores realizaram um estudo na Reserva da Biosfera de Dinghushan, província de Guangdong, China, onde 19 parcelas foram

distribuídas ao longo da encosta sudeste da Montanha Dinghu, onde a vegetação é composta por florestas tropicais de monções e florestas subtropicais de monções, em intervalos de cerca de 50 m de altitude (determinados por GPS), com altitudes variando entre 50 a 950 m acima do nível do mar (He *et al.*, 2016). O objetivo do estudo foi investigar as mudanças nas concentrações de carbono (C), nitrogênio (N) e fósforo (P) e suas proporções em quatro componentes-chave do ecossistema (serapilheira do solo florestal, raízes finas, solo e microrganismos do solo). Os resultados mostraram que o C orgânico do solo e da biomassa microbiana aumentaram com o aumento da altitude; o N total do solo e da biomassa microbiana também aumentou com a altitude, porém as concentrações de N na serapilheira e nas raízes finas diminuiu com o aumento da altitude; as relações C:N de todos os componentes do ecossistema estudado aumentaram significativamente com a altitude, com exceção da razão C:N da biomassa microbiana do solo, que não mudou significativamente com a altitude, provavelmente como resultado da forte homeostase estequiométrica dos microrganismos do solo; a concentração de fósforo e as razões C:P e N:P de todos os componentes do ecossistema tiveram relações não lineares com a altitude (He *et al.*, 2016). Dessa forma, os autores sugerem que o aumento das concentrações de C orgânico e N total do solo com a altitude foi, provavelmente, devido as temperaturas mais baixas em grandes altitudes que limitam a ciclagem da matéria orgânica (nutrientes); o N pode limitar a decomposição da serapilheira e da matéria orgânica do solo em grandes altitudes; o P apresenta potencial para a limitação crescimento das plantas e na ciclagem de nutrientes em altitudes intermediárias (He *et al.*, 2016). Por fim, concluem que o padrão altitudinal do estado nutricional da planta e do solo difere entre os componentes do ecossistema e que a importância relativa da limitação de P vs. N para as funções e processos do ecossistema muda ao longo dos gradientes altitudinais (He *et al.*, 2016).

Um estudo foi desenvolvido em Uttarakhand, Índia, onde um total de 192 amostras de solo (aprox. 500 g cada) foram coletadas em diferentes tipos de floresta do Himalaia Ocidental como (tropical, subtropical, temperada) ao longo do gradiente de elevação (ou seja, <1000; 1000–1500; 1500–2000 e >2000 m acima do nível do mar) sob as principais espécies de árvores (Kumar *et al.*, 2021). Os objetivos se concentraram em examinar a estequiometria dos

principais nutrientes (N e P) e C do solo florestal para entender a dinâmica das florestas além de complementar as informações sobre o potencial de sequestro de carbono dos solos florestais (Kumar *et al.*, 2021). Os resultados mostraram que os teores de nitrogênio, fósforo e carbono orgânico total do solo florestal aumentaram com a altitude e as razões C:N:P, N:P, C:N e C:P e N:P foram invariantes com a altitude. Os autores supõem que a baixa relação C:N indica a possível emissão de N_2O com um subsequente aumento na carga de N e vice-versa, levando a um aumento no estoque de C, resultando em emissões de CO_2 e CH_4 para a atmosfera em condições climáticas favoráveis (Kumar *et al.*, 2021). Assim sendo, os autores concluem que mudanças nas razões estequiométricas no ecossistema florestal podem modificar o estado nutricional e futuros sumidouros de C sob o aumento atmosférico das emissões de CO_2 (Kumar *et al.*, 2021).

Devido às poucas informações detalhadas sobre a distribuição dos solos de altitude no Brasil, a importância desses ambientes ainda não foi totalmente abordada (Benites *et al.*, 2007). Estudos mais detalhados são necessários para uma melhor compreensão das potencialidades e limitações desses ambientes, com ênfase em levantamentos de solo mais detalhados (Benites *et al.*, 2007). Esses estudos são essenciais para o desenvolvimento de estratégias de manejo/conservação e uma melhor compreensão do endemismo do solo e dos fatores associados que controlam a distribuição da vegetação no solo associado a afloramentos rochosos (Benites *et al.*, 2007). Simas *et al.* (2005) mostraram que complexos rochosos de altitude podem conter estoques totais de C muito maiores do que áreas de floresta secundária. Os inselbergs apresentam, em sua superfície, solos pouco desenvolvidos ou mesmo ausentes, propiciando que a maior parte da precipitação seja perdida por escoamento superficial, beneficiando a vegetação do entorno assim como também propicia, em muitos países, água potável para a população (Porembski *et al.*, 2016).

7. Conclusões

Esta revisão bibliográfica aborda a ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos e afloramentos rochosos, com foco em temáticas como a decomposição da serapilheira, estoques de carbono e nutrientes no solo, a influência da altitude e do clima e as características dos solos em diferentes formações rochosas (inselbergs,

áreas cársticas, campos rupestres, etc.). Este trabalho sugere que a altitude influencia diretamente a ciclagem de nutrientes afetando as taxas de decomposição e mineralização, pois quanto maior a altitude, menor a temperatura e mais lenta a decomposição da serapilheira. Como consequência ocorre o maior acúmulo de matéria orgânica e maiores estoques de carbono no solo. Podemos citar o trabalho de Vieira et al. (2011) na Mata Atlântica mostrou que estoques de C e N aumentam com a altitude.

Os processos de ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos estão intrinsecamente relacionados com as características químicas, físicas e nutricionais do solo e da serapilheira, onde um exerce influência na eficiência do outro. A produção de serapilheira tende a diminuir com a elevação, sendo influenciada pela sazonalidade da chuva e pelas condições climáticas específicas de cada altitude.

As características do solo em regiões de campos de altitude, campos rupestres, inselbergs, áreas cársticas e afins estão relacionadas às diferentes litologias (gênese) que vão moldar os diferentes ecossistemas vegetais que irão se desenvolver nesses locais. Os solos de afloramentos rochosos geralmente são rasos, oligotróficos e com baixa fertilidade. Em inselbergs, os solos são pouco desenvolvidos, arenosos, com alta drenagem e baixa retenção de nutrientes; em áreas cársticas, os solos são alcalinos, com nutrientes menos disponíveis devido ao alto teor de Ca e Mg. As espécies-chave podem ter papel crucial na ciclagem e, como exemplo, o *Pseudobombax* aff. *petropolitanum* em inselbergs do ES mostrou padrão conservador de nutrientes, com potencial para recuperação de áreas degradadas (Freitas et al., 2022). Porém, as mudanças climáticas podem alterar a dinâmica da ciclagem de nutrientes, pois o aquecimento global pode acelerar a decomposição, alterando estoques de C e as emissões de CO₂.

A concentração de macronutrientes como nitrogênio, fósforo, enxofre e potássio tende a diminuir com o aumento da altitude, impactando a fertilidade do solo e o crescimento das plantas. O estudo de Soethe et al. (2008) no Equador mostrou redução na disponibilidade de N, P, S e K em maiores altitudes. Porém, em contraste, o C orgânico e o N total no solo geralmente aumentam com a altitude. Com a elevação da altitude, os solos tendem a se tornar mais ácidos (o que afeta a disponibilidade de nutrientes, como nitrogênio e fósforo, o que pode restringir o crescimento das plantas), a diversidade e a atividade de microrganismos do solo geralmente diminuem (impactando a mineralização) e os solos podem ter uma maior capacidade de armazenamento de carbono

devido ao acúmulo de matéria orgânica. A maioria dos estudos em ambientes montanhosos relacionados aos processos de decomposição da serapilheira e aos nutrientes no solo e estoques de carbono estão concentrados na Ásia, mais especificamente na China e na Índia.

8. Considerações finais

Durante a confecção desta revisão bibliográfica, constatou-se a necessidade do desenvolvimento de mais estudos relacionados aos processos de ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos. Especificamente para inselbergs, os estudos sobre ciclagem de nutrientes ainda são muito insipientes. Por exemplo, no presente trabalho, foram encontrados apenas dois artigos relacionados a ciclagem de nutrientes e solos em inselbergs (um na África e outro no Brasil). Tais estudos são de suma importância, pois esses ambientes são altamente visados pela exploração mineral e, como visto, são regiões de grande importância biológica pois servem de refúgio de espécies para flora do entorno além de prestarem diversos serviços ecossistêmicos para as áreas baixas adjacentes.

As florestas de regiões montanhosas e as diferentes formações vegetacionais que prosperam em afloramentos rochosos desempenham um papel importante nas mitigações das mudanças climáticas por serem sumidouros de carbono (Liu *et al.*, 2012; FAO, 2024), tendo como evidências uma pesquisa desenvolvida na Europa onde a capacidade de estocagem de carbono das florestas de coníferas de montanha atinge três vezes a média das florestas de baixada, ou seja, 157 toneladas de C por ha contra 53,2 (European Forest Institute, 2000). Entender a dinâmica da ciclagem de nutrientes nesses ambientes e os efeitos das mudanças climáticas nesse equilíbrio biogeoquímico irá contribuir para tomadas de decisão mais assertivas sobre o manejo ou recuperação de áreas degradadas como, por exemplo, a exploração mineral.

A presente revisão apresenta uma conexão com meu estudo do projeto de doutorado, pois minha pesquisa com “Ciclagem de nutrientes em inselbergs por meio da coleta mensal de serapilheira por um ano e determinação da produção total anual e dos teores de nutrientes” se alinha perfeitamente aos seguintes pontos:

1. Estamos investigando exatamente a lacuna mais crítica apontada pela revisão: ciclagem de nutrientes em inselbergs;

2. Nossos dados anuais de produção de serapilheira e teores de nutrientes permitirão: entender a sazonalidade e os fatores climáticos que regem a ciclagem nesses ambientes; comparar com outros ambientes montanhosos (ex.: áreas cársticas, campos de altitude); avaliar o papel de espécies-chave na ciclagem de nutrientes; e, nossa pesquisa pode ser pioneira no Brasil nesse tema específico.

Existem poucos trabalhos focados especificamente em ciclagem de nutrientes em inselbergs / afloramentos rochosos — a literatura sobre inselbergs concentra-se muito em diversidade florística, biogeografia e ecologia de espécies, com estudos sobre ciclagem sendo pontuais e localizados indicando uma lacuna clara e crescente oportunidade de pesquisa pois, para inselbergs, praticamente não há dados sobre decomposição, produção de serapilheira, estoques de C e N, ou dinâmica de nutrientes nesses ambientes. Assim sendo, minha pesquisa pode ajudar a preencher uma lacuna crítica e global na ecologia de nutrientes em ambientes rochosos, pois meus resultados poderão:

- Apoiar estratégias de conservação e recuperação de áreas degradadas;
- Contribuir para prever impactos das mudanças climáticas nesses ecossistemas únicos.

Acredito que estamos no caminho certo para gerar conhecimento novo e relevante para a ciência e para a conservação desses ambientes ameaçados.

9. Referências

- BECKER, Joscha et al. Annual litterfall dynamics and nutrient deposition depending on elevation and land use at Mt. Kilimanjaro. **Biogeosciences**, v. 12, n. 19, p. 5635-5646, 2015.
- BENITES, Vinicius de Melo et al. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. **Floresta e ambiente**, v. 10, n. 1, p. 76-85, 2003.
- BENITES, V. M. et al. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 569-577, 2007.
- BENISTON, Martin. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. **Climatic change**, v. 59, n. 1, p. 5-31, 2003.
- BERG, B., McClaugherty, C. Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration, third ed. **Springer**, Berlin, Heidelberg, 2014.
- BERGER, Torsten W. et al. Decomposition of beech (*Fagus sylvatica*) and pine (*Pinus nigra*) litter along an Alpine elevation gradient: decay and nutrient release. **Geoderma**, v. 251, p. 92-104, 2015.
- BORNHARDT, W. **Zur Oberflächengestaltung und Geologie Deutsch-Ostafrikas**. Reimer, 1900.
- BUILDING, David Attenborough. **What is karst, and why should we care about it?** **Fauna & Flora International**, 22 de Janeiro de 2021. Disponível em: <<https://www.fauna-flora.org/news/what-is-karst-and-why-should-we-care-about-it/>>. Acesso em: 25 de julho de 2024.
- BURKE, Antje. Properties of soil pockets on arid Nama Karoo inselbergs—the effect of geology and derived landforms. **Journal of Arid Environments**, v. 50, n. 2, p. 219-234, 2002.
- BUSSELL, J. D.; JAMES, S. H. Rocks as museums of evolutionary processes. **Journal of the Royal Society of Western Australia**, v. 80, p. 221, 1997.
- CALDEIRA, M. V. W. et al. Quantificação de serapilheira e de nutrientes em uma Floresta Ombrófila Densa. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 29, n. 1, p. 53-68, 2008.
- CAMPOS, Adolfo; CRUZ, Lourdes; ROCHA, Sandra. Mass, nutrient pool, and mineralization of litter and fine roots in a tropical mountain cloud forest. **Science of the Total Environment**, v. 575, p. 876-886, 2017.
- CANADELL, Josep G. et al. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. **Proceedings of the national academy of sciences**, v. 104, n. 47, p. 18866-18870, 2007.
- CASTRO, Kallil Chaves. **Serapilheira e estoque de carbono ao longo de um gradiente altitudinal na Floresta Ombrófila Densa, no Parque Nacional do Caparaó**,

ES. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, 2014.

CHAKRAVARTY, Sumit et al. Litter production and decomposition in tropical forest. In: **Handbook of Research on the Conservation and Restoration of Tropical Dry Forests**. IGI Global, 2020. p. 193-212.

COLETTA, Luciana Della. **Decomposição foliar na Floresta Ombrófila Densa em diferentes altitudes e condições climáticas**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, 2015.

CONCEIÇÃO, Abel Augusto; PIRANI, José Rubens. Delimitação de habitats em campos rupestres na Chapada Diamantina, Bahia: substratos, composição florística e aspectos estruturais. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, p. 85-111, 2005.

COUTO, D. R.; KESSOUS, I. M.; COSTA, Andrea F. A new species of Vriesea (Bromeliaceae) from Pedra dos Pontões, Espírito Santo, Brazil: an area of endemism for Bromeliaceae at Atlantic Forest. **Phytotaxa**, v. 433, n. 2, p. 167-173, 2020.

COUTO, Dayvid Rodrigues et al. Floristic composition, structure and species-area relationships on a neotropical inselberg in southeastern Brazil. **Rodriguésia**, v. 72, p. e00872020, 2021.

CUNHA NETO, F. V. et al. Acúmulo e decomposição da serapilheira em quatro formações florestais. **Ciência Florestal**, v. 23, p. 379-387, 2013.

FERRI, M. G. Vegetação Brasileira. 1.ed. São Paulo: **Edusp**, p. 157, 1980.

DE PAULA, L. F. A. et al. Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 459-476, 2016.

D'ETTORRE, Umberto Samuele; LISO, Isabella Serena; PARISE, Mario. Desertification in karst areas: A review. **Earth-Science Reviews**, p. 104786, 2024.

DU, Enzai et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. **Nature Geoscience**, v. 13, n. 3, p. 221-226, 2020.

ESPERSCHÜTZ, Jürgen et al. Incorporation of carbon from decomposing litter of two pioneer plant species into microbial communities of the detritosphere. **FEMS microbiology letters**, v. 320, n. 1, p. 48-55, 2011.

EUROPEAN FOREST INSTITUTE, **Carbon Sequestration in Forests**. EFI News, 1(8): 5-7, 2000.

FAHEY, Timothy J.; SHERMAN, Ruth E.; TANNER, Edmund VJ. Tropical montane cloud forest: environmental drivers of vegetation structure and ecosystem function. **Journal of Tropical Ecology**, v. 32, n. 5, p. 355-367, 2016.

FAO. Status of the World's Soil Resources. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2015.

FAO. Sustainable Forest Management (SFM) Toolbox - Mountain Forests. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Disponível em: <<https://www.fao.org/sustainable-forest-management/toolbox/modules/mountain-forests/basic-knowledge>> Acesso em: 16 set. 2024, 2024.

FITZSIMONS, James A.; MICHAEL, Damian R. Rocky outcrops: a hard road in the conservation of critical habitats. **Biological Conservation**, v. 211, p. 36-44, 2017.

FORD, Derek; WILLIAMS, Paul D. **Karst hydrogeology and geomorphology**. John Wiley & Sons, 2007.

FREITAS, Carlos Antônio Araújo de et al. Contribution of *Pseudobombax aff. petropolitanum* to Nutrient Cycling in Woody Vegetation from a Neotropical Inselberg. **Floresta e Ambiente**, v. 29, n. 4, p. e20220034, 2022.

GIULIETTI, Ana Maria; PIRANI, José Rubens. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia. In: **Proceedings**. 1987.

GIWETA, Mekonnen. Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: a review. **Journal of Ecology and Environment**, v. 44, n. 1, p. 11, 2020.

GLEASON, Sean Michael et al. Species–soil associations, disturbance, and nutrient cycling in an Australian tropical rainforest. **Oecologia**, v. 162, p. 1047-1058, 2010.

GOLLEY, P.T. Litterfall in forest on Christmas island, Indian Ocean: quantity, seasonality, and composition. **Biotropica**, 1978.

GOUGOULIAS, Christos; CLARK, Joanna M.; SHAW, Liz J. The role of soil microbes in the global carbon cycle: tracking the below-ground microbial processing of plant-derived carbon for manipulating carbon dynamics in agricultural systems. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 94, n. 12, p. 2362-2371, 2014.

GUO, Lulu et al. The coordination between leaf and fine root litter decomposition and the difference in their controlling factors. **Global Ecology and Biogeography**, v. 30, n. 11, p. 2286-2296, 2021.

HAN, Wenxuan et al. Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. **Plos one**, v. 8, n. 12, p. e83366, 2013.

HE, Xianjin et al. Altitudinal patterns and controls of plant and soil nutrient concentrations and stoichiometry in subtropical China. **Scientific reports**, v. 6, n. 1, p. 24261, 2016.

HOFER, T.; ZINGARI, P. C. The multiple functions of forests in sustainable mountain development and the challenge of their management. **Food and Agriculture Organization, Rome, Italy**, 2003.

INKOTTE, J. et al. Métodos de avaliação da ciclagem de nutrientes no bioma Cerrado: uma revisão sistemática. **Ciência Florestal**, v. 29, p. 988-1003, 2019.

JACOBI, C. M. et al. Plant communities on ironstone outcrops a diverse and endangered Brazilian ecosystem. **Biodiversity and Conservation**, v.16, n.7, p.2185-2200, 2007.

JACOBI, C. M.; CARMO, F. F. do; VINCENT, R. de C. Estudo fitossociológico de uma comunidade vegetal sobre canga como subsídio para a reabilitação de áreas mineradas no Quadrilátero Ferrífero, MG. **Revista Árvore**, v. 32, p. 345-353, 2008.

JACOBI, C. M.; CARMO, F. F. The Contribution of Ironstone Outcrops to Plant Diversity in the Iron Quadrangle, a Threatened Brazilian Landscape. **AMBIO**, v.37, n.4, p.324-326, 2008a.

JACOBI, C. M.; CARMO, F. F. do. A vegetação de canga no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais: caracterização e contexto fitogeográfico. **Rodriguésia**, v. 64, p. 527-541, 2013.

JAOZANDRY, Caroline Christina et al. Advances in assessing Ca, K, and Mn translocation in oak tree stems (*Quercus* spp.). **Heliyon**, 2024.

JEYAKUMAR, Saranya Packialakshmi et al. Nutrient cycling at higher altitudes. **Microbiological advancements for higher altitude agro-ecosystems & sustainability**, p. 293-305, 2020.

KAUFFMAN, Sjeff; SOMBROEK, Wim; MANTEL, Stephan. Soils of rainforests characterization and major constraints of dominant forest soils in the humid tropics. In: **Soils of tropical forest ecosystems: Characteristics, Ecology and Management**. Springer Berlin Heidelberg, 1998. p. 9-20.

KRISHNA, M. P.; MOHAN, Mahesh. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. **Energy, Ecology and Environment**, v. 2, p. 236-249, 2017.

KÖRNER, Christian. Mountain biodiversity, its causes and function. **AMBIO: A Journal of the Human Environment**, v. 33, n. sp13, p. 11-17, 2004.

KÖRNER, Christian. Mountain ecosystems in a changing environment. **Journal on Protected Mountain Areas Research and Management**, v. 6, p. 71-77, 2014.

KUMAR, Amit et al. Forest soil nutrient stocks along altitudinal range of Uttarakhand Himalayas: An aid to Nature Based Climate Solutions. **Catena**, v. 207, p. 105667, 2021.

LARSON, D. W.; MATTHES, U.; KELLY, P. E. Cliff Ecology. Pattern and Process in Cliff Ecosystems. Cambridge Studies in Ecology. **Cambridge University Press**, 99 Cambridge, 2000.

LEGOUT, Arnaud et al. Chemical fertility of forest ecosystems. Part 2: Towards redefining the concept by untangling the role of the different components of biogeochemical cycling. **Forest Ecology and Management**, v. 461, p. 117844, 2020.

LIU, ShuangNa et al. The spatial distribution of forest carbon sinks and sources in China. **Chinese Science Bulletin**, v. 57, p. 1699-1707, 2012.

LU, Shu-Wei; LIU, Chiung-Pin. Patterns of litterfall and nutrient return at different altitudes in evergreen hardwood forests of Central Taiwan. **Annals of Forest Science**, v. 69, p. 877-886, 2012.

MAGALHÃES, G. M. Sobre os cerrados de Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 38, p. 59-70, 1966.

MARQUES, Maria Eduarda Matos. **Variação nas taxas de decomposição ao longo de um gradiente altitudinal em florestas Atlânticas do Sul do Brasil**. Dissertação (Mestrado em Ecologia), Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, 2022.

MATIAS, Luis; CASTRO, Jorge; ZAMORA, Regino. Soil-nutrient availability under a global-change scenario in a Mediterranean mountain ecosystem. **Global Change Biology**, v. 17, n. 4, p. 1646-1657, 2011.

MEENTEMEYER, Vernon. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. **Ecology**, v. 59, n. 3, p. 465-472, 1978.

MILLER, Hugh G. et al. Nutrient cycles in pine and their adaptation to poor soils. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 9, n. 1, p. 19-26, 1979.

MONGE, M. et al. *Cololobus ruschianus* (Vernonieae, Asteraceae), a Threatened Narrow Endemic Species from Atlantic Forest inselbergs, Espírito Santo, Brazil. **Systematic Botany**, v. 46, n. 4, p. 1114-1120, 2021.

MYERS, Norman et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

OLDROYD, Giles ED; LEYSER, Ottoline. A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment. **Science**, v. 368, n. 6486, p. eaba0196, 2020.

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

OSTERTAG, Rebecca; DIMANNO, Nicole M. Detecting terrestrial nutrient limitation: a global meta-analysis of foliar nutrient concentrations after fertilization. **Frontiers in Earth Science**, v. 4, p. 23, 2016.

OSTERTAG, Rebecca et al. Litter decomposition rates across tropical montane and lowland forests are controlled foremost by climate. **Biotropica**, v. 54, n. 2, p. 309-326, 2022.

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 579-586, 2007.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Ed.). **inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. Springer Science & Business Media, 2012.

POREMBSKI, Stefan et al. Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. **Biodiversity and Conservation**, v. 25, n. 13, p. 2827-2830, 2016.

POREMBSKI, Stefan et al. An overview on desiccation-tolerant mat-forming monocotyledons on tropical inselbergs. **Flora**, v. 285, p. 151953, 2021.

PRICE, Martin F. **Mountain geography: Physical and human dimensions**. Univ of California Press, 2013.

PRICE, Martin. **Mountains: A very short introduction**. OUP Oxford, 2015.

PROCTOR, J. Tropical Forest litterfall. I. Problems of data comparison. In: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C.; Chadwick, A. C. **Tropical rain forest and managemnet**. *Blackwell Scientific Publications*, p. 267-273. 1983.

RAZAQ, Muhammad et al. Influence of nitrogen and phosphorous on the growth and root morphology of *Acer mono*. **PloSone**, v. 12, n. 2, p. e0171321, 2017.

RIBEIRO, Katia Torres; FREITAS, Leandro. Impactos potenciais das alterações no Código Florestal sobre a vegetação de campos rupestres e campos de altitude. **Biota Neotropica**, v. 10, p. 239-246, 2010.

RIZZINI, Carlos Toledo. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos**. HUCITEC/Ed. da Universidade de São Paulo, 1979.

ROBERTSON, G. Philip; PAUL, Eldor A. Decomposition and soil organic matter dynamics. In: **Methods in ecosystem science**. New York, NY: Springer New York, p. 104-116, 2000.

SAITER, F. Z. et al. Rain Forests: Floristics. **International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)**. Oxford: UNESCO, EOLSS Publishers, p. 203-228, 2009.

SARDANS, Jordi; PEÑUELAS, Josep. Potassium control of plant functions: Ecological and agricultural implications. **Plants**, v. 10, n. 2, p. 419, 2021.

SARTHOU, Corinne. Plant communities on a granitic outcrop. In: **Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest**. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 65-78, 2001.

SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517-524, 2002.

SCHAEFER, Carlos EGR et al. Soils of Campos Rupestres (Rupestrian Grasslands) of the Old Brazilian Mountain Ranges. In: **The Soils of Brazil**. Cham: Springer International Publishing, p. 343-362, 2023.

SCHUUR, Edward A.; MATSON, Pamela A. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. **Oecologia**, v. 128, p. 431-442, 2001.

SEINE, R.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. A neglected habitat of carnivorous plants: inselbergs. **Feddes Repertorium**, v. 106, n. 5-8, p. 555-562, 1996.

SIMAS, Felipe NB et al. Chemistry, mineralogy and micropedology of highland soils on crystalline rocks of Serra da Mantiqueira, southeastern Brazil. **Geoderma**, v. 125, n. 3-4, p. 187-201, 2005.

SINGH, Lakhbeer et al. Dynamics of leaf litter decomposition in the timberline zone of western Himalaya. **Acta Oecologica**, v. 111, p. 103715, 2021.

SIVARANJANI, S.; PANWAR, Vijender Pal. Soil nutrient dynamics under mountainous landscape: issues and challenges. **Understanding Soils of Mountainous Landscapes**, p. 131-149, 2023.

SOETHE, Nathalie; LEHMANN, Johannes; ENGELS, Christof. Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 4, p. 397-406, 2008.

SWIFT, Michael John et al. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Univ of California Press, 1979.

SWITZER, G. L.; NELSON, L. E. Nutrient accumulation and cycling in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantation ecosystems: the first twenty years. **Soil Science Society of America Journal**, v. 36, n. 1, p. 143-147, 1972.

TAN, Qiqi; WANG, Guoan. Decoupling of nutrient element cycles in soil and plants across an altitude gradient. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 34875, 2016.

THEIS, K.; QUÉVREUX, P.; LOREAU, M. Nutrient cycling and self-regulation determine food web stability. **Functional Ecology**, v. 36, n. 1, p. 202-213, 2022.

VALLICROSA, Helena et al. Global distribution and drivers of forest biome foliar nitrogen to phosphorus ratios (N: P). **Global Ecology and Biogeography**, v. 31, n. 5, p. 861-871, 2022.

VIANA, Pedro Lage; LOMBARDI, Julio Antonio. Florística e caracterização dos campos rupestres sobre canga na Serra da Calçada, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia**, v. 58, n. 1, p. 157-177, 2007.

VIEIRA, Simone A. et al. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. **Ecology and Evolution**, v. 1, n. 3, p. 421-434, 2011.

VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Leaf litter decomposition and monodominance in the Peltogyne forest of Maracá Island, Brazil. **Biotropica**, v. 34, n. 3, p. 334-347, 2002.

VILLELA, D. M. et al. Carbon and nitrogen stock and fluxes in coastal Atlantic Forest of southeast Brazil: potential impacts of climate change on biogeochemical functioning. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, p. 633-642, 2012.

VITOUSEK, Peter M. et al. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. **Ecological monographs**, v. 52, n. 2, p. 155-177, 1982.

VITOUSEK, P. M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, v. 65, n. 1, p. 285-298, 1984.

VITOUSEK, Peter M. The structure and functioning of montane tropical forests: control by climate, soils, and disturbance. **Ecology**, v. 79, n. 1, p. 1-2, 1998.

WANG, Meng; MURPHY, Meaghan T.; MOORE, Tim R. Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog. **Oecologia**, v. 174, p. 365-377, 2014.

WANG, Kelin et al. Karst landscapes of China: patterns, ecosystem processes and services. **Landscape Ecology**, v. 34, n. 12, p. 2743-2763, 2019.

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

WHITEMAN, C. David. **Mountain meteorology: fundamentals and applications**. Oxford University Press, 2000.

WU, Anqi et al. Nitrogen deposition and phosphorus addition alter mobility of trace elements in subtropical forests in China. **Science of the Total Environment**, v. 781, p. 146778, 2021.

YANG, H. et al. Fractions and distribution of inorganic phosphorus in different land use types of karst area. **J. Soil Water Conserv**, v. 2, p. 135-140, 2010.

ZHENG, Chenghao et al. Effects of rock lithology and soil nutrients on nitrogen and phosphorus mobility in trees in non-karst and karst forests of southwest China. **Forest Ecology and Management**, v. 548, p. 121392, 2023.

CAPÍTULO 3 - LEAF CHEMISTRY PATTERNS IN POPULATIONS OF A KEY LITHOPHYTE TREE SPECIES IN BRAZIL'S ATLANTIC FOREST INSELBERGS

Artigo publicado na Forests: JERÔNIMO JÚNIOR, Roberto Antônio da Costa et al. Leaf Chemistry Patterns in Populations of a Key Lithophyte Tree Species in Brazil's Atlantic Forest Inselbergs. **Forests**, v. 16, n. 7, p. 1186, 2025.

Leaf chemistry patterns in populations of a key lithophyte tree species in Brazil's Atlantic Forest Inselbergs

Roberto Antônio da Costa Jerônimo Júnior ^{1*}, Ranieri Ribeiro Paula ^{2*}, Talitha Mayumi Francisco ³, Dayvid Rodrigues Couto ³, João Mário Comper Covre ¹ and Dora Maria Villela ¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Laboratório de Ciências Ambientais, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), Av. Alberto Lamego, 2000, 28013-602, Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil; betojunior1989@hotmail.com; jcompercovre@gmail.com; dora@uenf.br

² Carbone boréal, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555, boulevard de l'Université, Chicoutimi, QC, G7H 2B1, Canada; ranierirpaula@gmail.com

³ Instituto Nacional da Mata Atlântica (INMA), Av. José Ruschi, 4, 29650-000, Santa Teresa, ES, Brazil; talithamayumi@gmail.com; dayvidrcouto@gmail.com

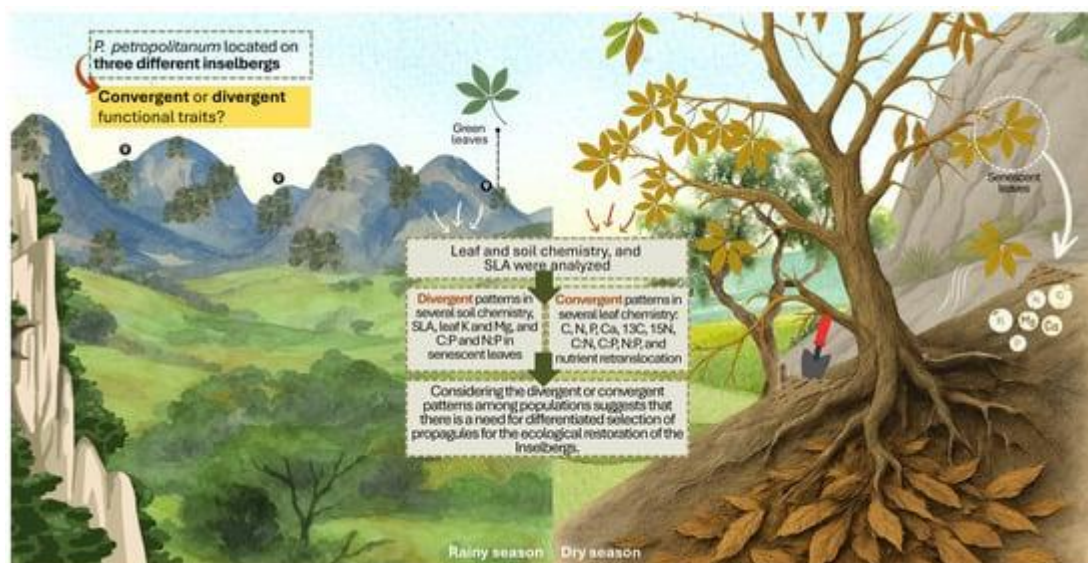
* Correspondence: betojunior1989@hotmail.com and ranierirpaula@gmail.com

Abstract

Inselbergs are rocky outcrops with specialized vegetation, including woody species growing in poorly developed soils. We investigated whether the lithophytic tree *Pseudobombax petropolitanum* populations, a key species endemic to Atlantic Forest inselbergs, have convergent or divergent patterns for functional traits related to leaf chemistry. The study was carried out on three inselbergs located in southeastern Brazil. Green and senescent leaves from nine healthy trees and fifteen soil samples at 0–10 cm depth were collected in each inselberg. The carbon, nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, and magnesium concentrations, and the natural abundances of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were measured in leaves and soil, and the C:N, C:P, and N:P ratios were calculated. The specific leaf area (SLA) was measured, and the nutrient retranslocation rate was estimated in the green and senescent leaves. Although there were differences in soil chemistry and SLA, the populations exhibited convergent patterns for most leaf chemistry traits, with no significant differences. The divergences between populations were for the potassium and magnesium concentrations in the leaves and the C:P and N:P ratio in senescent leaves. The divergences may be explained by differences in soil chemistry and SLA. These findings could have implications for species selection for inselberg restoration.

Keywords: rocky outcrops, woody vegetation, plant nutrition, nutrient cycling, isotopes, biological conservation, tropical forest

Graphical abstract



1. Introduction

Inselbergs are rocky outcrops consisting mainly of granite and/or gneiss, characterized by large expanses of exposed rock, which are colonized by diverse plant groups, ranging from small herbs, palms, and shrubs to large trees, forming different lithophytic plant communities [1,2,3,4]. These plant communities are home to specialized flora adapted to the restrictive environmental conditions of rocky outcrops, involving high temperatures, water and nutrient restrictions, and full exposure to sun and wind. They also function as ecological refuges for species typical of the surrounding vegetation [4,5]. In the tropics, inselbergs harbor the richest expression of lithophytic vascular flora, with southeastern Brazil standing out as a region of exceptional diversity and as one of the global hotspots for plant species associated with these ecosystems [6]. In the Brazilian Atlantic Forest, inselberg vegetation has been studied in the various types of habitats reported for these ecosystems, including monocot mats, shallow depressions, and vertical rock walls [2,3,4,6]. The inselberg woody vegetation is strongly influenced by the surrounding forest core [4,7,8,9] and plays a vital role in conservation, as it supports both threatened and endemic species, as well as key groups of Neotropical flora, such as vascular epiphytes, which find structural support and protection in the lithophytic trees of these habitats [8,9,10,11]. In this context, the lithophytic tree *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns

(Malvaceae) (henceforth *Pseudobombax*) stands out, being endemic to the inselbergs of the Atlantic Forest (southeastern Brazil) and considered endangered (EN). This species exhibits high density, dominance, and frequency within this habitat type and is among the most ecologically important species in the woody community based on its importance value index [4].

The woody community growing on the inselbergs of the Atlantic Forest faces different constraints at the soil and microclimate level. These limitations may impose physiological and morphological adaptations on species and populations [12]. This is because the shallow and poorly developed soils, predominantly being sandy and nutrient-poor, are associated with high temperatures in warmer regions of the Atlantic Forest. Overheating is expected in these rocky environments, resulting in high evapotranspiration rates and limiting conditions for most species initially present in the forests [6,12,13,14]. Assuming that inselbergs behave like terrestrial islands in the Atlantic Forest, the populations of endemic species could develop different functional traits due to the influence of factors such as soil chemistry, slope orientation, and microclimate. Whether these distinct groups are becoming more similar (i.e., converging) or different (i.e., diverging) in key functional traits related to leaf chemistry is a relevant question for the ecology and the restoration of inselbergs in the Atlantic Forest. The geographic isolation of inselbergs, associated with the different environmental pressures that may exist in each environment, can lead to the formation of new species [15]. In addition, marked divergences in functional traits could suggest local adaptations, implying the selection of propagules from populations more adapted to each environment in the ecological restoration context. The use of local propagules is recommended to enhance the long-term success of ecological restoration [16].

It is expected that plants adapted to inselbergs will exhibit conservative strategies, characterized by low growth and resource processing rates, greater resource allocation in persistent tissues, as well as enhanced environmental resistance [17,18]. The abundance and dominance of a species such as *P. petropolitanum* in different inselbergs [4] raises questions about the functional traits related to nutrition and water use. *P. petropolitanum* is a species that

reaches a height of about 15 m and a diameter at breast height (1.3 m) of 117 cm in the Atlantic Forest inselbergs [4]. There is very little known about the functional traits of this species. The species exhibits remarkable phenotypic plasticity in the shape of its leaflets and the size of its petiolules [19], displaying deciduousness during the dry season. To our knowledge, the species has an unknown wood density, but its genus, *Pseudobombax*, comprises 20 species, and the known members have a low wood density (0.266 g cm^{-3}) [20]. This value of wood density from the genus *Pseudobombax* may indicate an acquisitive strategy, associated with a fast growth rate and a higher resource processing rate, but lower resistance to environmental stresses [18,21,22]. Thus, the success of a species like *P. petropolitanum* on inselbergs remains poorly understood.

Depending on environmental conditions, individuals and populations of the same species can adopt different strategies for nutrient absorption and reabsorption [23] and water use regulation [24]. The retranslocation of nutrients, such as nitrogen, phosphorus, potassium, and magnesium, is an important strategy, allowing 60 to 85% of the total content of absorbed nutrients to be conserved, especially when the nutrient availability in the soil is low [25]. The natural abundance of ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) is related to nitrogen sources and preferred acquisition strategies [26]. For example, more significant ^{15}N values in the plant tissues may indicate predominant nitrate uptake or strong ammonia volatilization. In contrast, low ^{15}N values may indicate a preference for ammonium uptake or the occurrence of atmospheric N_2 fixation by bacteria in compatible plants [27]. The mycorrhizal association and the diversity of mycorrhizal species can influence the ^{15}N values in plant tissues [27,28]. The C/N, C/P, and N/P ratios are widely used to infer ecological processes, such as the ease of decomposition by microorganisms, imbalance, and nutritional limitation [29,30]. Finally, the natural abundance of ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) serves as a functional indicator of the amount of water used per carbon gain, referred to as the intrinsic water-use efficiency [31,32,33]. Differences in $\delta^{13}\text{C}$ between individuals and species have been linked to variations in photosynthetic activity, soil water availability, and the growth strategies of plants [22,31,32,33,34]. Plants that grow under water restrictions

tend to keep their stomata closed for more extended periods than those in humid environments, leading to differences in the isotopic discrimination of ^{13}C [35]. There is a preference for the lighter isotope ^{12}C over the heavier ^{13}C during CO_2 assimilation in photosynthesis [31,34].

This study assessed functional traits related to leaf chemistry in green and senescent leaves of a key species in the inselberg flora, *P. petropolitanum* (hereafter referred to as *Pseudobombax*). Our objective was to investigate whether populations of *Pseudobombax* show convergent or divergent patterns for carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca), and magnesium (Mg), as well as for the stoichiometric relationships of C/N, C/P, and N/P; the natural abundance of ^{13}C and ^{15}N ; and the rates of nutrient retranslocation. We also showed for the first time the soil chemistry patterns of these environments and the specific leaf area (SLA) of the *Pseudobombax* trees. This information was related to the chemistry of the leaves. We hypothesize that populations of *Pseudobombax* exhibit divergent patterns of leaf chemistry due to dissimilarity in the environmental conditions across the studied inselbergs.

2. Materials and Methods

2.1. Study Area

The investigation was conducted on three inselbergs south of Espírito Santo, southeastern Brazil (Figure 1). Small fragments of Seasonal Semideciduous forests surround these inselbergs [36], as well as small rural properties with activities ranging from cattle raising and citrus and coffee plantations to commercial forests [4,9,37]. The woody vegetation studied comprises more than 80% of the deciduous species during the dry season, characterized by an open canopy with dispersed individuals and short stature [4]. The predominant climate is the Aw type, according to the Köppen classification, with a dry period from May to October, where the minimum rainfall is generally less than 50 mm per month, and the rainy period from November to April, with an average monthly rainfall of 180 mm, usually accumulated between November, December, and January [10,38]. However, the measurements from the automatic meteorological station located near “Pedra Três Irmãs” inselberg indicated that the total annual rainfall was 1105 mm, and the yearly average temperature was 26 °C in the sampling

year (2023/2024). This value exceeds the region's average temperature, which is 23 °C, by 3 °C, according to [38], indicating warming in the study region. During the execution of the experiment (2023/2024), the average annual minimum temperature was 20 °C, reaching 15 °C in the coldest month (June). The average maximum temperature was 34 °C, reaching values above 40 °C during the rainy season.

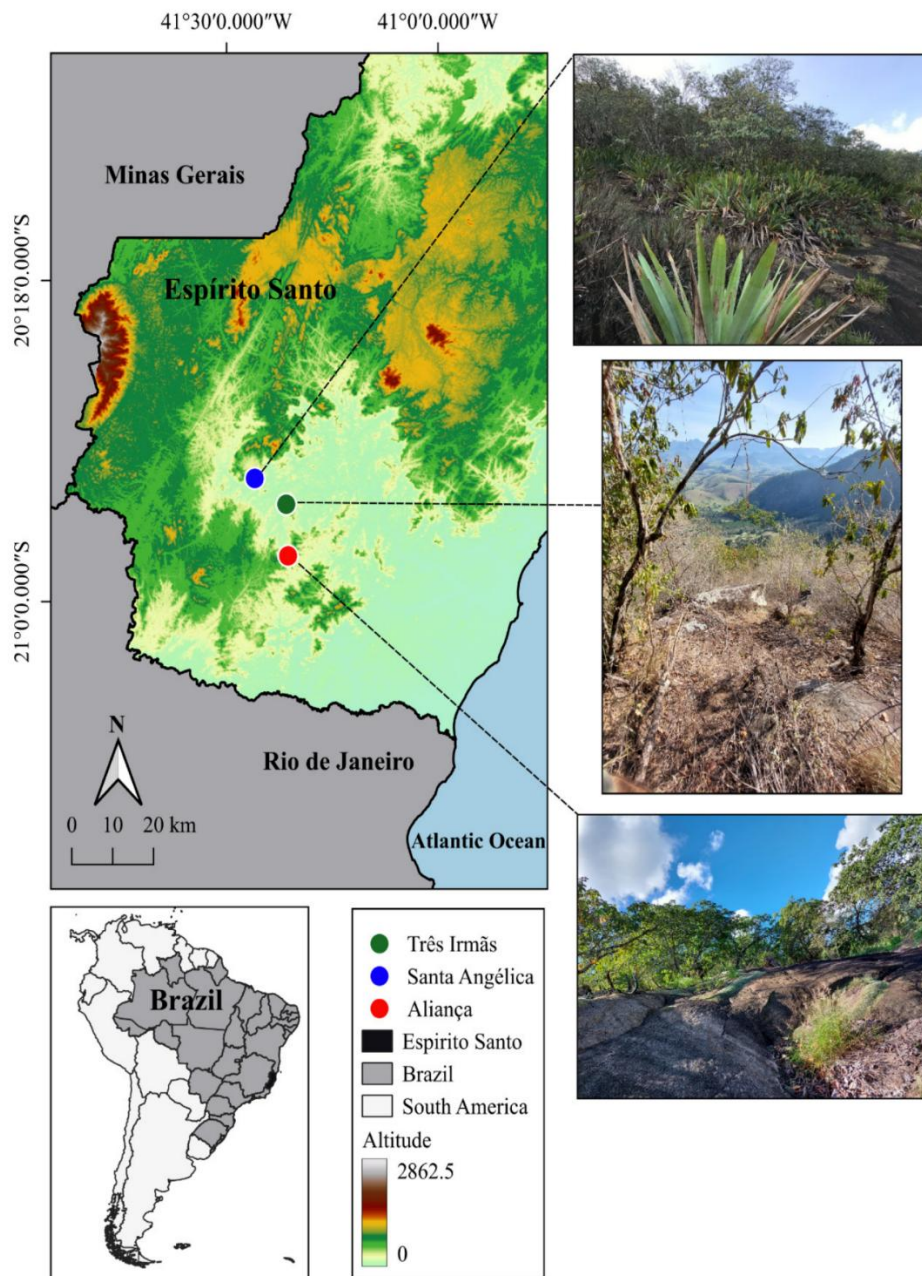


Figure 1 - Location of the study sites of three Atlantic Forest inselbergs in Espírito Santo State, southeastern Brazil: Três Irmãs (TI); Santa Angélica (SA), and Aliança (PA).

The “Pedra da Aliança” inselberg (PA) is located in the municipality of Muqui (20°54′05″ S and 41°21′15″ W), also known locally as “Serra da Aliança,” with an altitude ranging from 200 to 450 m. The *Pseudobombax* is the most dominant and abundant species [4,9]. The orientation of the sampled slope is west. The “Pedra Três Irmãs” inselberg (TI) is located in the municipality of Jerônimo Monteiro (20°46′19″ S and 41°21′12″ W), within the limits of the “Monumento Natural do Maciço das Andorinhas”, a municipal protected area. It is a rocky complex with an altitude ranging from 120 m to 600 m, where *Pseudobombax* is the most abundant species [37], and the sampled slope orientation is north. The “Santa Angélica” inselberg (SA) is in the municipality of Alegre (20°43′54″ S and 41°25′58″ W), with an altitude ranging from 200 m to 420 m, where *Pseudobombax* is the second most abundant species [4], and the orientation of the sampled slope is south.

2.2. Characteristics of the Soil and the Species Studied

The predominant soil in the Atlantic Forest’s inselbergs is the Humic Litholic Neosol [10]. There is no information about soil chemistry in the Atlantic Forest’s inselbergs [4]. Based on a laboratory analysis of soil samples from [39] the TI, PA, and SA inselbergs (Jerônimo Júnior et al., in preparation), we identified distinct patterns in certain surface soil chemistry variables across the inselbergs (Table 1).

Table 1 - p values and the average values ($\pm$ SE, $n = 15$) of soil pH, nutrient stock, the natural abundance of ^{13}C and ^{15}N , and the stoichiometric relationships of C/N, C/P, and N/P at the 0–10 cm soil layer in three Atlantic Forest inselbergs in southeastern Brazil. Inselbergs: TI = “Três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. Different letters indicate statistical differences in soil chemistry between inselbergs ($p \leq 0.05$) *.

Variables	P value	TI	PA	SA
pH	0.0240	4.86 $\pm$ 0.083 a	4.56 $\pm$ 0.089 ab	4.53 $\pm$ 0.074 b
C (Kg ha ^{−1})	0.0004	62.65 $\pm$ 3.44 b	56.47 $\pm$ 5.26 b	82.69 $\pm$ 5.91 a
N (Kg ha ^{−1})	< 0.0001	4.78 $\pm$ 0.25 b	4.81 $\pm$ 0.40 b	6.94 $\pm$ 0.43 a
P (Kg ha ^{−1})	< 0.0001	1.07 $\pm$ 0.11 b	1.61 $\pm$ 0.28 b	3.13 $\pm$ 0.12 a
K (Kg ha ^{−1})	0.0001	106.62 $\pm$ 9.28 a	59.99 $\pm$ 11.44 b	106.11 $\pm$ 6.06 a



Ca (Kg ha ⁻¹)	0.9804	975.90 ± 157.13	923.08 ± 211.36	943.87 ± 186.49
Mg (Kg ha ⁻¹)	0.0800	111.13 ± 17.64	58.14 ± 60.34	178.49 ± 11.64
δ ¹³ C (‰)	< 0.0001	-27.04 ± 0.12 b	-25.33 ± 0.24 a	-27.63 ± 0.18 b
δ ¹⁵ N (‰)	< 0.0001	5.04 ± 0.16 b	6.02 ± 0.21 a	6.59 ± 0.22 a
C:N ratio	0.0066	15.27 ± 0.23 a	13.77 ± 0.36 b	13.85 ± 0.42 b
C:P ratio	< 0.0001	65.11 ± 6.64 a	38.74 ± 2.34 b	28.18 ± 4.63 b
N:P ratio	0.0002	5.02 ± 0.54 a	3.35 ± 0.18 b	2.35 0.41 b

* A linear mixed model was used to test the effect of inselbergs as a fixed factor and the soil samples as a randomized factor. Tukey's HSD post-hoc test was used for mean comparisons.

The lithophytic tree *Pseudobombax* is caespitose, with extensive branching and a known height that varies in the southern region of Espírito Santo from 2.5 to 15.3 m [10]. A notable morphological characteristic of this species is its large, superficial roots, which are fixed to exposed rocks, forming natural physical barriers that retain organic debris, rock fragments, and soil [4]. These accumulations are essential not only for the nutrition of the tree but also for the nutrition of the plant communities of the inselbergs [4]. Furthermore, *Pseudobombax* contributes substantially to aboveground biomass and carbon storage [4], increases the fertility of rocky substrates by recycling nutrients from its biomass [40], and provides critical structural support for the establishment of a diverse vascular epiphyte community [8,11]. Based on the five leaves sampled from each individual of *Pseudobombax* in each inselberg for this study (see details below), we found that the SLA values in green leaves (Table 2) were situated at the upper end of the SLA spectrum in plant communities [18,41]. In addition, there was a difference between the populations' SLA values, mainly an apparently higher SLA from individuals of *Pseudobombax* growing in the SA inselberg compared to TI and PA (Table 2).

Table 2 - Average ($\pm$ SE; $n = 9$) leaf area (cm^2), leaf mass (g), and specific leaf area (SLA) in the *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) trees growing in three Atlantic Forest inselbergs in Espírito Santo State, southeastern Brazil. Inselbergs: TI = “Três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. Specifically for SLA values, the different letters indicate statistical differences among inselbergs ($p \leq 0.05$) *.

Inselberg	Leaf area (cm^2)		Leaf mass (g)		SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	
	Green	Senescent	Green	Senescent	Green	Senescent
TI	686.9 ± 39.3	531.5 $\pm$ 48.6	8.6 $\pm$ 0.6	7.2 $\pm$ 0.5	81.2 $\pm$ 4.8 b	73.8 $\pm$ 3.4 ab
PA	683.6 ± 33.5	544.6 $\pm$ 49.8	9.0 $\pm$ 0.5	7.6 $\pm$ 0.8	76.4 $\pm$ 2.5 b	71.7 $\pm$ 1.4 b
SA	760.6 ± 48.1	504.9 $\pm$ 46.1	7.5 $\pm$ 0.7	6.1 $\pm$ 0.8	104.3 $\pm$ 4.8 a	82.8 $\pm$ 5.0 a

* A linear mixed model was used to test the effect of Inselbergs as a fixed factor and the individuals as a random factor. Tukey’s HSD post-hoc test was used for mean comparisons.

2.3. Tree Selection and Leaf Collection

Nine adult individuals of *Pseudobombax* were chosen for the evaluation of each inselberg, maintaining a minimum distance of 30 m between individuals. Previous studies conducted in two study areas (PA and SA) revealed that the height of *Pseudobombax* populations ranged between 2.0 and 7.5 m [4]. In addition, there are at least 190 to 270 individuals per hectare in the PA and SA inselbergs [4]. We assumed that the nine individuals of *Pseudobombax* sampled on each inselberg may have represented the population [42]. We chose nine individuals due to the sparse distribution of vegetation, and nine individuals represented a balance between logistical viability (access and locomotion with security) and ecological representativeness. We systematically collected three individuals from the highest canopy stratum, three from the middle stratum, and three from the lowest stratum in each inselberg. The separation of the height stratum was performed visually.

Pseudobombax has compound leaves; therefore, each leaflet was used as a leaf unit. Senescent leaves were collected directly from each tree's branches at the peak of the dry season and during the natural senescence of the species (in August 2023). The senescent leaf was distinguished by the yellow/greenish petiole and the brownish color, in addition to the easy detachment of the branch. The green leaves were collected from the same trees at the peak of the rainy season (January 2024). Due to the large leaf size (Table 1), we sampled nine green and nine senescent leaflets per plant. These leaves were distributed among the canopy's lower, middle, and upper thirds. We collected leaves in opposite directions, based on the cardinal points, as much as possible. Five of the nine leaves sampled were measured in a leaf area analyzer (LI-3100-LICOR, Inc., Lincoln, NE, USA), air dried (65 °C), and weighed (Table 1). After this, the leaves were dried at 65 °C to a constant weight, ground in a Willey mill (2.0 mm mesh), and one subsample was stored. The equipment was cleaned between each milling using a compressed air jet.

2.4. Chemical and Isotopic Analyses of the Leaves

The concentrations of P, K, Ca, and Mg were determined by inductively coupled plasma emission spectrophotometry (ICP/OES, Varian Australia Pty LTD, Macquarie Park, New South Wales, Australia). For this, 0.2 g of plant material was digested in a solution of concentrated sulfuric acid (175 mL), hydrogen peroxide (100 volumes, 210 mL), selenium (0.21 g), and lithium sulfate (7 g) [43]. Standard apple, replica, and white samples were added to the digester blocks. The percentage of nutrient recovery was calculated through the acid digestion of the international standard of apple leaves [44].

The total C and N concentration and the natural abundance of ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) and ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) were determined in a Thermo Finnigan Delta V Advantage mass spectrometer (IRMS, Thermo Scientific, Milan, Italy) coupled to a Flash 2000 organic elemental analyzer (Thermo Scientific, Milan, Italy). Approximately 2 mg of leaf material was used in each C/ ^{13}C and N/ ^{15}N analysis. Pee Dee Belemnite (PDB) and atmospheric nitrogen were the standards for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively.

2.5. Nutritional Relationships and Nutrient Retranslocation

C, N, and P concentrations were kept in the same unit (g kg^{-1}) to calculate the stoichiometric relationships between C/N, C/P, and N/P in green and senescent leaves. The retranslocation of N, P, K, and Mg between green and senescent leaves was calculated according to the literature [45]. We assume that nutrient concentrations in senescent leaves at the peak of the dry season represent the inferior limit of the annual leaf nutrient status, as plants perform maximum nutrient retranslocation before leaf senescence occurs in the dry season. In addition, we assume that the nutrient concentrations in the green leaves sampled at the peak of the rainy season represent the maximum annual concentration in the green leaves. Thus, the rate of nutrient retranslocation from senescent leaves to green leaves could indicate the magnitude of nutrient retranslocation throughout the year for this species.

2.6. Statistical Analysis

Principal component analysis (PCA) was employed to examine the relationship between SLA and soil and leaf chemistry, aiming to gain insights into the convergence or divergence patterns of inselbergs. For this, we used the nine soil data points to match the similar number of tree samples on each inselberg. The nine soil data points selected per inselberg were the closest to the trees with sampled leaves. In addition, the effect of the inselbergs on the PCA scores was tested using a linear mixed model (LMM), with the inselbergs as a fixed factor ($n = 3$) and the repetitions as a random factor ($n = 9$). Moreover, the effect of the inselbergs on all chemistry variables (i.e., C, N, P, K, Ca, Mg, C/N, C/P, N/P, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$, and the nutrient retranslocation rates) in each leaf type (green and senescent) was tested with LMM using the three inselbergs as a fixed factor and the nine individuals as a random factor. Tukey's Honestly Significant Difference (HSD) post hoc test was used for mean comparisons ($p \leq 0.05$). Finally, we used the Spearman rank correlation to evaluate the relationship between soil and leaf chemistry at the local and ecosystem levels. The LMM analyses were performed using JMP® software, version 17 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA 1989–2023). The PCA and the Spearman rank correlation were

performed using the R software, version 2024.12.1 (R Core Team, Vienna, Austria, 2024).

3. Results

3.1. SLA, Soil, and Leaf Chemistry Relations

Some tree and soil variables were primarily responsible for the divergences between inselbergs, as highlighted in the first principal component (PC1) (Figure 2A). PC1 and the second principal component (PC2) explained 42% of the data variability. However, only the PC1 score values differed significantly among the three inselbergs ($p < 0.0001$), whereas no significant differences were observed for the PC2 score ($p = 0.4963$). PA and SA were the most divergent, with lower and higher PC1 score values. TI had intermediate PC1 score values and was not significantly different from SA, though was significantly different from PA, as indicated by the HSD test. The SLA of green leaves was a notable factor affecting PC1, with a value for squared cosines higher than 0.8 (Figure 2B). In addition, N, K, C, and P stocks in the soil and the C, K, and Ca concentrations in the green leaves were the variables with the highest effect on PC1, as indicated by squared cosine values greater than 0.6. The Mg concentration in green and senescent leaves, the SLA, and the C and N concentrations in the senescent leaves, as well as the ^{13}C in the soil were the other variables with squared cosines higher than 0.4. The Mg and Ca stocks in the soil, the ^{13}C and K concentrations in senescent leaves, and the P concentrations in green leaves showed a modest influence on PC1, with squared cosines higher than 0.3.

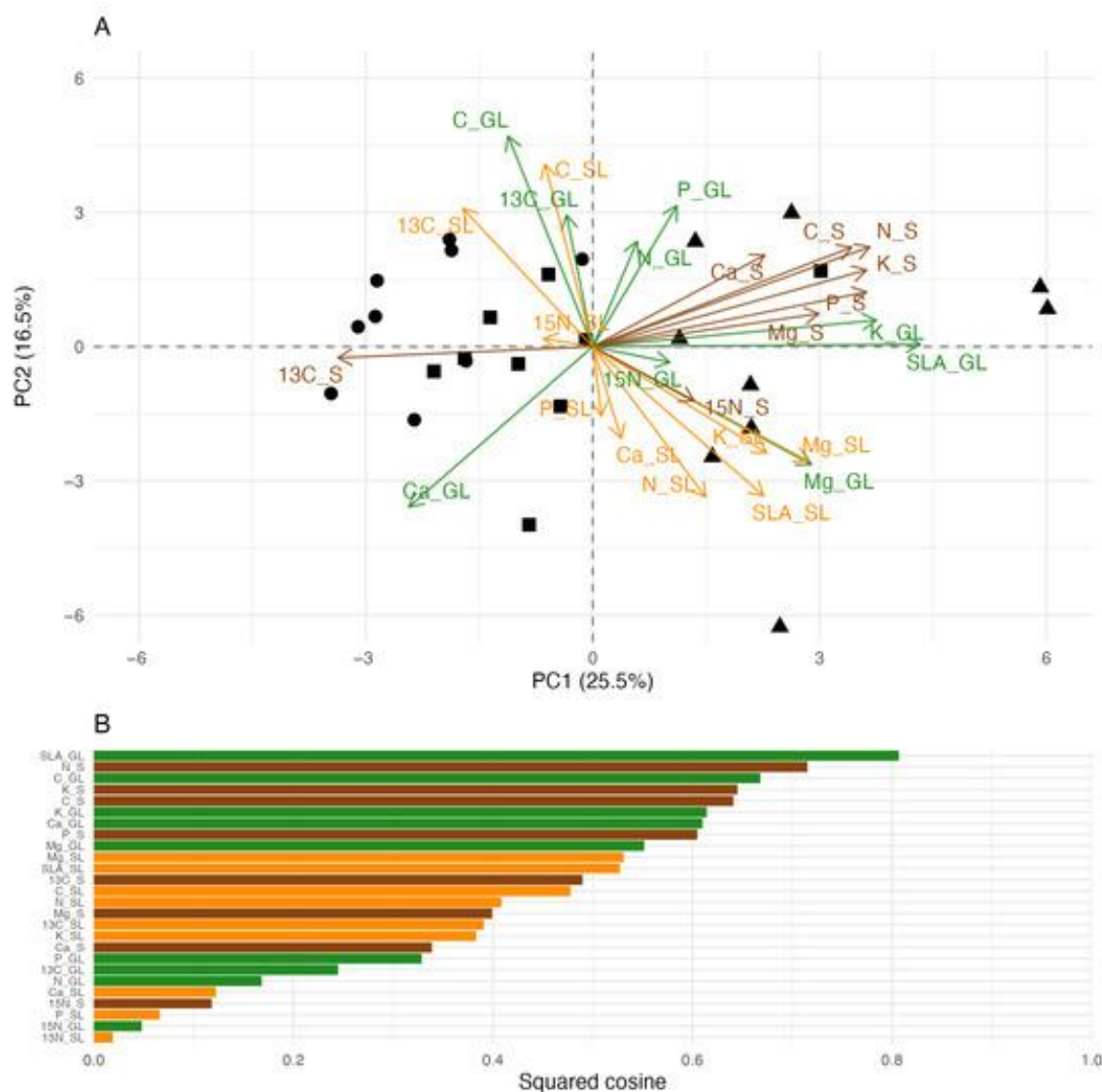


Figure 2 - Principal component analysis (A) relating chemistry elements in the 0–10 cm soil depth (identified by _S and brown color), the SLA, and the chemistry of the green (identified by _GL and green color) and senescent (identified by _SL and orange color) leaves of *Pseudobombax* trees growing on three Inselbergs in the Atlantic forest: “Três irmãs” (TI, square), “Aliança” (PA, circle), and “Santa Angélica” (SA, triangle); and the values of the squared cosines (B) for each soil and tree variable affecting PC1.

A positive and significant correlation was found between soil and green leaves for P, particularly in the TI and SA Inselbergs (Table A1, Appendix A). When data from all Inselbergs were combined, a positive and significant correlation was observed between soil and green leaves only for K. No significant correlations were detected with the other nutrients.

3.2. Carbon and Nutrients in Leaves

Only the K (Figure 3B) and Mg (Figure 3F) concentrations in both green and senescent leaves were statistically different between inselbergs. K was significantly lower in the green (8.1 g.kg^{-1}) and senescent (7.4 g.kg^{-1}) leaves of individuals growing in inselberg PA compared to those growing in TI and SA, which ranged from 11.7 to 13.6 g.kg^{-1} and 9.0 to 9.2 g.kg^{-1} , respectively. Individuals from PA and TI also showed significantly lower Mg concentrations in green (2.63 and 3.10 g.kg^{-1}) and senescent leaves (1.98 and 2.50 g.kg^{-1}) than in inselberg SA, which had concentrations of 4.14 and 3.49 g.kg^{-1} , respectively. However, the C (Figure 3A), N (Figure 3C), P (Figure 3E), and Ca (Figure 3D) levels in both leaf types were statistically similar across the *Pseudobombax* populations in the inselbergs. The minimum and maximum concentrations in the leaves ranged from 424.1 to 477.1 g.kg^{-1} for C, from 6.0 to 24.5 g.kg^{-1} for N, from 0.2 to 1.4 g.kg^{-1} for P, from 5.4 to 24.2 g.kg^{-1} for K, from 3.7 to 20.9 g.kg^{-1} for Ca, and from 1.0 to 5.1 g.kg^{-1} for Mg, respectively.

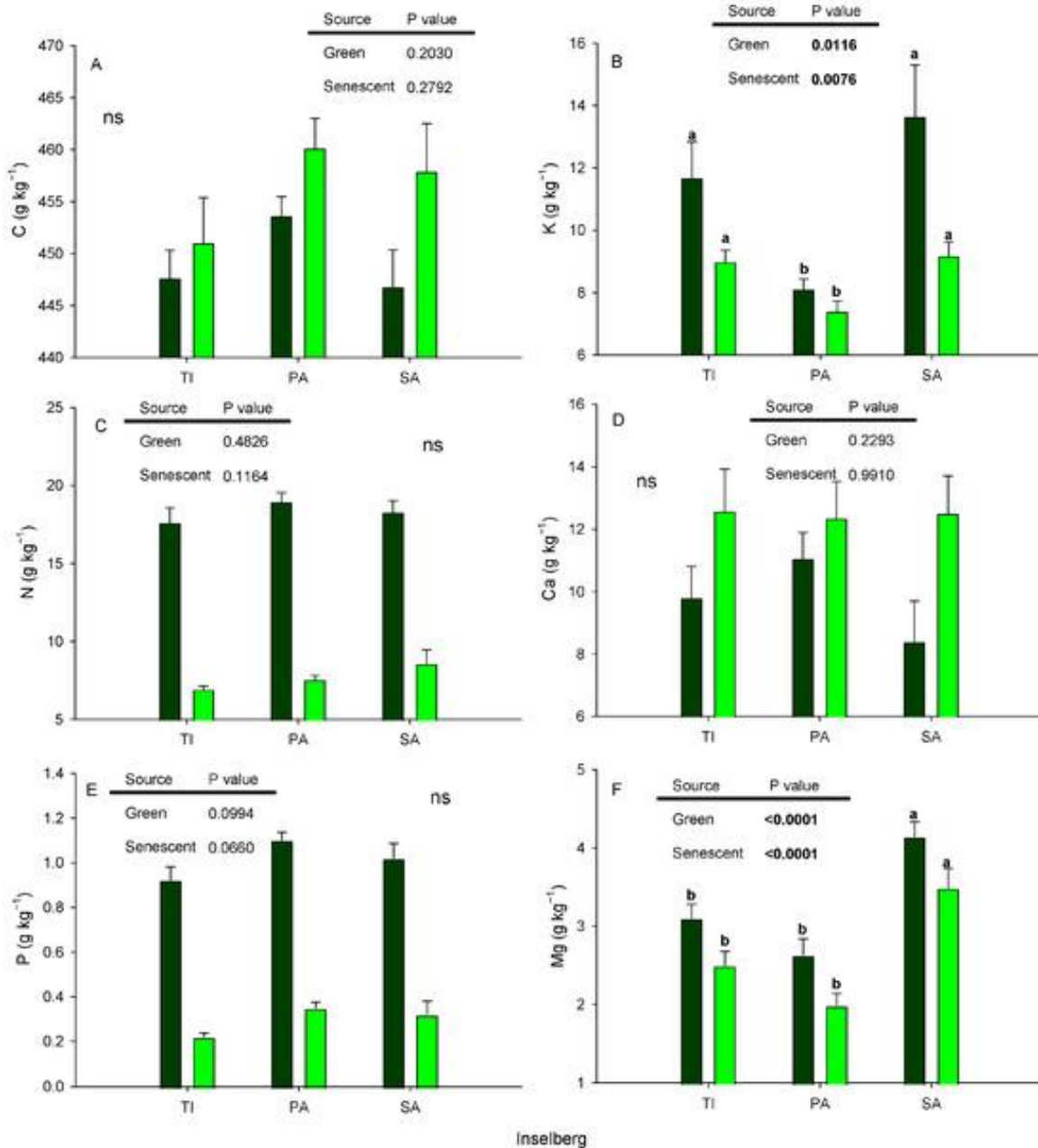


Figure 3 - Mean values (±SE, n = 9) for C (A), K (B), N (C), Ca (D), P (E) and Mg (F) concentrations in green (dark green) and senescent (light green) leaves of *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil. Inselbergs: TI = “Pedra das três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences between the inselberg populations for green or senescent leaves separately, and different letters indicate the differences between populations. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).

3.3. Stoichiometric Relationships

The C/N ratio in green and senescent leaves was statistically equal among the inselbergs, with mean values of 61.2 and 24.9, respectively (Figure 4A). The C/P ratio in senescent leaves was statistically different between inselbergs, but not for the green leaves (Figure 4B). In the senescent leaves, the C/P ratio was significantly higher in the inselberg TI (2150.5) than in the inselberg PA (1387.1), while in the inselberg SA, the plants presented intermediate values (1676.7). The N/P ratio was also significantly different in the senescent leaves (Figure 4C). Lower N/P ratio values were found in the inselberg PA (22.3) compared to SA (29.2) and TI (32.7).

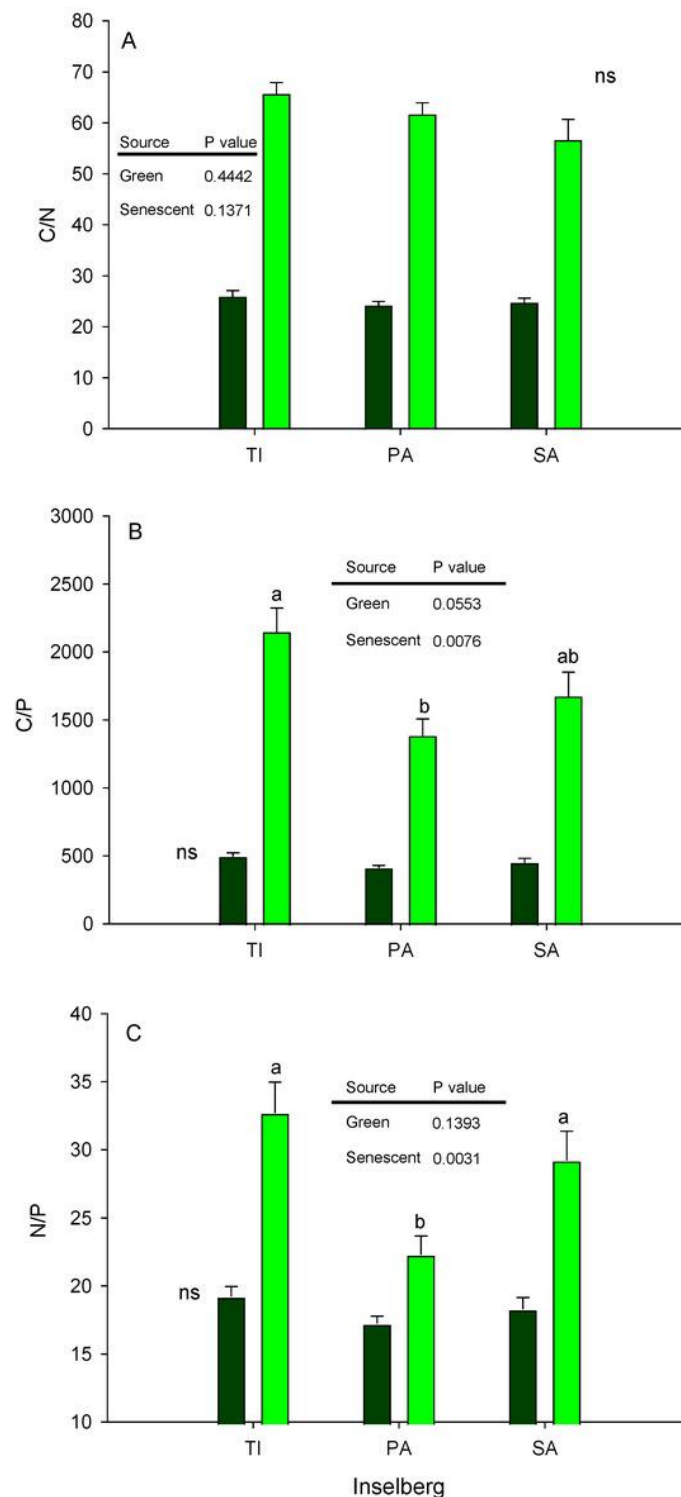


Figure 4 - Mean values ($\pm$ SE, $n = 9$) for C/N (A), C/P (B), and N/P (C) ratios in green (dark green) and senescent (light green) leaves of *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil: TI = “Três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences between the inselbergs for green and senescent leaves separately, and different letters indicate the differences between populations. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).

3.4. Natural Abundance of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$

The values of the natural abundance of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) in green and senescent leaves were not statistically different between populations of *Pseudobombax* (Figure 5). The minimum and maximum values of $\delta^{13}\text{C}$ in the green and senescent leaves were -30.1 and -26.2 ‰, while they ranged from 0.6 to 5.3 ‰ for $\delta^{15}\text{N}$. The mean values in the green and senescent leaves between the populations of *Pseudobombax* were -28.1 and -28.5 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 5A) and 3.2 and 2.3 ‰ for $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 5B), respectively.

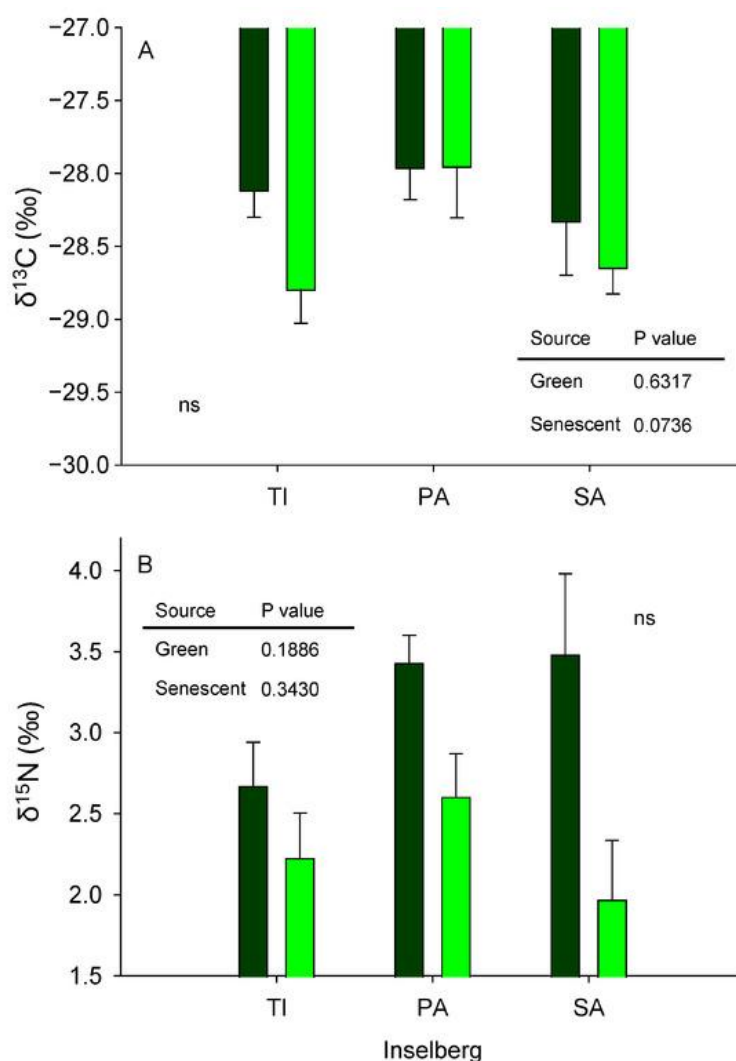


Figure 5 - Mean values ($\pm\text{SE}$, $n = 9$) of the natural abundances of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) (A) and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (B) in the green (dark) and senescent (light green) leaves of *Pseudobombax petropolitana* A. Robyns (Malvaceae) in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil: TI = “Pedra das três Irmãs”, PA = “Aliança”, and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences between the inselbergs for green and senescent leaves. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).

3.5. Nutrient Retranslocation Rate

No significant differences were found in the retranslocation rate of N, P, K, and Mg among *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) trees in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil: TI = Três Irmãs, PA = “Aliança,” and SA = “Santa Angélica”. The nutrients with the highest translocation rates were P (68 to 76%) and N (53 to 61%). The retranslocation rate ranged from 8% to 32% for K and from 15% to 24% for Mg.

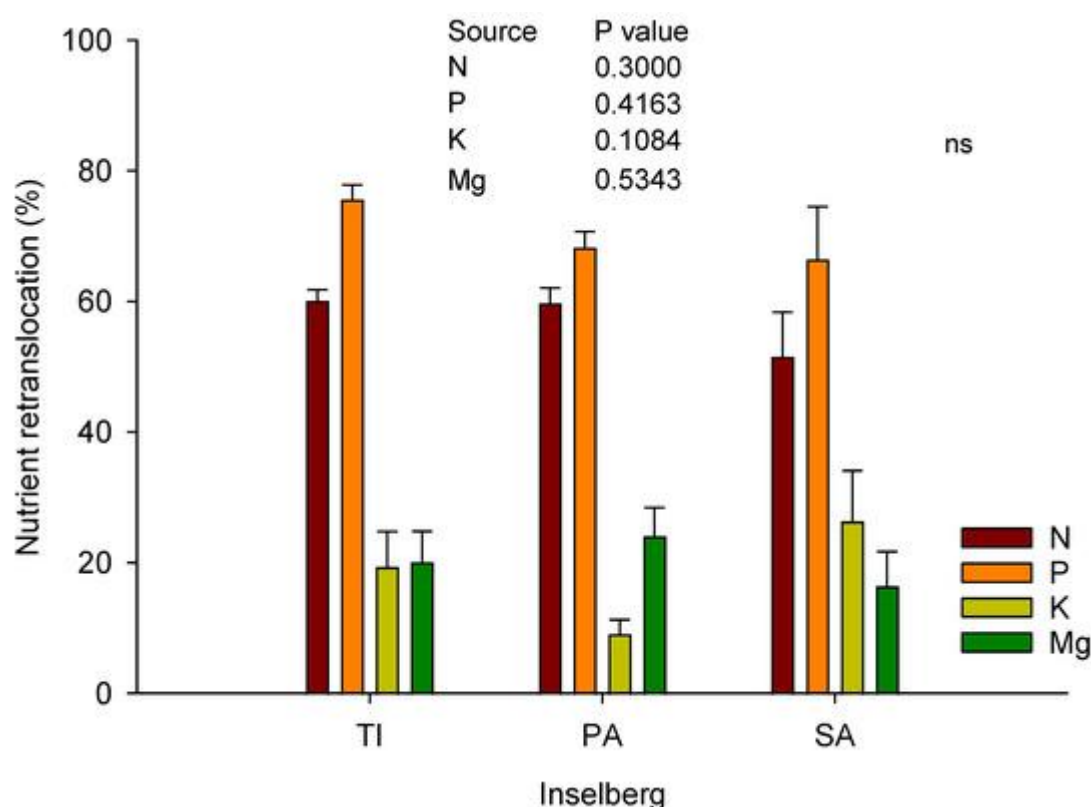


Figure 6 - Mean values ($\pm$ SE, $n = 9$) of the retranslocation rate (%) of N, P, K, and Mg among green and senescent leaves of *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) trees in three Atlantic Forest inselbergs in southeast Brazil: TI = Três Irmãs, PA = “Aliança,” and SA = “Santa Angélica”. p values less than 0.05 indicate significant differences. “ns” indicates that the differences were not significant (p value > 0.05).

4. Discussion

Our general hypothesis was that the populations of *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) would present divergent patterns of leaf chemistry due to the dissimilarity in the environmental conditions among the studied inselbergs. The inselbergs are separated by at least 10 km and show significant differences in several soil chemistry factors, notably the soil C, N, P, K, $\delta^{13}\text{C}$, and Mg (Table 1, Figure 2), and the tree SLA (Table 2, Figure 2). From a soil perspective, the SA and PA inselbergs were the most divergent. For

example, the soil in the SA inselberg exhibited higher stocks of C, N, and P, whereas the soil in the PA inselberg exhibited lower stocks of C and K, besides the tendency towards a lower stock of Mg (Table 1). In addition, the natural abundance of ^{13}C was highest in the soil of PA (-25.3‰) and lowest in the soils of SA (-27.6‰). Furthermore, *Pseudobombax* growing in the inselbergs SA and PA presented higher and lower SLA values. High SLA is associated with better resource availability (e.g., solar radiation, soil water, and nutrients) for plant growth; conversely, lower SLA values are expected to have the opposite effect [18,41]. The soil in the SA inselberg, with higher amounts of C, N, and P than the soil from the PA inselberg, may explain the divergences in SLA. In addition, based on our field observations, the higher SLA values in the SA inselberg are likely associated with humidity, given the southward orientation of the sampled slope. Both the soil and leaves of *Pseudobombax* populations showed lower $\delta^{13}\text{C}$ values in the SA than in the PA inselberg, suggesting a potentially greater water availability for populations in SA than for those in PA. All this could suggest that the environmental conditions are less severe in the SA than the PA inselberg, with TI assuming intermediate conditions. It is recognized that environmental factors, such as water and nutrient availability, have a greater influence on the formation of leaf morphofunctional characteristics, being more important than genetic factors [46]. Therefore, further studies could investigate the effect of solar radiation on SLA in our study sites, as the difference in exposure faces among the inselbergs may impact SLA [41]. In addition, the causes of the soil differences in these environments need to be investigated in more detail, as they could be related, for example, to the geology of the inselbergs, the vegetation composition, and nutrient cycling. These soils are acidic ($\text{pH} < 5$), and the amounts of nutrients are limiting for the development of cultivated plants, as is the case in most soils in the state of Espírito Santo [47].

The populations of *Pseudobombax* in the three inselbergs studied diverged in terms of the K and Mg concentration in the leaves, as well as in the C/P and N/P stoichiometry of the senescent leaves, corroborating the hypothesis for these variables. The divergent patterns in SLA, K, and Mg imply that populations of *Pseudobombax* are developing distinct characteristics, which could be due to

local adaptation to different environmental conditions (e.g., soil properties, water availability, solar radiation), genetic drift, or different selective pressures acting on each population. However, the three *Pseudobombax* populations exhibited no significant divergences in most leaf chemistry variables, as determined by our one-year exploratory assessment. Thus, our results suggest convergence in most leaf chemistry variables investigated among *Pseudobombax* populations, despite geographic isolation or variations in local conditions. Several factors may explain these patterns, including species-specific physiological constraints that limit variation, similar selective pressures across different sites related to nutrient acquisition and water use, and phenotypic plasticity resulting in similar outcomes under certain conditions. Nevertheless, we observed patterns at a specific point in time, and although these patterns suggested convergence or divergence, definitively proving the process often requires field data associated with genetic evaluations.

A variety of factors can influence the nutrient levels present in leaves, including edaphic conditions, floristic composition, nutrient absorption, utilization, and the retranslocation capacity of each species, as well as tree age [48,49,50]. The soil nutrient levels in each inselberg could explain part of the differences in leaf chemistry between populations, particularly in terms of K and Mg. However, when we examined the relationship between elements in soil and leaves within populations, we found that most of them were non-significant (Table A1). The lack of a significant correlation for most nutrients within the populations could be explained by various factors, in addition to those mentioned above. For example, the uptake of elements from sources other than soil, such as stemflow and throughfall, and associations with mycorrhizae. Microbial activity in the soil and at the rhizosphere level also plays a crucial role in nutrient availability and can differentially function in species with acquisitive versus conservative strategies [51]. In this first study, we consider that, at the global level, the factors affecting K and Mg concentrations in leaves, which explain the differences between populations, are the amount of K and Mg in the soil, as well as the SLA and microclimate conditions. In inselbergs, we can find different types of habitats with growing sites that are climatically and edaphically dry, supporting highly

specialized vegetation [52], which in turn influences access to water and nutrients. It is well established that geographic factors (e.g., latitude and altitude) and environmental pressures (e.g., water stress, solar radiation, and microclimatic variations, including temperature and precipitation) significantly influence the nutrient dynamics and allocation of nutrients in plants [53]. Thus, several factors may affect foliar nutrient levels, and the specific processes interfering with each population need to be investigated in further studies. The K amounts in soils are related to water availability, and K uptake is more related to water uptake than N and P [54]. Differences in K concentrations in leaves are related to both plant responses to drought and plant growth, playing a key role, along with N and P, in plant responses to climate gradients to improve their growth capacities and adaptation to water stress along environmental gradients and over time (seasons) [54]. In addition, K concentration can explain trees' long-term adaptation to different ecological lifestyles [54] and could likely explain the significant relationship between soil and leaf K across the inselbergs (Table A1). Therefore, the lower K concentrations in the leaves of the *Pseudobombax* population growing on the inselberg PA compared to others may be due to the environment presenting a lower K availability and greater water restrictions than the others, as well as other factors. The leaf Mg concentration was higher in the population of *Pseudobombax* growing on the SA inselberg compared to those of the PA and TI inselbergs. The greater soil Mg and water availability may result in a higher number of chloroplasts in the leaves of the SA population, as Mg is a central component of chlorophyll [55]. In addition, the structural characteristics of the leaves can also influence this variation, as plants subjected to different light, water, and nutrient availability generally develop a different SLA, chloroplast density, and concentration of chlorophyll molecules per unit area [41,56]. The higher levels of K and Mg, in addition to Ca, are associated with the better ability of plants to regulate water use [57]. Ca levels were statistically similar between soils and in leaves. However, the tendency for lower Ca concentrations in leaves of the population growing in SA suggests a nutritional imbalance, which may be caused by the K and Mg stocks in the soil of the SA inselberg. Despite the better plant growth conditions in the SA inselbergs, as indicated by the higher SLA values, the species *Pseudobombax* is not the most abundant in this ecosystem

[4]. Future studies could assess other functional traits, such as growth rates in terms of diameter and height, in addition to the phenology of *Pseudobombax* in each inselberg, to determine whether these differences depend on the environmental conditions within each inselberg. This could provide new insights into the adaptation and survival strategies of species with low wood density in harsh environments such as inselbergs.

The differences in stoichiometric relations were significant only for senescent leaves. These relations between C, N, and P could play an important role in each inselberg. They relate to decomposition and nutrient release because soil microorganisms tend to be limited by C and co-limited by other elements, such as N and P, needing to decompose sources of C [58,59]. The C/N ratio observed in the senescent leaves of *Pseudobombax* populations may indicate greater recalcitrance, resulting in lower nitrogen availability. A C/N ratio higher than 30 indicates that immobilization is higher than mineralization [60,61]. Plant residues with C/P ratios greater than 300 tend to favor microbial P immobilization [62], decreasing the P availability in the soil [59]. In the present study, the values of the C/P ratio in senescent leaves were higher in TI (2150.5), intermediate in SA (1676.7), and lower in PA (1387.1), indicating that the *Pseudobombax* leaf material has a strong tendency to microbially immobilize P in all inselbergs. The observed patterns for the C/P ratio in senescent leaves appear to follow the soil C/P ratio, particularly regarding the TI inselberg (Figure 4; Table 1). These patterns may suggest a greater influence of senescent leaves from *Pseudobombax* populations on the soil in the TI inselberg. In addition, the higher C/P ratio in both senescent leaves and the soil in the TI inselberg may suggest adaptations that improve the retranslocation rate of P in the *Pseudobombax* population, explaining the tendency for higher P retranslocation in *Pseudobombax* populations from TI compared to SA or PA. Plants adapted to poor soils generally exhibit a higher C/P ratio because they have evolved to be more efficient in utilizing phosphorus and other essential nutrients [48,63,64]. The N/P ratio followed a similar trend to the C/P ratio, particularly in terms of the N/P values in the senescent leaves and soil from the TI inselberg. Both the C/P and N/P ratios may help in understanding the adaptation of *Pseudobombax*

populations to different inselbergs, especially in more phosphorus-poor soils. Thus, the higher C/P and N/P ratios in the TI inselberg could induce changes in the P use efficiency because plants tend to increase their retranslocation efficiency to minimize losses, and these adaptations are crucial for survival in restrictive environments [65,66,67]. Additionally, the role of changes in N/P ratios on vegetation performance and species composition [68] should be investigated in the studied inselbergs, given the differences in structure and diversity between PA and SA inselbergs [4]. The N/P ratio may determine whether a species or ecosystem is limited by P or N. The N/P ratios observed in the present study (PA = 22.3, SA = 29.2, and TI = 32.7) indicate a substantial limitation by phosphorus [48,69,70]. The positive and significant relationship between soil and leaf P in SA and TI is likely indicative of stronger soil–plant feedback in SA and TI than in PA regarding P limitations (Table A1). Further studies should assess these questions using a larger number of trees and a more specific separation of niches for access to nutrients and water within each inselberg.

We used ^{15}N and ^{13}C as proxies for soil N preferences [27,71] and intrinsic water-use efficiency [22,31,32,33,34]. Our results indicate that the populations exhibited convergent patterns in these aspects, with no significant differences. However, some tendencies were observed in the $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values between tree leaves and soil. The natural abundance of ^{15}N in the soil followed a similar trend to that of ^{15}N in the green leaves. It was lower in the inselberg TI (5.05 and 2.7‰), intermediate in the PA (6.02 and 3.4‰), and higher in the SA (6.59 and 3.5‰). Conversely, the $\delta^{13}\text{C}$ values suggest that populations have the same water-use strategies. In addition, the leaf $\delta^{13}\text{C}$ values reflect the same trends observed between soil and leaf. The natural abundance of soil $\delta^{13}\text{C}$ was higher in PA (−25.09 and −27.96‰), intermediate in TI (−26.92 and −28.12‰), and lower in SA (−27.46 and 28.33‰). These patterns suggest an intricate relationship between *Pseudobombax* populations and the soil of these environments, implying differences in the forms of nitrogen and water available in the soil and the photosynthetic activity.

We observed convergent patterns of foliar nutrient retranslocation among populations of *Pseudobombax* growing on inselbergs. Nutrient retranslocation

can vary according to species, age, edaphic and climatic conditions, and management practices adopted [72,73]. Nutrients bound to organic compounds (such as N and P) have higher retranslocation rates from senescent to green leaves [74], as observed in the present study for N and P. The retranslocation dynamics of phosphorus (P) in leaves have been shown to exhibit greater variability compared to those of nitrogen (N) [75]. In the present study, the low soil P contents, mainly in the TI inselberg, may explain the general tendency of there being a higher retranslocation rate of leaf P in TI (76%) compared to SA (68%) and PA (66%). The rates of N (53%–61%) and P (68%–76%) retranslocation found here are consistent with values found in other studies, such as 62% for N and 65% for P [76] and 44%–53% for N and 50%–62% for P [77]. Broad-leaved, deciduous, and woody plants reabsorb more P before leaf senescence when compared to coniferous, perennial, leguminous, and herbaceous plants [53]. Low K retranslocation rates were observed in the three populations of *Pseudobombax* compared to other studies [78]. When we compared the K retranslocation rates of our study (8%–33%) with the global average of 70.1% [76], we inferred that *Pseudobombax* populations have a low K retranslocation efficiency. This fact can be explained by the high mobility and leaching of this nutrient, which are likely accentuated by the large SLA. Although both Mg and K are considered leachable nutrients, K often correlates with SLA, but Mg does not. This suggests that Mg is regulated differently in the leaf, possibly due to its role in structural components (such as chlorophyll and cell walls) and not just in metabolic processes [79]. In this sense, leaf K leaching could have been more significant in the SA, which also presented the highest SLA values. In addition, the higher retranslocation of K compared to Mg in the inselberg SA has been observed in the opposite direction in inselberg PA, which could suggest an antagonistic relationship, leaving preferences for K or Mg retranslocation in the populations growing in SA and PA, respectively.

We compared three populations of a key species to investigate whether these populations are becoming more similar (converging) or more different (diverging) in their essential functional traits related to leaf chemistry. Our results suggest that there was divergence in the K and Mg leaf concentrations and C/P and N/P

ratios in senescent leaves among the inselbergs, although *Pseudobombax* had a considerable convergence in most leaf chemistry functional traits. The results suggest that the environmental conditions among the three inselbergs studied—namely, soil chemistry, slope direction, and microclimate—were generally not strong enough to drive divergence in these traits. The implications for ecosystem restoration are significant if we suppose no strong divergence exists between populations. However, some divergence in the nutritional leaf traits of *Pseudobombax* must be considered, particularly in the K and Mg levels in leaves. The convergence of several traits does not preclude the divergence of other traits. Moreover, convergence could also mean that the *Pseudobombax* tree lacks adaptive plasticity in these traits, potentially making all populations vulnerable if environmental conditions at restoration sites shift beyond the species' tolerance range, as defined by the conserved trait values [80]. Significant divergences may indicate strong local adaptation or high environmental plasticity, suggesting that populations are specifically adapted to their local conditions (e.g., soil nutrient levels and water availability). Our results suggest that local differences in the soil nutrient stocks and water availability, as well as in tree SLA, primarily cause the observed divergences. When considering population divergence in leaf K, Mg, and SLA, for example, restoration practitioners should prioritize local provenance that is adapted to environmental conditions closely matching the restoration site [81]. Using non-local sources adapted to different nutrient and water regimes could lead to poor survival, growth, or overall fitness. However, some strategies may be employed in cases where local provenances are unavailable. For example, in sites such as PA (low K), it would be preferable to choose provenances with a higher retranslocation efficiency of K, in addition to a lower tree SLA, to reduce K leaching and water stress. For sites such as TI (low P), the provenances with higher retranslocation efficiency for P may be preferred.

5. Conclusions

Our one-year evaluation of *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) populations growing in three inselbergs in the Atlantic Forest,

located at least 10 km apart, investigated whether these populations were converging or diverging in several functional traits related to leaf chemistry. Although there were no significant differences among populations in most leaf chemistry traits, with convergence in the N, P, Ca, C:N, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ in the green and senescent leaves, and the C/P and N/P in green leaves, besides the retranslocation rate of N, P, K, and Mg, the populations diverged in the concentrations of K and Mg in green and senescent leaves, as well as in the stoichiometric relationships of C/P and N/P in the senescent leaves, corroborating our hypothesis for those variables. The divergences may be explained by differences in the availability of resources and plant functional traits, such as soil chemistry, water availability, and SLA, suggesting that nutrient and water dynamics may differ in some inselbergs, particularly concerning specific elements or processes. The divergences in *Pseudobombax* populations were related to specific nutrients or their relationships, although there were convergences mostly in functional traits related to leaf chemistry. Furthermore, the divergences among populations could have significant implications for species selection in inselbergs, particularly for conservation and restoration purposes. They should be considered, especially when evaluating the retranslocation efficiency of certain nutrients and the SLA in specific populations, which may be crucial for species survival and adaptation.

References

1. Porembski, S.; Barthlott, W. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecol.* **2000**, *151*, 19–28. [Google Scholar] [CrossRef]
2. de Paula, L.F.; Forzza, R.C.; Neri, A.V.; Bueno, M.L.; Porembski, S. Sugar Loaf Land in southeastern Brazil: A centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. *Bot. J. Linn. Soc.* **2016**, *181*, 459–476. [Google Scholar] [CrossRef]
3. Couto, D.R.; Porembski, S.; Barthlott, W.; de Paula, L.F. Hyperepilithics—An overlooked life form of vascular plants on tropical vertical rock walls. *Austral Ecol.* **2023**, *48*, 1074–1082. [Google Scholar] [CrossRef]
4. Couto, D.R.; Francisco, T.M.; De Paula, L.F.; Paula, R.R.; Nascimento, M.T. Woody vegetation on tropical inselbergs: Floristic-structural characterization and aboveground carbon storage. *J. Mt. Sci.* **2025**, *22*, 1517–1534. [Google Scholar] [CrossRef]
5. Francisco, T.M.; Couto, D.R.; Moreira, M.M.; Fontana, A.P.; De Fraga, C.N. Inselbergs from Brazilian Atlantic Forest: High biodiversity refuges of vascular

- epiphytes from Espirito Santo. *Biodivers. Conserv.* **2023**, *32*, 2561–2584. [Google Scholar] [CrossRef]
6. Porembski, S. Tropical inselbergs: Habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Braz. J. Bot.* **2007**, *30*, 579–586. [Google Scholar] [CrossRef]
 7. Scarano, F.R. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: Rare-species bias and its risks for conservation. *Biol. Conserv.* **2009**, *142*, 1201–1208. [Google Scholar] [CrossRef]
 8. Francisco, T.M.; Couto, D.R.; Evans, D.M.; Garbin, M.L.; Ruiz-Miranda, C.R. Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecol.* **2018**, *43*, 903–914. [Google Scholar] [CrossRef]
 9. Couto, D.R.; Francisco, T.M.; Nascimento, M.T. Commensalistic epiphyte–phorophyte networks in woody vegetation of tropical inselbergs: Patterns of organization and structure. *Austral Ecol.* **2022**, *47*, 911–927. [Google Scholar] [CrossRef]
 10. Couto, D.R.; Dias, H.M.; Pereira, M.C.A.; Fraga, C.N.D.; Pezzopane, J.E.M. Vascular epiphytes on *Pseudobombax* (Malvaceae) in rocky outcrops (inselbergs) in Brazilian Atlantic Rainforest: Basis for conservation of a threatened ecosystem. *Rodriguésia* **2016**, *67*, 583–601. [Google Scholar] [CrossRef]
 11. Couto, D.R.; Francisco, T.M.; Garbin, M.L.; Dias, H.M.; Pereira, M.C.A.; Neto, L.M.; Pezzopane, J.E.M. Surface roots as a new ecological zone for occurrence of vascular epiphytes: A case study on *Pseudobombax* trees on inselbergs. *Plant Ecol.* **2019**, *220*, 1071–1084. [Google Scholar] [CrossRef]
 12. Benites, V.M.; Schaefer, C.E.G.; Simas, F.N.; Santos, H.G. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. *Braz. J. Bot.* **2007**, *30*, 569–577. [Google Scholar] [CrossRef]
 13. Larson, D.W.; Matthes, U.; Kelly, P.E. *Cliff Ecology: Pattern and Process in Cliff Ecosystems*, 1st ed.; Cambridge University Press: New York, NY, USA, 2000; 340p. [Google Scholar]
 14. Scarano, F.R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Ann. Bot.* **2002**, *90*, 517–524. [Google Scholar] [CrossRef] [PubMed]
 15. Monge, M.; Fontana, A.P.; de Fraga, C.N.; Kollmann, L.J.C.; Nakajima, J.N. *Colobus ruschianus* (Vernonieae, Asteraceae), a threatened narrow endemic species from Atlantic Forest inselbergs, Espírito Santo, Brazil. *Syst. Bot.* **2021**, *46*, 1114–1120. [Google Scholar] [CrossRef]
 16. Vaughn, K.J.; Porensky, L.M.; Wilkerson, M.L.; Balachowski, J.; Pepper, E.; Riginos, C.; Young, T.P. Restoration Ecology. *Nat. Educ. Knowl.* **2010**, *3*, 66. [Google Scholar]
 17. Sterner, R.W.; Elser, J.J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*, 1st ed.; Princeton University Press: Princeton, NJ, USA, 2017; 439p. [Google Scholar]
 18. Reich, P.B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *J. Ecol.* **2014**, *102*, 275–301. [Google Scholar] [CrossRef]
 19. Carvalho-Sobrinho, J.G.; Yoshikawa, V.N. *Pseudobombax* in Flora e Funga do Brasil, Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2025. Available online: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB9193> (accessed on 25 May 2025).

20. Zanne, A.E.; Lopez-Gonzalez, G.; Coomes, D.A.; Ilic, J.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Miller, R.B.; Swenson, N.G.; Wiemann, M.C.; Chave, J. Global Wood Density Database. Dryad. 2025. Available online: <https://datadryad.org/dataset/doi:10.5061/dryad.234> (accessed on 20 March 2025).
21. Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G.; Zanne, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* **2009**, *12*, 351–366. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
22. Paula, R.R.; Guillemot, J.; Delarmelina, W.M.; de Souza, P.H.; de Moraes, C.R.; Campanharo, I.F.; Mendes, L.J.; Trivelin, P.C.O.; Klippel, V.H.; Trazzi, P.A.; et al. Exploring the forestry potential of two legume species with contrasting ecological strategies in a seasonally dry tropical region. *Trees* **2022**, *36*, 1413–1424. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
23. He, M.; Yan, Z.; Cui, X.; Gong, Y.; Li, K.; Han, W. Scaling the leaf nutrient resorption efficiency: Nitrogen vs phosphorus in global plants. *Sci. Total Environ.* **2020**, *729*, 138920. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
24. Querejeta, J.I.; Prieto, I.; Armas, C.; Casanoves, F.; Diémé, J.S.; Diouf, M.; Yossi, H.; Kaya, B.; Pugnaire, F.I.; Rusch, G.M. Higher leaf nitrogen content is linked to tighter stomatal regulation of transpiration and more efficient water use across dryland trees. *New Phytol.* **2022**, *235*, 1351–1364. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
25. Malavolta, E. *Manual de Nutrição Mineral de Plantas*, 1st ed.; Editora Agronômica Ceres: Piracicaba, SP, Brazil, 2006; 638p. [\[Google Scholar\]](#)
26. Handley, L.L.; Raven, J.A. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant Cell Environ.* **1992**, *15*, 965–985. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
27. Craine, J.M.; Elmore, A.J.; Aida, M.P.; Bustamante, M.; Dawson, T.E.; Hobbie, E.A.; Kahmen, A.; Mack, M.C.; McLauchlan, K.K.; Michelsen, A.; et al. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. *New Phytol.* **2009**, *183*, 980–992. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
28. Hobbie, E.A.; Höglberg, P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. *New Phytol.* **2012**, *196*, 367–382. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
29. Espindola, J.A.A.; Guerra, J.G.M.; Almeida, D.L.D.; Teixeira, M.G.; Urquiaga, S. Decomposição e liberação de nutrientes acumulados em leguminosas herbáceas perenes consorciadas com bananeira. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* **2006**, *30*, 321–328. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
30. Bachega, L.R.; Bouillet, J.P.; de Cássia Piccolo, M.; Saint-André, L.; Bouvet, J.M.; Nouvellon, Y.; Gonçalves, J.L.M.; Robin, A.; Laclau, J.P. Decomposition of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* leaves and fine roots in tropical conditions did not meet the Home Field Advantage hypothesis. *For. Ecol. Manag.* **2016**, *359*, 33–43. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
31. Farquhar, G.D.; Ehleringer, J.R.; Hubick, K.T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **1989**, *40*, 503–537. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)
32. Seibt, U.; Rajabi, A.; Griffiths, H.; Berry, J.A. Carbon isotopes and water use efficiency: Sense and sensitivity. *Oecologia* **2008**, *155*, 441–454. [\[Google Scholar\]](#) [\[CrossRef\]](#)

33. Wang, W.; Pataki, D.E. Spatial patterns of plant isotope tracers in the Los Angeles urban region. *Landsc. Ecol.* **2010**, *25*, 35–52. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
34. Brugnoli, E.; Farquhar, G.D. Photosynthetic Fractionation of Carbon Isotopes. In *Photosynthesis. Advances in Photosynthesis and Respiration*, 1st ed.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2000; pp. 399–434. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
35. Ma, W.T.; Yu, Y.Z.; Wang, X.; Gong, X.Y. Estimation of intrinsic water-use efficiency from $\delta^{13}\text{C}$ signature of C3 leaves: Assumptions and uncertainty. *Front. Plant Sci.* **2023**, *13*, 1037972. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
36. Oliveira-Filho, A.T.; Tameirão-Neto, E.; Carvalho, W.A.; Werneck, M.; Brina, A.E.; Vidal, C.V.; Rezende, S.C.; Pereira, J.A.A. Análise florística do compartimento arbóreo de áreas de Floresta Atlântica sensu lato na região das Bacias do Leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). *Rodriguésia* **2005**, *56*, 185–235. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)] [[Green Version](#)]
37. Covre, J.M.C.; Couto, D.R.; Dias, H.M.; Zorzanelli, J.P.F. Vascular plants on inselberg landscapes in Espírito Santo state: Bases for the creation of a protected area in southeastern Brazil. *Acta Sci. Biol. Sci.* **2021**, *43*, e54760. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
38. Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Gonçalves, J.D.M.; Sparovek, G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* **2013**, *22*, 711–728. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
39. EMBRAPA; Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). *Manual de Métodos de Análise de Solo*, 2nd ed.; EMBRAPA: Brasília, Brazil; Centro Nacional de Pesquisa de Solos: Rio de Janeiro, Brazil, 1997; 212p. [[Google Scholar](#)]
40. Freitas, C.A.A.D.; Souza, R.C.D.; Pereira, M.G.; Caldeira, M.V.W.; Couto, D.R.; Kunz, S.H.; Moreau, J.S.; Dias, H.M.; Momolli, D.R. Contribution of *Pseudobombax aff. petropolitanum* to Nutrient Cycling in Woody Vegetation from a Neotropical Inselberg. *Floresta Ambiente* **2022**, *29*, e20220034. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
41. Liu, Z.; Zhao, M.; Zhang, H.; Ren, T.; Liu, C.; He, N. Divergent response and adaptation of specific leaf area to environmental change at different spatio-temporal scales jointly improve plant survival. *Glob. Change Biol.* **2023**, *29*, 1144–1159. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
42. Gotelli, N.J.; Ellison, A.M. *A Primer of Ecological Statistics*, 1st ed.; Sinauer Associates: Sunderland, UK, 2004; pp. 1–640. [[Google Scholar](#)]
43. Allen, S.E.; Grimshaw, H.M.; Parkinson, J.A.; Allen, E. *Chemical Analysis of Ecological Materials*, 2nd ed.; Blackwell Scientific: Oxford, UK, 1989; pp. 81–159. [[Google Scholar](#)]
44. *Standard Reference Material 1515*; Apple Leaves. National Institute of Standards and Technology, U.S. Department of Commerce: Gaithersburg, MD, USA, 2017.
45. Van Heerwaarden, L.M.; Toet, S.; Aerts, R. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization. *J. Ecol.* **2003**, *91*, 1060–1070. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
46. Zhang, S.; Zhang, Y.; Xiong, K.; Yu, Y.; Min, X. Changes of leaf functional traits in karst rocky desertification ecological environment and the driving factors. *Glob. Ecol. Conserv.* **2020**, *24*, e01381. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]

47. Pires, F.R.; Esposti, M.; Caten, A.; Guarçoni, A. Levantamento da fertilidade nas principais unidades de mapeamento do Espírito Santo. *Rev. Ciênc. Agron.* **2003**, *34*, 115–123. [[Google Scholar](#)]
48. Aerts, R.; Chapin, F.S., III. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* **1999**, *30*, 1–67. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
49. Cunha, F.V.; Leles, P.S.S.; Pereira, M.G.; Bellumath, V.G.H.; Alonso, J.M. Acúmulo e decomposição da serapilheira em quatro formações florestais. *Ciência Florest.* **2013**, *23*, 379–387. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
50. Riggs, C.E.; Hobbie, S.E.; Cavender-Bares, J.; Savage, J.A.; Wei, X. Contrasting effects of plant species traits and moisture on the decomposition of multiple senescent fractions. *Oecologia* **2015**, *179*, 573–584. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
51. Han, M.; Chen, Y.; Sun, L.; Yu, M.; Li, R.; Li, S.; Su, J.; Zhu, B. Linking rhizosphere soil microbial activity and plant resource acquisition strategy. *J. Ecol.* **2023**, *111*, 875–888. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
52. Porembski, S.; Martinelli, G.; Ohlemüller, R.; Barthlott, W. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Divers. Distrib.* **1998**, *4*, 107–119. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
53. Zhang, K.; Su, Y.; Yang, R. Biomass and nutrient allocation strategies in a desert ecosystem in the Hexi Corridor, northwest China. *J. Plant Res.* **2017**, *130*, 699–708. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
54. Sardans, J.; Peñuelas, J. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system. *Plant Physiol.* **2012**, *160*, 1741–1761. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
55. Taiz, L.; Zeiger, E.; Møller, I.M.; Murphy, A. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*, 6th ed.; Artmed Editora: Porto Alegre, Brazil, 2017; pp. 1–731. [[Google Scholar](#)]
56. Kong, D.X.; Li, Y.Q.; Wang, M.L.; Bai, M.; Zou, R.; Tang, H.; Wu, H. Effects of light intensity on leaf photosynthetic characteristics, chloroplast structure, and alkaloid content of *Mahonia bodinieri* (Gagnep.) Laferr. *Acta Physiol. Plant* **2016**, *38*, 120. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
57. Shi, Z.; Liu, S.; Chen, Y.; Ding, D.; Han, W. The unimodal latitudinal pattern of K, Ca and Mg concentration and its potential drivers in forest foliage in eastern China. *For. Ecosyst.* **2024**, *11*, 100193. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
58. Smith, J.L.; Paul, E.A. The significance of soil microbial biomass estimations. In *Soil Biochemistry*, 1st ed.; Routledge: New York, NY, USA, 1991; pp. 357–398. [[Google Scholar](#)]
59. Honvault, N.; Faucon, M.P.; McLaren, T.; Houben, D.; Frossard, E.; Oberson, A. Influence of cover crop residue traits on phosphorus availability and subsequent uptake by plants. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* **2024**, *128*, 131–148. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
60. Stevenson, F.J.; Cole, M.A. *Cycles of Soil: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients*, 1st ed.; Wiley: Hoboken, NJ, USA, 1986; pp. 1–448. [[Google Scholar](#)]
61. Barbosa, V.; Barreto-Garcia, P.; Gama-Rodrigues, E.; Paula, A.D. Biomassa, carbono e nitrogênio na serapilheira acumulada de florestas plantadas e nativa. *Floresta Ambiente* **2017**, *24*, e20150243. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]

62. Maluf, H.J.G.M.; Soares, E.M.B.; Silva, I.R.D.; Neves, J.C.L.; Silva, L.D.O.G. Decomposição de resíduos de culturas e mineralização de nutrientes em solo com diferentes texturas. *Rev. Bras. Ciênc. Solo* **2015**, *39*, 1681–1689. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
63. Lambers, H.; Chapin, F.S., III; Pons, T.L. *Plant Physiological Ecology*, 2nd ed.; Springer Science & Business Media: New York, NY, USA, 2008; pp. 1–591. [[Google Scholar](#)]
64. Chapin, F.S., III; Matson, P.A.; Vitousek, P. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, 2nd ed.; Springer Science & Business Media: New York, NY, USA, 2011; pp. 1–511. [[Google Scholar](#)]
65. Chapin, F.S., III. Adaptations and physiological responses of wild plants to nutrient stress. In *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition: Proceedings of the Second International Symposium on Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition, Organized by the University of Wisconsin, Madison, 16–20 June 1985*; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 1987; pp. 15–25. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
66. Escudero, A.; Del Arco, J.M.; Sanz, I.C.; Ayala, J. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* **1992**, *90*, 80–87. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
67. Wan, F.; Ross-Davis, A.L.; Davis, A.S.; Song, X.; Chang, X.; Zhang, J.; Liu, Y. Nutrient retranslocation in *Larix principis-rupprechtii* Mayr relative to fertilization and irrigation. *New For.* **2021**, *52*, 69–88. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
68. Güsewell, S. N: P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytol.* **2004**, *164*, 243–266. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
69. Davidson, E.A.; Howarth, R.W. Nutrients in synergy. *Nature* **2007**, *449*, 1000–1001. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
70. Du, E.; Terrer, C.; Pellegrini, A.F.; Ahlström, A.; van Lissa, C.J.; Zhao, X.; Xia, N.; Wu, X.; Jackson, R.B. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nat. Geosci.* **2000**, *13*, 221–226. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
71. Falkengren-Grerup, U.; Michelsen, A.; Olsson, M.O.; Quarmby, C.; Sleep, D. Plant nitrate use in deciduous woodland: The relationship between leaf N, ¹⁵N natural abundance of forbs and soil N mineralisation. *Soil Biol. Biochem.* **2004**, *36*, 1885–1891. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
72. Silva, A.C.; Santos, A.D.; Paiva, A.D. Translocação de nutrientes em folhas de *Hevea brasiliensis* (clone) e em acículas de *Pinus oocarpa*. *Rev. Univ. Alfenas* **1998**, *4*, 11–18. [[Google Scholar](#)]
73. Zhang, J.; Yu, W.; Wang, Y.; Huang, Z.; Liu, G. Effects of climate, soil, and leaf traits on nutrient resorption efficiency and proficiency of different plant functional types across arid and semiarid regions of northwest China. *BMC Plant Biol.* **2024**, *24*, 1093. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
74. Larcher, W. Utilização de carbono e produção de matéria seca. In *Ecologia Vegetal*; Larcher, W., Ed.; EPUE: São Paulo, Brazil, 1986; 319p. [[Google Scholar](#)]
75. Estiarte, M.; Campioli, M.; Mayol, M.; Penuelas, J. Variability and limits of nitrogen and phosphorus resorption during foliar senescence. *Plant Commun.* **2023**, *4*, 100503. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
76. Vergutz, L.; Manzoni, S.; Porporato, A.; Novais, R.F.; Jackson, R.B. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of

- terrestrial plants. *Ecol. Monogr.* **2012**, *82*, 205–220. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
77. Das, C.; Mondal, N.K. A case study of nutrient retranslocation in four deciduous tree species of West Bengal tropical forest, India. *Trop. Ecol.* **2024**, *65*, 580–591. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
78. González, I.; Sixto, H.; Rodríguez-Soalleiro, R.; Cañellas, I.; Fuertes, A.; Oliveira, N. How can leaf-senescent from different species growing in short rotation coppice contribute to the soil nutrient pool? *For. Ecol. Manag.* **2022**, *520*, 120405. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
79. Santiago, L.S. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: Evidence from a tropical forest. *Ecology* **2007**, *88*, 1126–1131. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
80. Zirbel, C.R.; Bassett, T.; Grman, E.; Brudvig, L.A. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration. *J. Appl. Ecol.* **2017**, *54*, 1070–1079. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)]
81. Vitt, P.; Finch, J.; Barak, R.S.; Braum, A.; Frischie, S.; Redlinski, I. Seed sourcing strategies for ecological restoration under climate change: A review of the current literature. *Front. Conserv. Sci.* **2022**, *3*, 938110. [[Google Scholar](#)] [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

Appendix A

Table A1. Spearman correlation test between soil and leaf chemistry in *Pseudobombax* populations in each inselberg studied (TI = “Três Irmãs”, PA = “Pedra da Aliança”, and SA = “Santa Angélica”) and among all (All) Atlantic Forest inselbergs studied in southeast Brazil.

Variable	Green leaves				Senescent leaves			
	TI	PA	SA	All	TI	PA	SA	All
C	0.52	0.60	0.13	0.06	-0.15	0.10	0.17	0.02



N	0.20	-0.42	0.57	0.16	-0.12	0.08	-0.02	0.20
P	0.68*	-0.40	0.82*	0.33	0.00	0.13	-0.20	0.07
K	0.05	0.05	0.32	0.52*	-0.02	-0.42	-0.43	0.22
Ca	-0.30	-0.22	-0.22	-0.20	-0.13	-0.67	0.50	0.03
Mg	-0.27	-0.17	-0.27	0.26	-0.50	-0.38	-0.27	0.12
Mn	-0.05	-0.02	-0.48	-0.08	0.05	-0.23	0.50	0.13
$\delta^{13}\text{C}$	-0.45	0.27	-0.10	0.10	0.20	0.02	-0.32	0.26
$\delta^{15}\text{N}$	0.25	-0.30	-0.40	-0.05	0.00	-0.15	0.02	-0.01

**CAPÍTULO 4 – CONTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DOMINANTES PARA A
PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA EM VEGETAÇÃO LENHOSA DE
INSELBERGS**

INTRODUÇÃO

Os inselbergs são afloramentos rochosos de granito ou gnaiss que se destacam abruptamente da matriz florestal, funcionando como “ilhas terrestres” que permitem a especialização da flora devido às seguintes características: solos extremamente rasos ou ausentes em muitos pontos, alta radiação, estresse hídrico e microclimas extremos (Porembski, 1998, 2012; Ottaviani et al., 2016; Couto et al., 2020; Pinto-Júnior, 2021; Vanschoenwinkel et al., 2025). Essas condições ambientais, edáficas e microclimáticas severas funcionam como filtros ambientais que favorecem o aparecimento de adaptações muito específicas — por exemplo, plantas com raízes rasas ou fixações em fendas, órgãos de reserva, tolerância à dessecação, folhas espessas ou estratégias de persistência (como rebrotamento múltiplo), permitindo que nesses ambientes sejam encontradas plantas com alto grau de endemismo (Porembski, 1998; De Paula et al., 2016, 2021; Pinto-Júnior et al., 2024; Souza et al., 2025). Os inselbergs, portanto, representam ecossistemas rochosos singulares, sendo verdadeiros refúgios ecológicos funcionando como ilhas de biodiversidade dentro da matriz florestal, especialmente na Floresta Atlântica (Porembski & Barthlott, 2012; De Paula et al., 2021). Assim, para uma conservação efetiva da Mata Atlântica, é essencial compreender o funcionamento ecológico dessas formações singulares, que contribuem para a resiliência e a diversidade funcional do bioma como um todo.

A ciclagem de nutrientes é um processo ecossistêmico essencial que regula a disponibilidade de elementos químicos fundamentais à vida vegetal, assegurando o funcionamento, a produtividade e a resiliência dos ecossistemas (Zaman et al., 2025). Nesse processo, os macronutrientes - como nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) — e os micronutrientes, como ferro (Fe), manganês (Mn), zinco (Zn), cobre (Cu) e boro (B), circulam entre a biomassa viva, a serapilheira e o solo (Sayer et al., 2020; Zaman et al., 2025). Esse processo é regulado por fatores abióticos, como temperatura, umidade (Villela et al. 2012; Gripp et al. 2020), textura e pH do solo, e pela qualidade química do material vegetal (teor de lignina, relação C:N, presença de compostos fenólicos), além de fatores bióticos, como a estrutura e diversidade da vegetação (Villela & Pector 1999, 2002; Villela et al. 2020), a composição e a atividade da

comunidade decompositora - fungos, bactérias e fauna edáfica -, que transformam a matéria orgânica em formas assimiláveis (Swift & Anderson, 1989; Bachega, 2012; Freschet et al., 2013; Ge et al., 2013; Cleveland et al., 2014; Urbano et al., 2018; Briones et al., 2022). O correto entendimento sobre essas interações é crucial para avaliarmos a eficiência da ciclagem de nutrientes e sua influência sobre a estabilidade ecológica de florestas tropicais.

A serapilheira constitui um dos principais componentes funcionais dos ecossistemas terrestres, desempenhando papel essencial na manutenção da fertilidade do solo e na ciclagem de nutrientes (Vitousek, 1984; Aerts, 1997), sendo composta por folhas, galhos, flores, sementes, frutos e outros detritos vegetais (Proctor, 1983; Villela et al. 2006; Caldeira et al., 2008; Inkotte et al., 2019); é um compartimento-chave na ciclagem, pois sua decomposição controla a taxa de liberação desses elementos ao solo e, conseqüentemente, o ritmo de retorno dos nutrientes para as plantas permitindo a continuação dos ciclos biogeoquímicos (Ewell, 1976; Caldeira et al., 2010). Dentre as frações, a parte foliar é a mais representativa em termos de quantidade e conteúdo de nutrientes (Proctor, 1987, Villela & Proctor, 1999; Gripp et al., 2020).

Em ecossistemas florestais tropicais, a produção de serapilheira varia significativamente em função das condições ambientais, fitofisionomias, dominância das espécies (Villela & Proctor 1999; Villela et al 2020) e características do solo (Morffi-Mestre et al., 2020). Em Florestas Estacionais Semidecíduais (FES), por exemplo, valores médios anuais situam-se entre 4,4 e 8,6 $\text{ton} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$, com picos de deposição frequentemente associados à estação seca, quando a abscisão foliar é intensificada (Villela et al., 2006; Gomes et al., 2022; Neves et al., 2022). Já na Floresta Ombrófila Densa (FOD), a produção geralmente varia de 8,2 - 8,4 $\text{ton} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$, com maior contribuição na estação chuvosa (Silva, 2009; Sloboda et al., 2019; Lima et al., 2019). Em ambientes rochosos, como os inselbergs, estudos são escassos, mas Freitas et al. (2022) registraram uma produção anual de 5,4 $\text{ton} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$ em moitas de vegetação lenhosa sobre afloramentos na Mata Atlântica – dentro do limite observado em FES e consideravelmente inferior ao observado em FOD, refletindo as condições limitantes de solo e água. Para a Floresta Amazônica, as estimativas são ainda mais elevadas, com médias entre 8,0 e 14,0 $\text{ton} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{ano}^{-1}$ (Villela & Proctor, 1999; Vasconcelos & Luizão, 2004; Rosa et al., 2020),

reforçando a relação entre produtividade primária, precipitação e fertilidade edáfica.

Apesar da reconhecida importância ecológica dos inselbergs como refúgios de biodiversidade e modelos naturais para o estudo de adaptações a condições ambientais extremas (Porembski & Barthlott, 2000; De Paula et al., 2021; Barbosa-Silva et al., 2022), os estudos relacionados a produção e serapilheira são escassos nessas formações dentro da Floresta Atlântica. Apenas recentemente, dois estudos sobre ciclagem de nutrientes em inselbergs foram publicados. O primeiro de Freitas et al. (2022) que observaram uma produção anual total de $5,4 \text{ ton.ha}^{-1}$, sendo o mês de março que apresentou a maior deposição de serapilheira, possivelmente influenciada pelas condições climáticas na transição da estação chuvosa para a seca, segundo os autores; o segundo sobre a química foliar em três populações de *P. petropolitanum* em diferentes inselbergs revelaram divergências em teores de K, Mg e nas razões estequiométricas (C/P e N/P), sugerindo que mesmo dentro da mesma espécie há variação funcional em resposta às condições locais (Jerônimo Júnior et al., 2025).

Essa lacuna de conhecimento limita a compreensão sobre o funcionamento e a resiliência desses ecossistemas isolados, dificultando estratégias de conservação e manejo adequadas. Nos inselbergs, a vegetação lenhosa desempenha papel central na captura, acúmulo e redistribuição de nutrientes, uma vez que forma “ilhas de vegetação” ou moitas sobre o substrato rochoso, acumulando serapilheira e criando micro-habitats essenciais para o estabelecimento de outras espécies e para o desenvolvimento do solo (Porembski, 2007; Sarthou et al., 2017; Monge et al., 2021; Freitas et al., 2022).

Dentre as espécies mais representativas de inselbergs no Estado do Espírito Santo estão *Pseudobombax petropolitanum* (A. Robyns) e *Tabebuia reticulata* (AH Gentry) (Covre, 2021; Couto et al., 2022, 2025) por serem dominantes e endêmicas dessas formações rochosas, sendo portanto foco do presente estudo. A espécie *Pseudobombax petropolitanum* possui uma madeira de baixa densidade, o que indica que é uma espécie de crescimento rápido, com altas demandas nutricionais e suas raízes criam barreiras físicas que detêm detritos orgânicos (Couto et al., 2025). Já espécies de Bignoniaceae, como a *Tabebuia reticulata*, apresentam um padrão fenológico muito acentuado de

abscisão foliar e floral (onde as folhas senescem e caem completamente de 1 a 2 semanas antes da floração e consequente queda das flores) (Barros, 2001; Alencar et al., 2024). Ambas são espécies caducifólias.

Diante desse contexto, o presente capítulo tem enfoque quantitativo e qualitativo, buscando avaliar a produção total e sazonal de serapilheira em três inselbergs da Floresta Atlântica do Espírito Santo, com ênfase na contribuição foliar das espécies *Pseudobombax petropolitanum* e *Tabebuia reticulata*, buscando compreender como distintas espécies da vegetação lenhosa influenciam na produtividade desses ecossistemas rochosos. Trabalhamos com a hipótese principal de que a contribuição das espécies para a fração foliar da serapilheira difere entre os inselbergs, refletindo sua dominância estrutural, com *Pseudobombax petropolitanum* apresentando maior aporte foliar. A análise desses padrões permitirá compreender como a fenologia modula o fluxo de necromassa no sistema.

Objetivo geral

Avaliar a produção e a variação temporal da serapilheira, em vegetação lenhosa de três inselbergs da Mata Atlântica do Espírito Santo, considerando a contribuição diferencial das espécies *Pseudobombax petropolitanum* e *Tabebuia reticulata*.

Objetivos específicos

- Quantificar a produção total de serapilheira nos três inselbergs ao longo de 12 meses;
- Determinar a contribuição das principais frações da serapilheira (folhas, galhos, material reprodutivo e resto) e a contribuição relativa das folhas de *Pseudobombax petropolitanum* e *Tabebuia reticulata* na produção total de serapilheira;
- Avaliar a variação temporal mensal da fração foliar.

Hipóteses

1. As espécies de maior valor de importância *Pseudobombax petropolitanum* A. Robyns (Malvaceae) e *Tabebuia reticulata* A.H.Gentry, apresentam alta contribuição na serapilheira.

2. A fração foliar representa a maior proporção da serapilheira total, refletindo a estrutura das espécies dominantes *Pseudobombax petropolitanum* e *Tabebuia reticulata* nos inselbergs
3. A produção total de serapilheira apresenta variação sazonal, com maior deposição durante a estação seca, coincidente com o período de abscisão foliar das espécies caducifólias.

Material de Métodos

Área de estudo

A área de estudo está descrita na seção 'Material e Métodos' geral que discorre sobre toda área de estudo da tese (página 15).

Desenho experimental e Amostragem

Foram instalados cinco transectos de 50mx2m (0,2ha) em cada um dos três inselbergs (Figura 1). A localização de cada transecto foi realizada por meio das áreas que apresentavam a maior cobertura por vegetação lenhosa (menos área de rocha exposta), tendo como base informações de estudos anteriores (Couto et al., 2019, 2022, 2025; Covre, 2021), realizados nos três inselbergs. Estes transectos foram estabelecidos para estudos fitofisiológicos anteriores (Couto et al., 2019, 2022, 2025; Covre, 2021) em cada uma das áreas dos inselbergs, com exceção de Covre (2021) que utilizou parcelas de 20x20m no inselberg Pedra Três Irmãs. Nesse inselberg específico, os transectos de 50x2m foram lançados a partir das parcelas já determinada por Covre (2021). Os cinco transectos selecionados estão distribuídos entre 20 a 30 metros de distância uns dos outros, de forma a se amostrar uma área de maior distribuição em cada inselberg.

Três coletores de serapilheira de 70 x 70 cm (0.49 m²) (Villela et al., 2002), foram dispostos nos pontos 0, 25 e 50m em cada um dos transectos. Estes foram feitos de estrutura de cano PVC com rede de nylon de 1 mm, formando um saco cônico de aproximadamente 50 cm de profundidade (para facilitar a saída de água e o acúmulo de serapilheira), alocados a 50 centímetros acima do solo (Medinilla, 2017), durante a estação chuvosa (Janeiro-Fevereiro/2023).



Figura 1 - Coletor de 70x70 cm, revestido com tela de mosquiteiro e alocado a 50 cm do solo, com o auxílio de cordas em meio a vegetação lenhosa de inselbergs. Foto: o autor, Inselberg Santa Angélica.

As amostras da serapilheira foram coletadas mensalmente (26 a 45 dias) acondicionadas em sacos de papel com a correta identificação. No laboratório estas foram colocadas em estufa de circulação de ar a 60°C por 48 horas. Depois, foram triadas nas frações: 1-folhas, que posteriormente foram retriadas em Folhas mistas (FM), Folhas de *Pseudobombax* (FP) e Folhas de *Tabebeuia* (FT); 2-galhos (G) (diâmetro<2cm); 3-material reprodutivo (MR) (flores/frutos/sementes); e, 4-resto (R) (Figura 2) (Proctor, 1983; Villela et al., 2006). Por fim, todas essas frações foram pesadas em balança analítica (0,001g) para obtenção da massa seca e armazenadas.

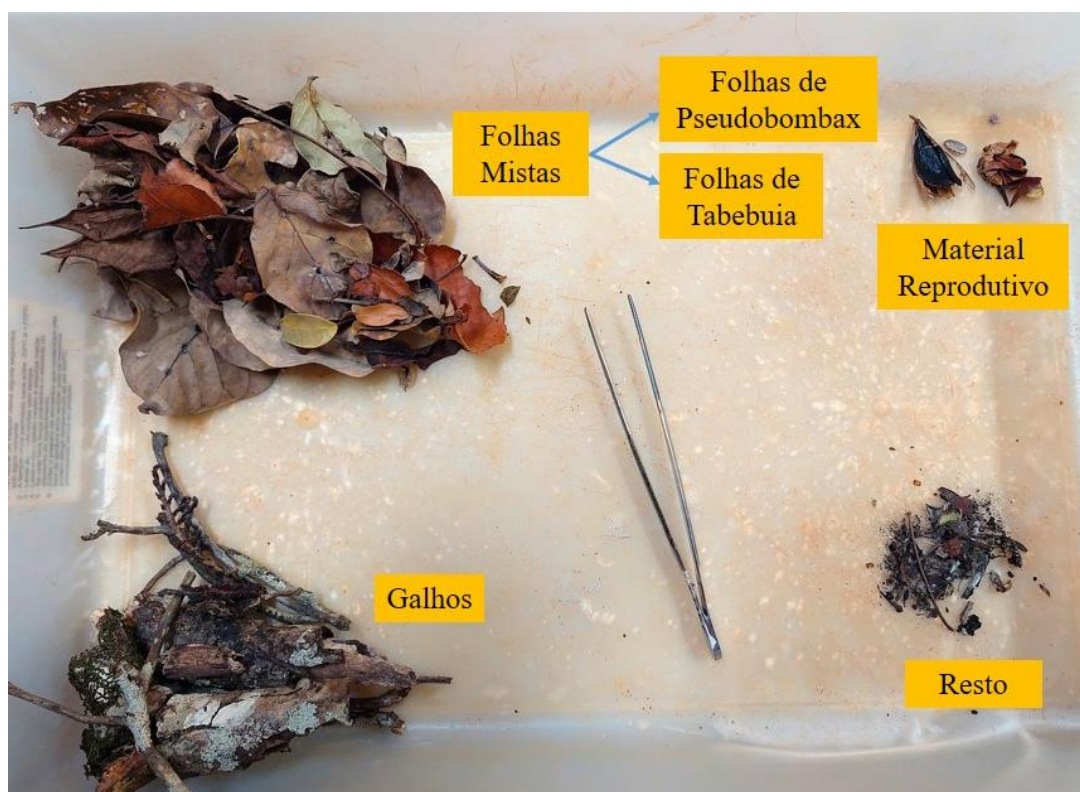


Figura 2 - Triagem da serapilheira nas frações: Folhas - Folhas mistas (FM), Folhas de *Pseudobombax* (FP) e Folhas de *Tabebuia* (FT); Galhos; Material Reprodutivo; e Resto, para os três inselbergs estudados.

Para as análises de dados e químicas (ver capítulo 4), as amostras foram compostas, por cada três meses, relacionando-as aos períodos do ano: chuvosa - CP1 (jan/24, fev/23 e mar/23), início da seca - CP2 (abr/23, maio/23 e jun/23), seca - CP3 (jul/23, ago/23 e set/23) e início da chuvosa - CP4 (out/23, nov/23 e dez/23).

Análises Estatísticas

Para as análises estatísticas, os dados foram individualizados por composições dos meses (tempo): chuvosa - CP1 (dez, jan e fev), início da seca - CP2 (mar, abr e maio), seca - CP3 (jun, jul e ago) e início da chuvosa - CP4 (set, out e nov). Os efeitos entre as composições e as frações foram investigadas em cinco pseudoréplicas (transectos) para a produção de serapilheira. Antes das análises os dados foram analisados e foram removidos os outliers e em seguida aplicado o Teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade para analisarmos a variação mensal em cada inselberg. Posteriormente, para as comparações entre os tempos e inselbergs, aplicamos o teste de Tukey a 5% de probabilidade para verificar as diferenças entre estes. As letras maiúsculas (A) comparam as

composições entre os inselbergs, as letras minúsculas (a) compara as composições dentro de cada inselberg

RESULTADOS

A produção anual total entre os inselbergs foi: TI=4,81 ton.ha⁻¹.ano⁻¹; PA=4,79 ton.ha⁻¹.ano⁻¹; SA=4,08 ton.ha⁻¹.ano⁻¹ (Tabela 1).

Tabela 1 - Produção de serapilheira por fração e total anual, em ton.ha⁻¹.ano⁻¹, para três inselbergs da Floresta Atlântica do Espírito Santo, onde: PA= Pedra da Aliança, TI= Três Irmãos e SA= Santa Angélica.

Inselberg	Folhas	Galhos	Material Reprodutivo	Resto	Total
TI	2,88 ±0,38	1,49 ±0,07	0,15 ±0,09	0,29 ±0,007	4,81 ±0,35
PA	2,91 ±0,22	0,96 ±0,12	0,75 ±0,01	0,17 ±0,014	4,79 ±0,21
SA	2,58 ±0,20	0,84 ±0,06	0,23 ±0,02	0,43 ±0,013	4,08 ±0,18

Fonte: o autor.

O maior valor mensal de produção de serapilheira (kg.ha⁻¹) (anexo 1) foi observado no início da estação seca (maio), apresentando os seguintes valores: PA=1.458 seguido por TI=821 e SA=666 (Figura 3). Já os menores valores mensais totais foram observados nos meses de setembro, outubro e novembro (Figura 3).

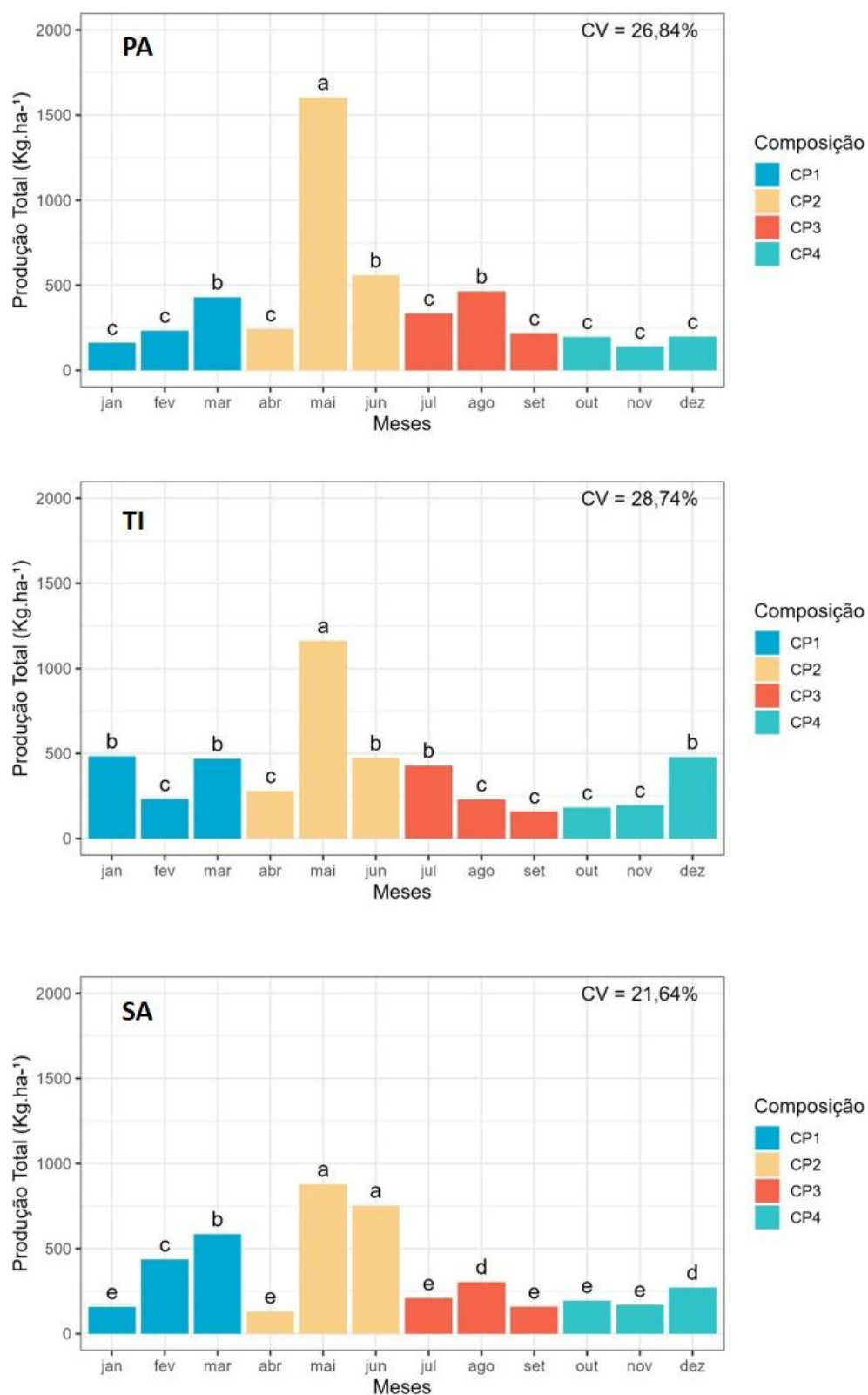


Figura 3 - Produção total de serapilheira pelos meses que formaram as composições dos períodos do ano, sendo: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), para três inselbergs da Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica. Letras diferentes significam diferenças significativas entre os meses.

A produção total anual por composição dos meses apresentou picos de produção durante o início da estação seca, com valores totais que atingiram 2190 kg.ha⁻¹ no inselberg PA, seguido por 1674kg.ha⁻¹ em TI e por 1487kg.ha⁻¹ em SA (Figura 4).

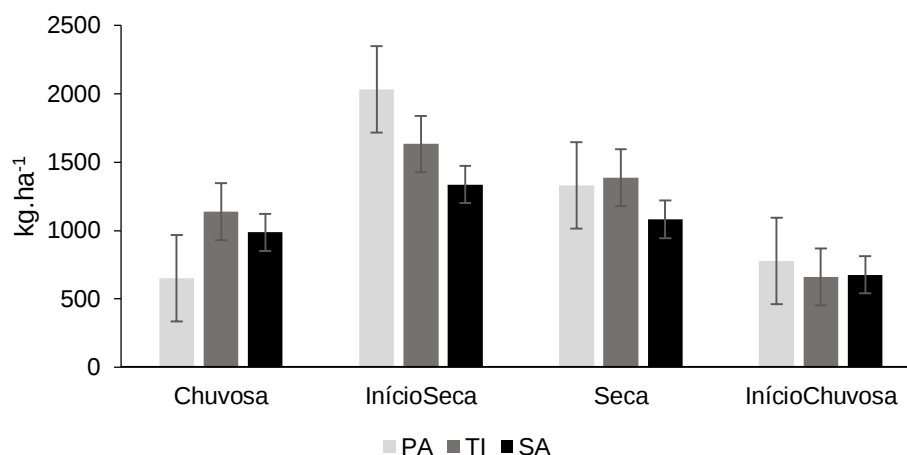


Figura 4 - Produção total de serapilheira por composição, sendo Chuvosa (CP1=Jan, Fev e Mar), InícioSeca (CP2=Abril, Maio e Jun), Seca (CP3=Jul, Ago e Set) e InícioChuvosa (CP4=Out, Nov e Dez) para três inselbergs da Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica.

A contribuição das frações foliares, que correspondem a soma das Folhas Mistas (FM), Folhas de *Pseudobombax* (FP) e Folhas de *Tabebuia* (FT), foram as que apresentaram os maiores valores significativos anuais (59%-63%) seguidas pela fração galhos (G) (19%-31%), fração material reprodutivo (MR) (3%-16%) e fração resto (R) (3%-10%) para os três inselbergs estudados (Figura 5). A proporção da contribuição de cada fração não foi similar entre as composições para cada inselberg (Figura 6).

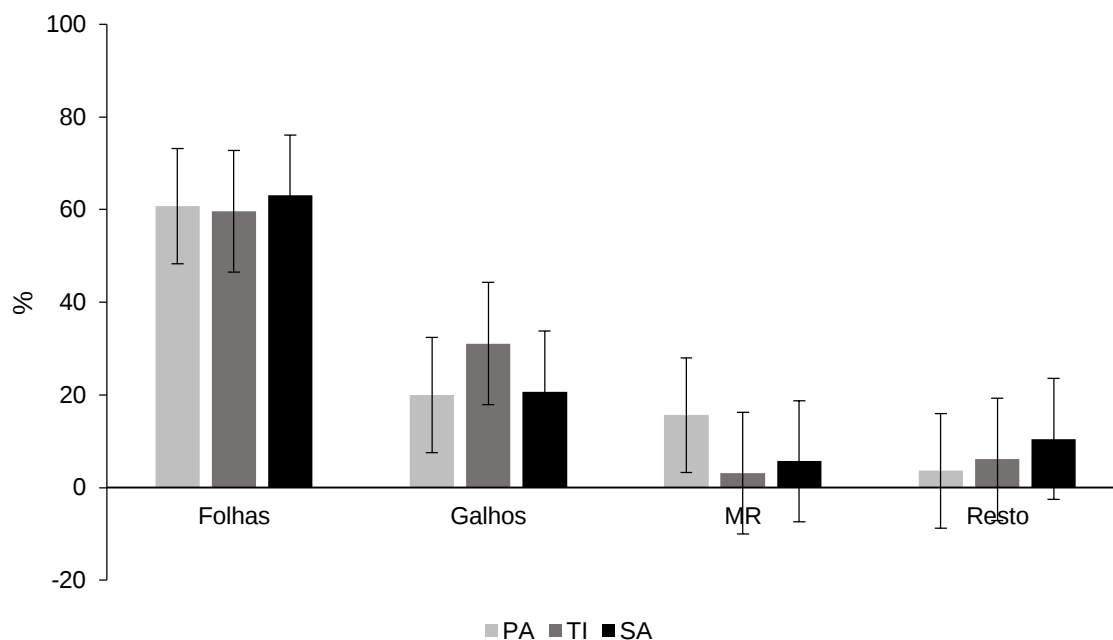


Figura 5 - Porcentagem de cada fração: Folhas (totais), Galhos, Material Reprodutivo (MR) e Resto na produção total para os três inslebergues estudados, onde PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA= Santa Angélica.

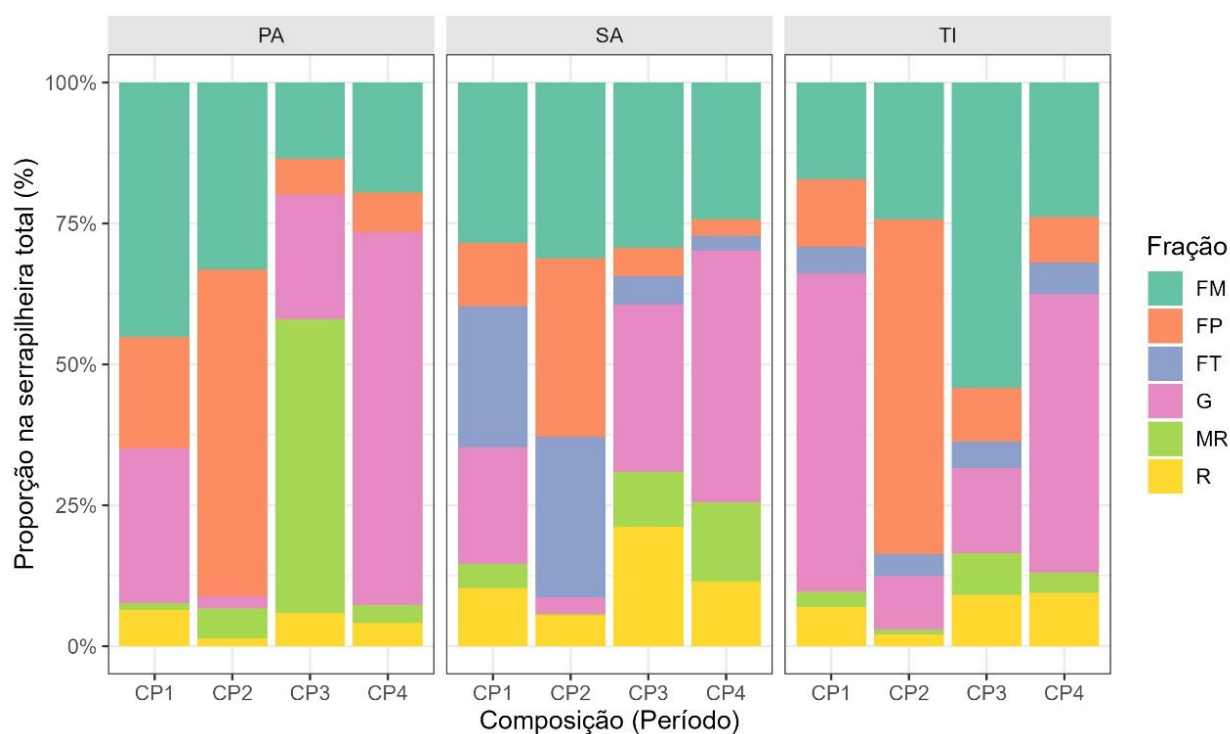


Figura 6 - Contribuição percentual das diferentes frações (FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia, G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto) onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), para três inselbergs da Floresta Atlântica no estado do Espírito Santo, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica.

As frações foliares, Folhas mistas–FM, Folhas de *Pseudobombax* – FP, e Folhas de *Tabebuia* – FT representaram, respectivamente, em PA (47%,53%,0%), TI (48%,45%,7%) e SA (46%,25%,29%) (Figura 7). Na fração foliar, as folhas de *P. petropolitanum* (FP) foram mais representativas nos inselbergs PA e TI, enquanto as folhas de *T. reticulata* (FT) foram mais representativas no inselberg SA (Figuras 6 acima e 7 abaixo).

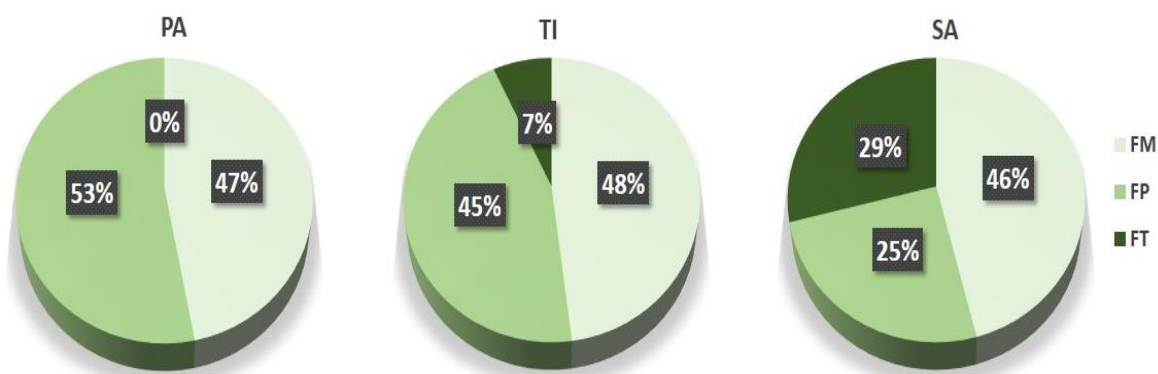


Figura 7 - Porcentagem de cada fração foliar (FM= folhas mistas, FP= folhas de *Pseudobombax*, FT= folhas de *Tabebuia*) dentro da produção total de folhas, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica.

Dentro da fração foliar, observamos que a fração de folhas mistas (FM) apresentou um contínuo de produção com uma ligeira alta no início da seca (Figura 8). Já a fração folhas de *Pseudobombax* (FP) apresentou grande aporte no início da seca para as três áreas estudadas. A fração folhas de *Tabebuia* (FT) não foi coletada no inselberg PA.

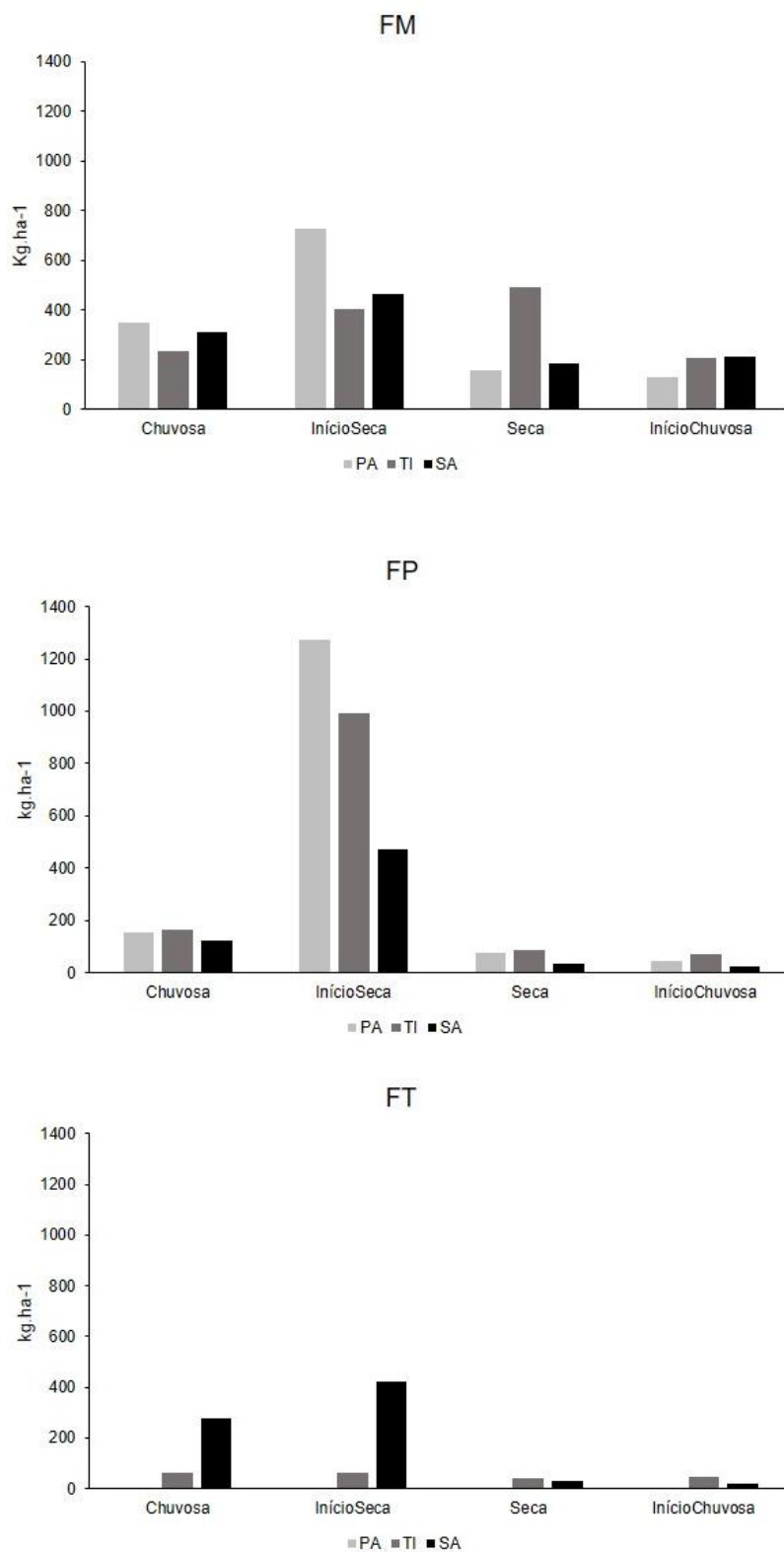


Figura 8 - Produção anual de cada fração foliar (Folhas Mistas – FM, Folhas de Pseudobombax – FP, e Folhas de Tabebuia –FT) para os três inslebergues estudados no ES, onde PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA= Santa Angélica, em kg.ha⁻¹.

Vale destacar a alta proporção da fração foliar observada em CP2, que coincide com o início da estação seca (Figura 9) e confirmaram ser a fração mais representativa para todas as composições (Figura 9)

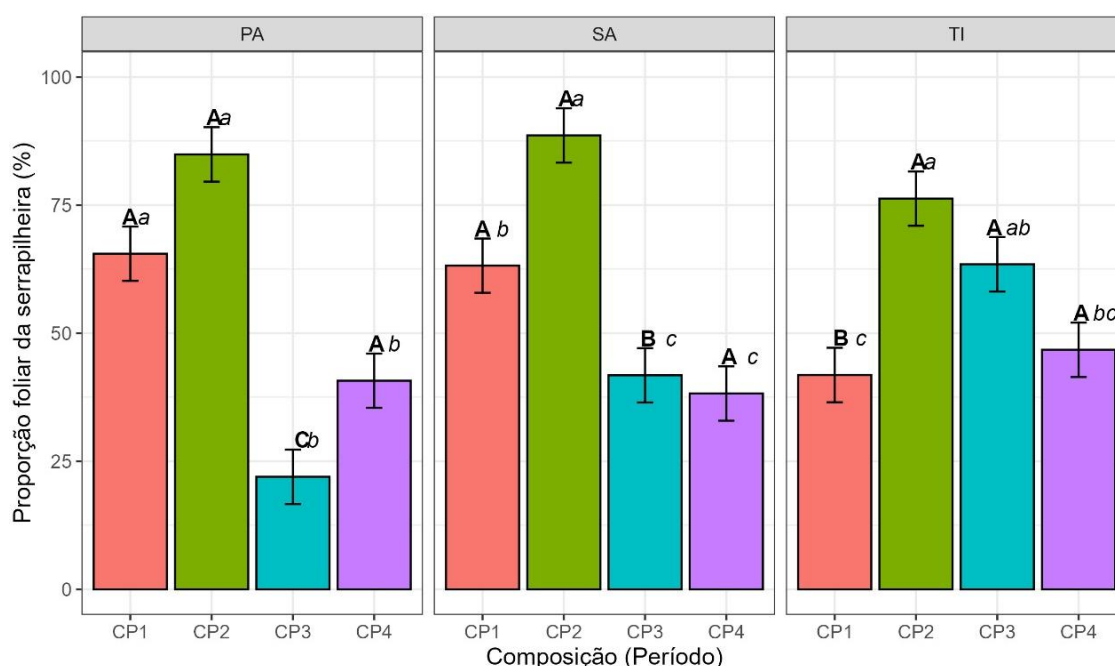


Figura 9 - Proporção de cada fração foliar (Folhas Mistas – FM, Folhas de Pseudobombax – FP, e Folhas de Tabebuia –FT) em relação ao total da serrapilheira foliar para os três inselbergues estudados, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãos e SA= Santa Angélica, CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 - InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 - InícioChuvosa (Out, Nov e Dez). Letras maiúsculas indicam diferença entre as composições dos inselbergs e as letras minúsculas diferenças entre as composições dentro de cada inselberg.

A produção da fração Galhos (G) apresentou uma variação sazonal marcante em todos os inselbergs estudados, durante a série temporal observada. Os picos de produção foram os meses de Março/2023 (412,2 kg.ha⁻¹) e Janeiro/2024 (303,5 kg.ha⁻¹) para o inselberg TI, os meses de Fevereiro (189,5 kg.ha⁻¹), Outubro (163,2 kg.ha⁻¹) e Dezembro (181,4 kg.ha⁻¹) para o inselberg SA e o mês de Novembro (253,2 kg.ha⁻¹) para o inselberg PA (Figura 10).

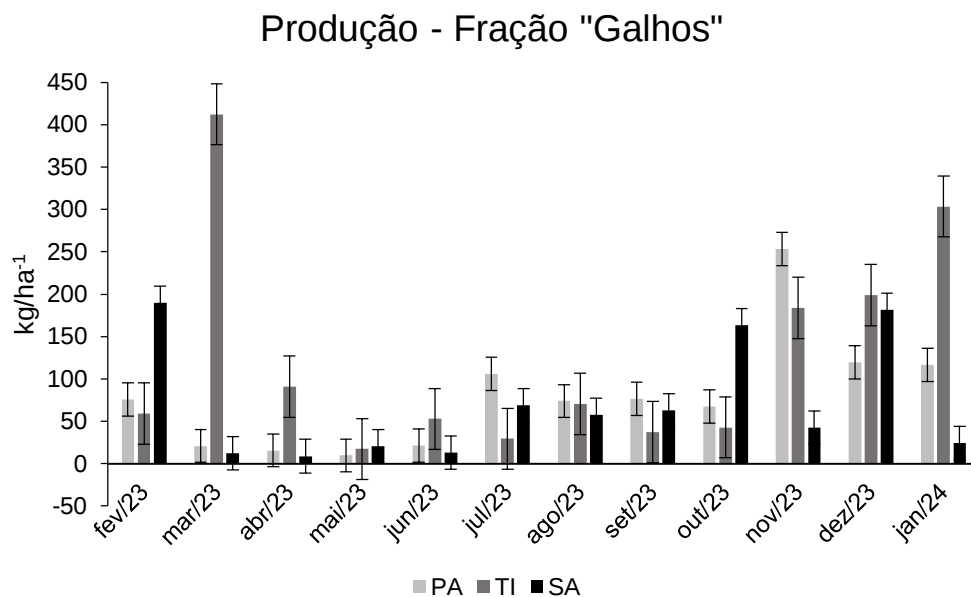


Figura 10 - Produção mensal fração galhos mensal da serapilheira para os três inselbergs neotropicais estudados no ES, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica, no período de fevereiro de 2023 a janeiro de 2024.

A produção da fração Material Reprodutivo (MR) apresentou uma variação temporal marcante. Os valores mais elevados foram registrados nos meses de Julho, Agosto e Setembro (principalmente em PA), que correspondem a estação seca, para os três inselbergs monitorados (PA, TI e SA) (Figura 11).

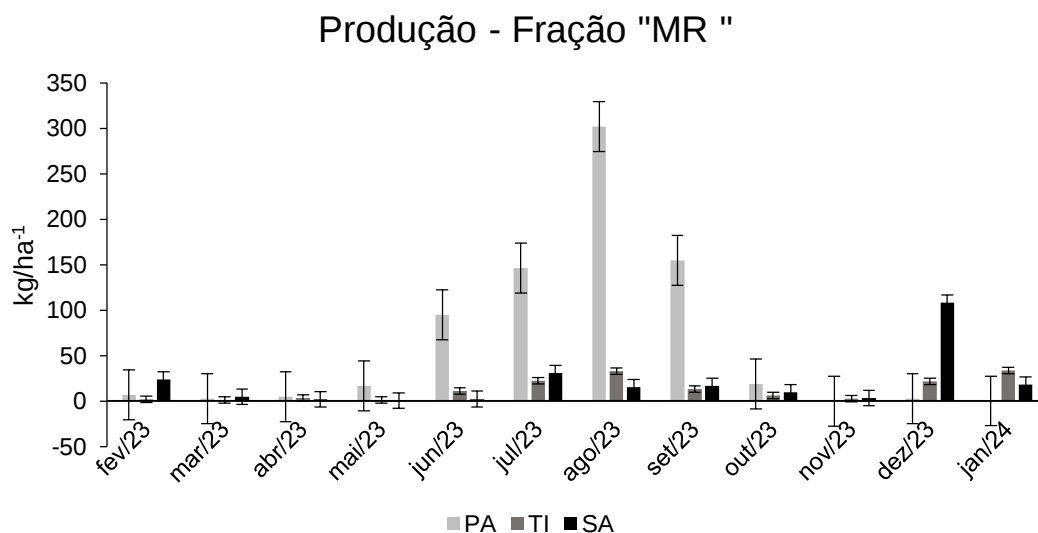


Figura 11 - Produção mensal fração material reprodutivo mensal da serapilheira para os três inselbergs neotropicais estudados no ES, onde: PA=Pedra da Aliança, TI=Três Irmãs e SA=Santa Angélica, no período de fevereiro de 2023 a janeiro de 2024.

DISCUSSÃO

A dinâmica da produção de serapilheira e os padrões fenológicos das florestas tropicais sazonais (ex. vegetação lenhosa de inselbergs, FES, etc) refletem estratégias adaptativas sofisticadas das plantas frente à sazonalidade climática, especialmente à disponibilidade hídrica. Em ecossistemas como a Floresta Estacional Semidecidual (FES) e ambientes de inselbergs, o pico de produção de serapilheira no início da estação seca é um fenômeno recorrente, resultado da caducifolia como resposta ao estresse hídrico, reduzindo a perda de água por transpiração e protegendo os tecidos vegetais, sendo a fração foliar a parte mais representativa da serapilheira (Villela & Proctor, 1999; Gomes et al., 2022; Neves et al., 2022; Freitas et al., 2022). Durante a estação chuvosa, a vegetação investe em crescimento, com menor produção de serapilheira (Morffimestre et al., 2020).

A produção anual total de serapilheira para os três inselbergs estudados (TI=4.819 kg/ha⁻¹; PA=4.789 kg/ha⁻¹; SA=4.083 kg/ha⁻¹) foi semelhante quando comparados com estudos de Freitas *et al.* (2022), que observaram uma produção de 5410 kg.ha⁻¹ em um inselberg neotropical conhecido como Pedra dos Pontões no município de Mimoso do Sul, ES. A maior produção desse inselberg provavelmente ocorreu pelo mesmo estar localizado em uma altitude superior aos inselbergs deste estudo, o que representa maiores índices pluviométricos e menores escassez hídrica (produção contínua ao longo do ano). Em Florestas Estacionais Semidecíduais (FES), por exemplo, valores médios anuais situam-se entre 4,4 e 8,6 ton.ha⁻¹.ano⁻¹, com picos de deposição frequentemente associados à estação seca, quando a abscisão foliar é intensificada (Villela et al. 2006; Gomes et al., 2022; Neves et al., 2022). Os inselbergs estudados estão localizados dentro dessa fitofisionomia e a produção foi quase similar ao mínimo observado nesses estudos, que também foram desenvolvidos em FES próximas dos inselbergs aqui estudados. Entretanto, a vegetação lenhosa de inselbergs se desenvolve sobre os paredões rochosos, fendas e depressões, sendo caracterizada por ilhas de vegetação crescendo sob o paredão rochoso (Porembski, 2007; De Paula et al., 2015; Ottaviani et al., 2016; Couto et al., 2023; Vanschoenwinkel et al., 2025). O fato desse tipo de vegetação não formar um dossel contínuo, pode ser a explicação para a menor

produção de serapilheira quando comparado com a produção das FES's do entorno desses inselbergs.

A Floresta Ombrófila Densa (FOD), típica de regiões tropicais úmidas, apresenta produção anual de serapilheira relativamente alta e estável, com valores médios entre 8 e 9 ton.ha⁻¹.ano⁻¹, podendo variar de 5 a 12 ton.ha⁻¹.ano⁻¹ em florestas maduras, sendo a produção composta principalmente por folhas (cerca de 70% do total), seguida por galhos e material reprodutivo (Chave et al., 2010; Lima et al., 2019; Sloboda et al., 2019). Apesar da produção anual ser muito superior em FOD quando comparada com a vegetação lenhosa de inselbergs, podemos notar que ambas apresentam características comum como a maior parte da serapilheira sendo composta por folhas, seguida por galhos e material reprodutivo. Em suma, a produção anual de serapilheira em FOD é alta e relativamente constante, pouco afetada por variações anuais de chuva (Scheer et al., 2009), refletindo a estabilidade climática desses ecossistemas sendo o oposto observado nos inselbergs.

Em florestas estacionais do Brasil, por exemplo, a fração foliar da serapilheira pode representar mais de 60% do total, com picos claros no início da estação seca ou maior produção em anos mais úmidos ou em períodos imediatamente após chuvas intensas (Villela et al. 2006; Araújo et al., 2019; Souza et al., 2019; Dick & Schumacher, 2020; Morffi-Mestre et al., 2020; Marod et al., 2023). No presente trabalho, fração foliar (FM, FP, FT) foi o componente majoritário da serapilheira, o que era esperado devido à sua natureza de renovação constante, corroborando com Proctor (1987), Villela & Proctor (1999) e Gripp *et al.* (2020) os quais afirmam que a parte foliar é a mais representativa em termos de quantidade e conteúdo de nutrientes em florestas tropicais, incluindo na restinga.

A dominância do *Pseudobombax petropolitanum* (Covre, 2021; Couto et al., 2025), em TI e PA e uma menor produção em SA é um reflexo de que, nos dois primeiros, esta espécie, que apresenta folhas com grandes folíolos e com rápido crescimento, é a dominante; já no inselberg SA que apresenta dominância de *Tabebuia reticulata*, espécie de crescimento mais lento e menor taxa de renovação de folhas (Barros, 2001; Alencar et al., 2024; Couto et al., 2025). O inselberg PA apresentou a maior produção fração foliar FP enquanto SA apresentou maior produção da fração FT. Tal fato está refletindo a maior

frequência observada para essas espécies em estudos florísticos e fitossociológicos (Tabelas 2 e 3) (Covre, 2021; Couto et al., 2022; 2025). A contribuição de folhas de espécies dominantes ou de maior dominância (Morffi-Mestre et al., 2023) na serapilheira em diferentes tipos de vegetação, tem sido reportado e discutido em ecossistemas florestais, como nas florestas dominantes de *Peltogine gracilipes* na Amazônia (Villela et al. 1999), na contribuição de folhas de *Metrodorea nigra* em florestas estacionais de tabuleiros no Norte fluminense (Villela et al. 2006) e até mesmo na contribuição de *Clusia hilariana* em moitas de restinga (Villela et. al. 2020). Muitas destas espécies foram consideradas pelos autores como espécies chaves, devido a sua alta contribuição na produtividade e na ciclagem de nutrientes desta vegetações.

A fração FP (*Pseudobombax*) apresentou um pico sazonal muito acentuado no (“InícioSeca” ou CP2), possivelmente indicando que esta espécie possui uma estratégia de deciduidade sincronizada e intensa. Já a fração FT (*Tabebuia*) mostrou uma produção mais distribuída ao longo do ano, sugerindo uma estratégia fenológica diferente do *Pseudobombax*. Diversos estudos mostram que a produção de serapilheira em florestas tropicais sazonalmente secas, incluindo Florestas Estacionais Semidecíduais (FES) e ecossistemas similares, apresentam grande variação sazonal, com a maior parte da serapilheira sendo produzida durante a estação seca ou na transição entre a estação chuvosa e a seca, refletindo o efeito retardado da água do solo sobre a fenologia das plantas, onde a precipitação anual e a evapotranspiração explicam grande parte da variação inter e intra-anual da produção de serapilheira (Sanches et al., 2009; Araújo et al., 2019; Souza et al., 2019; Morffi-Mestre et al., 2020; Marod et al., 2023). Nossos resultados demonstraram uma nítida sazonalidade na produção de serapilheira, sendo observado um pico de deposição significativo durante o período de transição da estação chuvosa para a seca (aqui denominado “InícioSeca” ou CP2), com os valores mais baixos sendo registrados durante o auge da estação chuvosa (a baixa produção de serapilheira na estação chuvosa reflete o foco das plantas em crescimento e renovação foliar, otimizando o uso dos recursos disponíveis). Esse padrão pode ser confirmado quando observamos que o Início da Seca (CP2) e a estação Seca (CP3) foram responsáveis pela maior parcela da produção total anual de serapilheira nos três inselbergs estudados.

O pico de produção no início da estação seca é um fenômeno amplamente reconhecido em ecossistemas tropicais sazonais, sendo esse padrão é atribuído principalmente à queda de folhas de espécies decíduas, que ocorre como resposta à diminuição da disponibilidade de água, reduzindo a transpiração e protegendo as plantas do estresse hídrico (Souza et al., 2019; Morffi-Mestre et al., 2020). O maior valor mensal de produção de serapilheira foi observado no mês de maio (“InícioSeca”), provavelmente em função da baixa precipitação acumulada, que foi de apenas 45,46mm. A caducifolia é uma estratégia evolutiva/adaptativa da vegetação para reduzir a perda de água por evapotranspiração durante o período de maior estresse hídrico pois, ao descartar as folhas, as plantas evitam a perda de água para atmosfera, conservando água no solo e nos tecidos remanescentes (Hasselquist et al., 2010; Morffi-Mestre et al., 2020; Wright et al., 2021)

A produção de galhos na serapilheira mostra variação marcante ao longo do tempo, com picos que podem ocorrer em diferentes meses e anos, como observado nos inselbergs estudados. Essa variabilidade é consistente com padrões relatados em florestas tropicais sazonais, onde a deposição de galhos não segue um padrão sazonal fixo, mas tende a apresentar picos associados a eventos climáticos extremos (ventos fortes, tempestades) ou a distúrbios naturais (Souza et al., 2019; Marler et al., 2022; Marod et al., 2023). Este estudo também observou grande variabilidade na produção da fração Galhos (G) em todos os inselbergs estudados durante a série temporal, indicando que fatores ambientais como ventos e tempestades repentinas exercem mais influência na produção dessa fração do que as características morfofuncionais da vegetação. Assim sendo, produção de galhos na serapilheira é altamente variável e responde a eventos climáticos e distúrbios, diferindo do padrão mais regular da fração folhas. Logo, essa dinâmica reflete a complexidade dos fatores que controlam a deposição de serapilheira em ambientes tropicais como os inselbergs.

Estudos desenvolvidos em florestas tropicais sazonais mostraram que diversas espécies lenhosas concentram a floração e a frutificação no final da estação seca ou na transição para a estação chuvosa, pois essa estratégia permite que as sementes sejam dispersas pouco antes ou durante as primeiras chuvas, aumentando as chances de germinação e estabelecimento das

plântulas, já que a umidade do solo é mais favorável nesse período (Luna-Nieves et al., 2017; Detto et al., 2018; Escobar et al., 2018; Miranda et al., 2023). Em inselbergs, a concentração da floração e frutificação ao final da estação seca se torna ainda mais importante devido a solos rasos e incipientes, água e nutrientes limitados, altas temperaturas, grande exposição ao sol e ao vento, além de altas taxas evapotranspirativas (Couto et al., 2025). Nosso trabalho constatou a presença significativa de material reprodutivo (MR) no final do período seco podendo indicar que a vegetação lenhosa de inselbergs segue a mesma estratégia da FES, ou seja, o período reprodutivo culminando com o fim da estação seca e início da chuvosa para que suas sementes tenham maior chance de germinação com a chegada das chuvas. Sabe-se que em diferentes biomas tropicais, a liberação de sementes no final da seca é considerada uma adaptação para evitar a mortalidade por déficit hídrico e maximizar o sucesso reprodutivo (Detto et al., 2018; Escobar et al., 2018; Miranda et al., 2023). Assim sendo, o grande aporte de MR no período seco indica uma estratégia adaptativa convergente com a FES (florestas que circundam os inselbergs), favorecendo a germinação das sementes com o início das chuvas e aumentando o sucesso reprodutivo nesses ambientes fortemente sazonais, sendo esse mecanismo importantíssimo em se tratando dos inselbergs.

CONCLUSÃO

Por fim, concluímos que a principal hipótese (1) foi corroborada, já que a espécie *P. petropolitanum*, apresentou alta contribuição na fração foliar da serapilheira nos inselbergs PA e TI onde esta espécie é dominante, enquanto as folhas de *T. reticulata* no SA, indicando serem espécies chaves na produção da serapilheira destes inselbergs.

A hipótese 2 também foi corroborada, já que a fração foliar representa a maior proporção da serapilheira total onde a espécie dominante *P. petropolitanum* apresentou alta contribuição na fração foliar da serapilheira nos inselbergs PA e TI, enquanto *T. reticulata* no SA indicando serem espécies representativas na produção da serapilheira destes inselbergs.

Da mesma forma a hipótese 3 foi corroborada, já que a produção sazonal da serapilheira teve seu pico na estação seca, para os três inselbergs, refletindo principalmente a fração foliar, especialmente de *Pseudobombax*. Já a fração

galhos da serapilheira apresenta alta variabilidade temporal, com picos associados a eventos climáticos, diferindo do padrão fenológico da fração folhas. A maior produção de material reprodutivo ao final da estação seca e início da chuvosa está associado a uma maior chance de germinação com a chegada das chuvas.

Esses mecanismos são fundamentais para a ciclagem de nutrientes, manutenção da produtividade e adaptação das florestas tropicais às mudanças climáticas, ressaltando a importância do monitoramento fenológico e da compreensão dos processos ecológicos para a conservação desses ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- AERTS, Rien. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos**, p. 439-449, 1997.
- ALENCAR, Mery Ingrid Guimarães de et al. "Blooming" of litter-mixing effects: the role of flower and leaf litter interactions on decomposition in terrestrial and aquatic ecosystems. **Biogeosciences**, v. 21, n. 13, p. 3165-3182, 2024.
- ARAÚJO, V. F. P. et al. Spatial-temporal variation in litterfall in seasonally dry tropical forests in Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 80, p. 273-284, 2019.
- BARBOSA-SILVA, Rafael Gomes et al. A wide range of South American inselberg floras reveal cohesive biome patterns. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 928577, 2022.
- BARROS, MARILUZA GRANJA. Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Mansong Benth. & Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. **Brazilian Journal of Botany**, v. 24, p. 255-261, 2001.
- BACHEGA, L. R. **Efeito das espécies na decomposição da serapilheira e na transferência de N entre folhas em plantios mistos de *Eucalyptus grandis* e *Acacia mangium***. 2012. 107p. Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Ciências) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo, 2012.
- BRIONES, M. J. I. et al. Microbial "hotspots" of organic matter decomposition in temperate peatlands are driven by local spatial heterogeneity in abiotic conditions and not by vegetation structure. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 165, p. 108501, 2022.
- CALDEIRA, M. V. W. et al. Quantificação de serapilheira e de nutrientes em uma Floresta Ombrófila Densa. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 29, n. 1, p. 53-68, 2008.
- CALDEIRA, M. V. W. et al. Ciclagem de nutrientes, via deposição e acúmulo de serapilheira, em ecossistemas florestais. **Tópicos em ciências florestais. Visconde do Rio Branco: Suprema**, p. 57-82, 2010.
- CHAVE, Jérôme et al. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. **Biogeosciences**, v. 7, n. 1, p. 43-55, 2010.
- CLEVELAND, Cory C. et al. Litter quality versus soil microbial community controls over decomposition: a quantitative analysis. **Oecologia**, v. 174, n. 1, p. 283-294, 2014.
- COUTO, D. R.; KESSOUS, I. M.; COSTA, Andrea F. A new species of *Vriesea* (Bromeliaceae) from Pedra dos Pontões, Espírito Santo, Brazil: an area of endemism for Bromeliaceae at Atlantic Forest. **Phytotaxa**, v. 433, n. 2, p. 167-173, 2020.
- DE PAULA, Luiza FA et al. Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2239-2253, 2015.

DE PAULA, L. F. A. et al. Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 459-476, 2016.

DE PAULA, Luiza FA et al. Climatic control of mat vegetation communities on inselberg archipelagos in south-eastern Brazil. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 133, n. 2, p. 604-623, 2021.

DETTO, Matteo et al. Resource acquisition and reproductive strategies of tropical forest in response to the El Niño–Southern Oscillation. **Nature communications**, v. 9, n. 1, p. 913, 2018.

DICK, Grasielle; SCHUMACHER, Mauro Valdir. Litterfall in the semideciduous seasonal forest in southern Brazil. **Floresta e Ambiente**, v. 27, n. 2, p. e20180298, 2020.

ESCOBAR, Diego FE; SILVEIRA, Fernando AO; MORELLATO, Leonor Patricia C. Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. **Annals of botany**, v. 121, n. 6, p. 1197-1209, 2018.

EWEL, J. J. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. **The Journal of Ecology**, p. 293-308, 1976.

FREITAS, Carlos Antônio Araújo de et al. Contribution of *Pseudobombax aff. petropolitanum* to Nutrient Cycling in Woody Vegetation from a Neotropical Inselberg. **Floresta e Ambiente**, v. 29, n. 4, p. e20220034, 2022.

FRESCHET, Grégoire T. et al. Linking litter decomposition of above-and below-ground organs to plant–soil feedbacks worldwide. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 4, p. 943-952, 2013.

GE, X. et al. Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review. **Acta Ecologica Sinica**, v. 33, n. 2, p. 102-108, 2013.

GOMES, Diêgo et al. Seasonal litterfall and nutrients in an Atlantic Forest fragment. **Revista Ambiente & Água**, v. 17, n. 1, p. e2775, 2022.

GRIPP, A. da R. et al. Precipitation deficits and high temperature increase leaf litterfall in open restinga vegetation, in southern Brazil. **Oecologia Australis**, 2020.

HASSELQUIST, Niles J.; ALLEN, Michael F.; SANTIAGO, Louis S. Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. **Oecologia**, v. 164, n. 4, p. 881-890, 2010.

INKOTTE, J. et al. Métodos de avaliação da ciclagem de nutrientes no bioma Cerrado: uma revisão sistemática. **Ciência Florestal**, v. 29, p. 988-1003, 2019.

JERÔNIMO JÚNIOR, Roberto Antônio da Costa et al. Leaf Chemistry Patterns in Populations of a Key Lithophyte Tree Species in Brazil's Atlantic Forest Inselbergs. **Forests**, v. 16, n. 7, p. 1186, 2025.

LIMA, Rosival BA et al. Nutritional Contribution of Litter in Rainforest of Brazil. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 3, 2019.

LUNA-NIEVES, Adriana L. et al. Reproductive phenology of useful Seasonally Dry Tropical Forest trees: Guiding patterns for seed collection and plant propagation in nurseries. **Forest Ecology and Management**, v. 393, p. 52-62, 2017.

MARLER, Thomas E.; CRUZ, Gil N. Temporal variation of litterfall and nutrient return of *Serianthes nelsonii* Merr. in a tropical karst forest. **Plants**, v. 11, n. 17, p. 2310, 2022.

MAROD, Dokrak et al. Long Term Seasonal Variability on Litterfall in Tropical Dry Forests, Western Thailand. **Forests**, v. 14, n. 10, p. 2107, 2023.

MIRANDA, Lia d'Afonseca Pereira de et al. Seasonality, dispersal modes, and optimal germination times modulate the fruiting of tropical tree species. **Rodriguésia**, v. 74, p. e00652022, 2023.

MONGE, M. et al. *Cololobus ruschianus* (Vernonieae, Asteraceae), a Threatened Narrow Endemic Species from Atlantic Forest Inselbergs, Espírito Santo, Brazil. **Systematic Botany**, v. 46, n. 4, p. 1114-1120, 2021.

MORFFI-MESTRE, Hernán et al. Multiple factors influence seasonal and interannual litterfall production in a tropical dry forest in Mexico. **Forests**, v. 11, n. 12, p. 1241, 2020.

MORFFI-MESTRE, Hernán et al. Leaf litter decomposition rates: influence of successional age, topography and microenvironment on six dominant tree species in a tropical dry forest. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 6, p. 1082233, 2023.

NEVES, Naiara Machado et al. Contribution of legume and non-legume trees to litter dynamics and CNP inputs in a secondary seasonally dry tropical forest. **iForest-Biogeosciences and Forestry**, v. 15, n. 1, p. 8, 2022.

OTTAVIANI, Gianluigi; MARCANTONIO, Matteo; MUCINA, Ladislav. Soil depth shapes plant functional diversity in granite outcrops vegetation of Southwestern Australia. **Plant Ecology & Diversity**, v. 9, n. 3, p. 263-276, 2016.

PINTO-JUNIOR, Herval Vieira. **Diversity patterns, ecological niche models and biogeographic isolation in Neotropical inselbergs**. Tese de Doutorado, 2021.

PINTO-JUNIOR, Herval Vieira et al. Biogeographic isolation and climate shape the evolutionary heritage of Neotropical inselbergs. **Global Ecology and Biogeography**, v. 33, n. 8, p. e13860, 2024.

POREMBSKI, S. et al. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity and distributions**, v. 4, n. 3, p. 107-119, 1998.

POREMBSKI, Stefan; BARTHLOTT, Wilhelm. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. **Plant Ecology**, v. 151, n. 1, p. 19-28, 2000.

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 579-586, 2007.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Ed.). **Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. Springer Science & Business Media, 2012.

PROCTOR, J. Tropical Forest litterfall. I. Problems of data comparison. In: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C.; Chadwick, A. C. **Tropical rain forest and managemnet**. *Blackwell Scientific Publications*, p. 267-273. 1983.

PROCTOR, John. Nutrient cycling in primary and old secondary rainforests. **Applied Geography**, v. 7, n. 2, p. 135-152, 1987.

RIBEIRO, Milton Cezar et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

ROSA, Diogo. Dinâmica de serapilheira em uma área de floresta de terra firme, Amazônia Ocidental. **Nativa**, 2020.

SANCHES, Luciana et al. Dinâmica sazonal da produção e decomposição de serrapilheira em floresta tropical de transição. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 13, p. 183-189, 2009.

SARTHOU, Corinne et al. From inselberg to inselberg: floristic patterns across scales in French Guiana (South America). **Flora**, v. 229, p. 147-158, 2017.

SAYER, Emma J. et al. Revisiting nutrient cycling by litterfall—Insights from 15 years of litter manipulation in old-growth lowland tropical forest. In: **Advances in ecological research**. Academic Press, 2020. p. 173-223.

SCHEER, Maurício Bergamini et al. Patterns of litter production in a secondary alluvial Atlantic Rain Forest in southern Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 32, p. 805-817, 2009.

SILVA, A. P. **Ciclagem de nutrientes na Mata Atlântica de baixada na APA da bacia do rio São João, RJ: efeito do tamanho do fragmento**. Tese de Doutorado. Tese de doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense, 2009.

SLOBODA, Bárbara et al. Litterfall and nutrient dynamics in a mature Atlantic Rainforest in Brazil. **Floresta e Ambiente**, v. 24, p. e20160339, 2017.

SOUZA, Saimo R. et al. Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. **Forest Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 35, 2019.

SOUZA, Bartolomeu Israel de et al. Rainwater runoff, soil, and vegetation interactions in inselbergs provide microrefugia in Brazil's Caatinga drylands. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 197, n. 7, p. 772, 2025.

SWIFT M.; ANDERSON J. Decomposition. **En: Tropical Rain Forest Ecosystems**. Chapter 31.1989.

VILLELA, Dora M.; PROCTOR, John. Litterfall mass, chemistry, and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil 1. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 198-211, 1999.

VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Litterfall Mass, Chemistry, and Nutrient Retranslocation in a Monodominant Forest on Maracá Island, Roraima, Brazil 1. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 198-211, 1999.

VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Leaf litter decomposition and monodominance in the Peltogyne forest of Maraci Island, Brazil1. **Biotropica**, v. 34, n. 3, p. 334-347, 2002.

VILLELA, D. M.; NASCIMENTO, M. T.; DE ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 506–516, 2006.

VILLELA, D. M. et al. Carbon and nitrogen stock and fluxes in coastal Atlantic Forest of southeast Brazil: potential impacts of climate change on biogeochemical functioning. **Brazilian journal of biology**, v. 72, p. 633-642, 2012.

VILLELA, Dora Maria et al. Clusia hilariana, a key species on nutrient cycling in sand dune vegetation thickets. **Oecologia australis**, v. 24, n. 2, p. 420-437, 2020. VITOUSEK, P. M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, v. 65, n. 1, p. 285-298, 1984.

VANSCHOENWINKEL, Bram et al. The ecological and evolutionary dynamics of inselbergs. **Biological Reviews**, v. 100, n. 2, p. 481-507, 2025.

VASCONCELOS, Heraldo L.; LUIZÃO, Flávio J. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. **Ecological Applications**, v. 14, n. 3, p. 884-892, 2004.

URBANO, C. N. et al. Aporte de serapilheira e nutrientes ao solo em povoamentos jovens de Eucalyptus no planalto catarinense. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal**, v. 6, p. 33-44, 2018.

ZAMAN, Wajid; AYAZ, Asma; PUPPE, Daniel. Biogeochemical Cycles in Plant–Soil Systems: Significance for Agriculture, Interconnections, and Anthropogenic Disruptions. **Biology**, v. 14, n. 4, p. 433, 2025.

WRIGHT, Cynthia L. et al. Plant functional types broadly describe water use strategies in the Caatinga, a seasonally dry tropical forest in northeast Brazil. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 17, p. 11808-11825, 2021.

ANEXOS

Produção de serapilheira mensal por transecto para os três inselbergs estudados.

Tabela 2 - Média da produção mensal de serapilheira por transecto para o inselberg Pedra da Aliança, onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia, G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto.

Composição	Inselberg	Coleta	Mês	FM	FP	FT	G	MR	R	Total
Chuvosa	PA	12	jan	35,44	76,49	0,00	64,49	0,00	34,04	210,46
Chuvosa	PA	12	jan	24,09	110,01	0,00	1,26	0,00	12,80	148,16
Chuvosa	PA	12	jan	108,27	30,98	0,00	395,47	0,49	33,86	569,07
Chuvosa	PA	12	jan	54,85	1,83	0,00	76,63	0,00	30,77	164,08
Chuvosa	PA	12	jan	104,86	6,42	0,00	45,11	0,00	19,45	175,83
Chuvosa	PA	1	fev	33,11	90,24	0,00	73,97	15,98	5,48	218,77
Chuvosa	PA	1	fev	5,21	97,33	0,00	1,24	14,24	11,35	129,37
Chuvosa	PA	1	fev	71,08	19,66	0,00	126,28	3,88	17,27	238,18
Chuvosa	PA	1	fev	163,56	0,00	0,00	66,70	0,90	8,36	239,52
Chuvosa	PA	1	fev	33,78	12,07	0,00	110,71	0,34	6,12	163,01
Chuvosa	PA	2	mar	179,91	176,59	0,00	63,71	4,19	7,61	432,02
Chuvosa	PA	2	mar	37,86	51,09	0,00	1,07	0,68	6,22	96,91
Chuvosa	PA	2	mar	294,99	69,35	0,00	11,63	2,64	20,31	398,92
Chuvosa	PA	2	mar	414,72	0,00	0,00	19,00	4,87	19,91	458,50
Chuvosa	PA	2	mar	190,10	24,53	0,00	9,09	0,54	13,52	237,77
Inicio_da_seca	PA	3	abr	80,42	104,57	0,00	6,18	2,75	9,53	203,45
Inicio_da_seca	PA	3	abr	44,27	64,13	0,00	3,48	0,00	8,47	120,36
Inicio_da_seca	PA	3	abr	137,34	38,30	0,00	43,82	5,00	20,85	245,31
Inicio_da_seca	PA	3	abr	199,80	30,03	0,00	17,95	14,34	13,41	275,54
Inicio_da_seca	PA	3	abr	390,37	4,27	0,00	6,90	0,78	11,37	413,69
Inicio_da_seca	PA	4	maio	133,85	1971,40	0,00	16,66	29,22	3,48	2154,60
Inicio_da_seca	PA	4	maio	70,76	1829,57	0,00	4,92	16,70	5,91	1927,86
Inicio_da_seca	PA	4	maio	228,32	1113,28	0,00	20,82	7,61	15,48	1385,52
Inicio_da_seca	PA	4	maio	265,75	30,72	0,00	1,50	29,03	4,31	331,31
Inicio_da_seca	PA	4	maio	906,77	559,25	0,00	4,66	0,00	22,39	1493,07
Inicio_da_seca	PA	5	jun	209,56	75,69	0,00	68,32	84,39	3,39	441,34
Inicio_da_seca	PA	5	jun	37,70	125,95	0,00	3,34	110,16	3,69	280,85
Inicio_da_seca	PA	5	jun	209,05	142,93	0,00	14,99	76,72	11,03	454,72
Inicio_da_seca	PA	5	jun	360,21	38,95	0,00	12,55	186,49	11,16	609,36
Inicio_da_seca	PA	5	jun	355,25	230,34	0,00	7,69	16,09	5,28	614,65
seca	PA	6	jul	76,83	1,84	0,00	104,09	182,19	29,87	394,82
seca	PA	6	jul	20,02	27,39	0,00	0,00	288,74	0,00	336,15
seca	PA	6	jul	69,33	0,57	0,00	292,94	176,71	50,22	589,76
seca	PA	6	jul	111,55	0,00	0,00	119,67	22,15	20,01	273,37
seca	PA	6	jul	61,22	20,35	0,00	12,83	62,59	23,42	180,41
seca	PA	7	ago	24,50	26,79	0,00	73,32	588,37	23,23	736,21
seca	PA	7	ago	32,22	99,96	0,00	4,37	469,22	8,70	614,46
seca	PA	7	ago	33,97	41,44	0,00	106,67	169,17	78,78	430,04

seca	PA	7	ago	136,62	0,00	0,00	106,63	75,71	17,38	336,33
seca	PA	7	ago	33,42	7,95	0,00	78,49	205,90	24,88	350,64
seca	PA	8	set	6,21	25,94	0,00	0,46	191,77	6,45	230,82
seca	PA	8	set	7,49	2,55	0,00	1,64	231,59	3,27	246,55
seca	PA	8	set	37,88	96,98	0,00	68,00	100,56	31,42	334,84
seca	PA	8	set	111,27	0,00	0,00	287,85	143,28	9,97	552,37
seca	PA	8	set	17,23	18,61	0,00	25,07	105,24	10,02	176,16
Inicio_da_chuvosa	PA	9	out	3,10	26,30	0,00	2,12	0,00	1,27	32,78
Inicio_da_chuvosa	PA	9	out	6,99	21,23	0,00	49,00	78,65	0,52	156,40
Inicio_da_chuvosa	PA	9	out	55,06	4,79	0,00	136,41	9,30	20,38	225,93
Inicio_da_chuvosa	PA	9	out	74,00	0,00	0,00	115,96	4,80	11,06	205,82
Inicio_da_chuvosa	PA	9	out	22,94	5,33	0,00	34,13	0,45	6,01	68,87
Inicio_da_chuvosa	PA	10	nov	8,31	55,56	0,00	98,84	0,00	1,27	163,97
Inicio_da_chuvosa	PA	10	nov	7,20	3,30	0,00	74,24	0,00	5,44	90,18
Inicio_da_chuvosa	PA	10	nov	84,45	9,88	0,00	1019,63	0,00	26,90	1140,86
Inicio_da_chuvosa	PA	10	nov	92,49	2,31	0,00	40,78	0,00	8,54	144,13
Inicio_da_chuvosa	PA	10	nov	68,41	3,86	0,00	32,65	0,00	5,67	110,59
Inicio_da_chuvosa	PA	11	dez	9,66	28,94	0,00	35,80	0,00	2,72	77,11
Inicio_da_chuvosa	PA	11	dez	19,87	44,96	0,00	10,08	2,62	1,63	79,16
Inicio_da_chuvosa	PA	11	dez	119,39	26,88	0,00	136,90	8,50	27,31	318,99
Inicio_da_chuvosa	PA	11	dez	47,79	0,00	0,00	188,48	0,00	8,75	245,02
Inicio_da_chuvosa	PA	11	dez	30,52	2,39	0,00	227,11	0,89	9,95	270,86

Tabela 3 - Média da produção mensal de serapilheira por transecto para o inselberg Pedra Três Irmãs, onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia, G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto.

Composição	Inselberg	Coleta	Mês	FM	FP	FT	G	MR	R	Total
Chuvosa	TI	12	jan	87,19	16,97	3,93	126,69	99,43	51,04	385,23
Chuvosa	TI	12	jan	72,29	145,40	0,00	241,66	40,52	29,00	528,88
Chuvosa	TI	12	jan	99,25	33,32	0,35	641,00	18,45	28,18	820,56
Chuvosa	TI	12	jan	97,93	7,18	0,00	357,17	9,65	64,42	536,35
Chuvosa	TI	12	jan	58,98	81,73	0,65	151,12	0,00	48,58	341,06
Chuvosa	TI	1	fev	27,35	46,26	13,09	36,16	0,80	10,51	134,16
Chuvosa	TI	1	fev	32,87	65,88	258,75	15,84	2,44	15,26	391,04
Chuvosa	TI	1	fev	84,55	0,75	4,57	97,01	2,02	20,56	209,47
Chuvosa	TI	1	fev	63,37	10,52	2,51	128,79	0,09	10,51	215,80
Chuvosa	TI	1	fev	73,70	117,25	27,06	18,90	2,62	31,81	271,34
Chuvosa	TI	2	mar	101,69	92,40	8,80	1192,57	0,06	21,99	1417,50
Chuvosa	TI	2	mar	46,09	36,55	1,89	78,80	1,31	33,72	198,36
Chuvosa	TI	2	mar	118,35	10,05	3,56	392,95	2,61	41,73	569,25
Chuvosa	TI	2	mar	96,30	28,31	0,00	176,04	0,00	29,97	330,62
Chuvosa	TI	2	mar	122,70	121,97	0,79	220,61	0,62	42,30	508,99
Inicio_da_seca	TI	3	abr	18,75	11,78	0,51	66,55	0,79	13,49	111,87
Inicio_da_seca	TI	3	abr	29,94	238,24	0,00	113,15	1,36	10,58	393,27
Inicio_da_seca	TI	3	abr	70,86	12,21	0,00	233,94	2,49	16,78	336,28
Inicio_da_seca	TI	3	abr	17,29	33,99	0,00	16,67	2,15	9,41	79,52

Inicio_da_seca	TI	3	abr	45,59	14,01	6,32	23,32	7,86	16,89	113,98
Inicio_da_seca	TI	4	maio	23,25	1320,62	35,24	21,28	0,00	11,33	1411,71
Inicio_da_seca	TI	4	maio	43,67	619,95	135,72	6,54	3,95	5,66	815,50
Inicio_da_seca	TI	4	maio	352,87	119,43	0,29	4,05	0,00	14,58	491,22
Inicio_da_seca	TI	4	maio	63,20	55,46	0,00	2,98	0,38	2,07	124,09
Inicio_da_seca	TI	4	maio	80,27	1110,69	0,00	51,97	0,00	18,27	1261,20
Inicio_da_seca	TI	5	jun	82,18	24,71	45,20	201,14	2,30	15,24	370,79
Inicio_da_seca	TI	5	jun	90,33	311,48	70,10	11,09	15,02	5,57	503,60
Inicio_da_seca	TI	5	jun	179,80	317,87	12,66	10,14	20,29	2,17	542,93
Inicio_da_seca	TI	5	jun	836,91	95,08	0,00	11,82	3,50	10,23	957,55
Inicio_da_seca	TI	5	jun	98,19	683,89	13,18	29,89	14,91	16,84	856,90
seca	TI	6	jul	474,67	15,86	26,93	73,78	24,43	16,17	631,84
seca	TI	6	jul	367,00	19,91	11,89	2,75	46,58	17,23	465,37
seca	TI	6	jul	318,49	18,63	1,82	41,78	11,55	13,62	405,90
seca	TI	6	jul	379,73	7,46	0,00	15,14	4,59	11,30	418,21
seca	TI	6	jul	160,89	37,78	1,22	13,70	24,40	17,02	255,01
seca	TI	7	ago	94,92	94,89	46,74	80,43	32,69	93,71	443,38
seca	TI	7	ago	68,50	34,84	1,53	2,66	78,37	38,64	224,54
seca	TI	7	ago	122,04	8,93	7,76	26,14	14,90	14,52	194,29
seca	TI	7	ago	59,93	35,62	0,00	170,29	4,31	6,28	276,42
seca	TI	7	ago	92,17	84,50	1,28	72,71	32,96	103,33	386,94
seca	TI	8	set	75,39	0,00	70,18	49,31	1,42	18,14	214,44
seca	TI	8	set	23,56	8,82	12,76	24,79	42,68	9,84	122,46
seca	TI	8	set	164,18	43,02	31,04	45,93	15,83	12,23	312,23
seca	TI	8	set	34,17	0,58	0,00	15,01	2,46	8,87	61,08
seca	TI	8	set	34,48	19,85	2,73	51,77	3,17	32,46	144,47
Inicio_da_chuvosa	TI	9	out	33,36	74,32	35,95	63,78	0,00	39,29	246,71
Inicio_da_chuvosa	TI	9	out	43,19	29,99	8,42	70,74	14,95	19,96	187,24
Inicio_da_chuvosa	TI	9	out	62,97	0,00	72,72	29,26	11,65	11,92	188,51
Inicio_da_chuvosa	TI	9	out	22,33	8,67	0,00	10,65	0,78	5,72	48,14
Inicio_da_chuvosa	TI	9	out	36,78	44,26	4,18	39,58	4,05	37,55	166,39
Inicio_da_chuvosa	TI	10	nov	70,38	20,40	10,65	76,80	0,36	23,30	201,88
Inicio_da_chuvosa	TI	10	nov	36,08	22,41	9,81	591,38	3,43	10,96	674,07
Inicio_da_chuvosa	TI	10	nov	140,76	9,28	76,75	103,07	6,61	13,85	350,33
Inicio_da_chuvosa	TI	10	nov	84,37	1,90	0,00	113,48	3,52	38,02	241,28
Inicio_da_chuvosa	TI	10	nov	50,37	30,62	2,73	34,66	0,00	28,99	147,38
Inicio_da_chuvosa	TI	11	dez	74,32	15,46	4,91	371,03	0,00	52,94	518,65
Inicio_da_chuvosa	TI	11	dez	40,70	36,01	10,69	332,26	0,00	30,69	450,34
Inicio_da_chuvosa	TI	11	dez	172,94	31,90	4,79	17,24	1,78	20,63	249,27
Inicio_da_chuvosa	TI	11	dez	90,44	2,85	0,00	210,36	105,85	57,82	467,32
Inicio_da_chuvosa	TI	11	dez	70,58	18,49	0,00	63,65	0,00	17,52	170,25

Tabela 4 - Média da produção mensal de serapilheira por transecto para o inselberg Pedra da Aliança, onde: CP1 - Chuvosa (Jan, Fev e Mar), CP2 – InícioSeca (Abril, Maio e Jun), CP3 - Seca (Jul, Ago e Set) e CP4 – InícioChuvosa (Out, Nov e Dez), FM= folhas mistas, FP= folhas de Pseudobombax, FT= folhas de Tabebuia, G= galhos, MR= material reprodutivo e R= resto.

Composição	Inselberg	Coleta	Mês	FM	FP	FT	G	MR	R	Total
Chuvosa	SA	12	jan	25,61	5,04	13,68	24,31	6,71	7,36	82,71
Chuvosa	SA	12	jan	19,83	5,92	47,97	53,68	40,71	7,70	175,80
Chuvosa	SA	12	jan	50,11	1,58	5,23	17,67	17,67	36,95	129,21
Chuvosa	SA	12	jan	75,68	31,88	0,28	15,98	15,98	26,02	165,83
Chuvosa	SA	12	jan	153,29	16,30	9,77	8,96	8,96	114,54	311,82
Chuvosa	SA	1	fev	64,23	7,76	159,59	151,86	59,18	9,06	451,68
Chuvosa	SA	1	fev	6,85	18,39	69,06	18,61	11,94	7,02	131,87
Chuvosa	SA	1	fev	110,95	120,58	86,60	367,05	35,47	45,56	766,21
Chuvosa	SA	1	fev	103,56	50,13	9,75	114,89	11,40	20,23	309,96
Chuvosa	SA	1	fev	115,22	65,29	2,86	295,02	0,24	65,79	544,42
Chuvosa	SA	2	mar	66,51	4,42	520,96	37,00	7,43	42,07	678,38
Chuvosa	SA	2	mar	34,82	9,74	149,85	1,49	6,63	11,13	213,65
Chuvosa	SA	2	mar	237,73	166,47	146,62	15,86	2,48	27,59	596,75
Chuvosa	SA	2	mar	289,22	71,64	97,39	1,17	6,29	14,74	480,46
Chuvosa	SA	2	mar	206,97	33,30	55,37	7,23	0,53	126,79	430,18
Inicio_da_seca	SA	3	abr	10,69	11,65	88,22	3,36	2,79	6,54	123,26
Inicio_da_seca	SA	3	abr	20,44	0,00	75,62	0,12	4,14	3,66	103,99
Inicio_da_seca	SA	3	abr	62,83	14,69	35,44	38,84	1,23	15,40	168,43
Inicio_da_seca	SA	3	abr	89,05	126,46	7,71	1,53	0,03	14,17	238,96
Inicio_da_seca	SA	3	abr	127,03	39,16	21,75	0,63	0,11	131,12	319,80
Inicio_da_seca	SA	4	maio	17,97	97,31	295,28	16,82	1,23	3,99	432,60
Inicio_da_seca	SA	4	maio	13,22	260,16	435,97	1,15	0,54	4,62	715,67
Inicio_da_seca	SA	4	maio	71,39	724,77	115,67	78,54	0,00	17,19	1007,55
Inicio_da_seca	SA	4	maio	273,63	561,08	71,70	1,56	1,22	7,07	916,26
Inicio_da_seca	SA	4	maio	130,96	5,93	72,47	4,98	0,00	44,52	258,86
Inicio_da_seca	SA	5	jun	92,43	231,03	363,87	0,00	7,54	10,37	705,23
Inicio_da_seca	SA	5	jun	52,21	81,56	269,75	0,00	0,00	6,39	409,90
Inicio_da_seca	SA	5	jun	159,27	146,81	91,50	57,78	3,44	23,29	482,09
Inicio_da_seca	SA	5	jun	547,21	42,96	106,84	1,33	0,00	13,83	712,16
Inicio_da_seca	SA	5	jun	648,30	15,54	67,29	7,18	0,00	103,11	841,43
seca	SA	6	jul	24,64	0,00	19,04	3,09	24,56	4,44	75,77
seca	SA	6	jul	31,68	0,00	27,89	31,36	43,37	2,35	136,65
seca	SA	6	jul	135,44	11,09	18,32	72,03	30,15	20,84	287,85
seca	SA	6	jul	89,86	0,00	1,92	18,75	53,27	37,84	201,63
seca	SA	6	jul	186,76	0,00	4,71	219,41	2,49	53,54	466,90
seca	SA	7	ago	15,77	8,79	8,87	10,89	12,40	6,10	62,82
seca	SA	7	ago	20,50	8,71	19,31	16,68	33,95	18,22	117,36
seca	SA	7	ago	55,80	22,40	2,56	142,07	17,83	80,17	320,84
seca	SA	7	ago	43,93	59,89	2,74	34,46	7,85	72,62	221,50
seca	SA	7	ago	112,21	9,11	7,40	82,52	2,55	154,94	368,72
seca	SA	8	set	17,50	3,20	5,73	73,15	26,91	18,74	145,24
seca	SA	8	set	19,54	4,54	27,53	6,00	27,65	10,95	96,20
seca	SA	8	set	44,00	12,66	0,12	89,73	5,85	21,49	173,85

seca	SA	8	set	45,49	22,46	5,23	21,14	0,02	63,14	157,47
seca	SA	8	set	92,38	0,00	5,33	123,63	22,61	110,05	354,01
Inicio_da_chuvosa	SA	9	out	24,00	4,05	24,12	87,27	15,45	15,90	170,78
Inicio_da_chuvosa	SA	9	out	20,27	2,94	8,91	25,57	15,59	12,36	85,64
Inicio_da_chuvosa	SA	9	out	54,84	13,45	4,35	590,29	0,08	50,08	713,10
Inicio_da_chuvosa	SA	9	out	55,18	7,89	2,82	25,25	0,57	52,48	144,20
Inicio_da_chuvosa	SA	9	out	65,97	3,80	4,09	87,66	17,22	88,44	267,16
Inicio_da_chuvosa	SA	10	nov	69,56	17,24	3,36	24,81	12,76	15,10	142,83
Inicio_da_chuvosa	SA	10	nov	121,25	1,59	20,72	4,46	2,59	5,73	156,34
Inicio_da_chuvosa	SA	10	nov	130,82	23,67	8,00	23,72	0,00	28,00	214,22
Inicio_da_chuvosa	SA	10	nov	124,52	8,45	1,26	95,12	0,00	26,24	255,59
Inicio_da_chuvosa	SA	10	nov	134,77	1,44	12,05	65,50	0,00	93,10	306,87
Inicio_da_chuvosa	SA	11	dez	14,07	6,78	5,20	174,24	100,71	11,22	312,22
Inicio_da_chuvosa	SA	11	dez	55,17	13,67	15,06	13,56	417,23	16,44	531,14
Inicio_da_chuvosa	SA	11	dez	34,21	9,96	0,88	115,56	0,00	18,14	178,75
Inicio_da_chuvosa	SA	11	dez	58,67	6,52	1,67	401,86	21,69	28,19	518,59
Inicio_da_chuvosa	SA	11	dez	88,38	2,30	0,00	201,59	0,14	35,95	328,37

**CAPÍTULO 5 - CONTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DOMINANTES PARA O
APORTE DE NUTRIENTES EM VEGETAÇÃO LENHOSA DE INSELBERGS
DA MATA ATLÂNTICA DO ESPÍRITO SANTO**

1. INTRODUÇÃO

Dentre as diversas fitofisionomias apresentadas pelo bioma Mata Atlântica, destacam-se os inselbergs, que são afloramentos rochosos caracterizados pelo isolamento natural, baixa retenção de água e nutrientes, são ambientes xéricos, estressantes, com alto grau de especiação das espécies que crescem na vegetação lenhosa de inselbergs (Monge *et al.*, 2021). Os inselbergs (do alemão Insel = ilha e Berg = montanha) (Bornhardt, 1900) representam um ecossistema único e formam excelentes sistemas-modelo para abordar questões centrais da pesquisa de biodiversidade como, por exemplo, tamanho mínimo de populações e consequências da fragmentação (Porembski, 2012). Entretanto, esses ambientes são altamente ameaçados pela exploração de rochas ornamentais (Campello, 2000) até os dias atuais, principalmente no Sul do Estado do Espírito Santo, que é o maior exportador de rochas ornamentais do Brasil, segundo dados da Associação Brasileira de Rochas Ornamentais (Abirochas, 2018).

Os inselbergs apresentam como características a presença de solos rasos, menor grau de desenvolvimento, predominância de textura arenosa, pouco profundos, superaquecidos e edaficamente pobres, além das altas taxas evapotranspirativas, dificultando o estabelecimento e o desenvolvimento de muitas espécies de plantas, principalmente espécies lenhosas de maior porte (Larson *et al.*, 2000; Scarano, 2002; Benites *et al.*, 2007; Porembski, 2007). A profundidade (Groger & Huber, 2007), a topografia (Benites *et al.*, 2007) e as propriedades físico-químicas do solo (Reatto *et al.* 2008; Ribeiro & Walter, 2008) são um conjunto de fatores abióticos que podem desempenhar um importante papel na formação de habitats heterogêneos, com diferentes fitofisionomias, sendo esses fatores limitantes nos inselbergs. O oligotrofismo dos solos de afloramentos rochosos associado a limitações químicas e físicas, induzem as plantas a desenvolver estratégias de adaptações fisiológicas e morfológicas (Benites *et al.*, 2007).

Dentre as causas apontadas como causadores das grandes diferenças observadas entre a vegetação lenhosa dos inselbergs comparada à vegetação circundante são as condições edáficas limitadas, ou seja, baixa retenção de água e escassez de nutrientes no solo, impedimentos para a fixação de raízes,

exposição a ventos, altas temperaturas e irradiação, altas taxas de evaporação, que são condições limitantes para o crescimento da vegetação (Porembski, 1998; Larson *et al.*, 2000; Couto *et al.*, 2020). Vale salientar que muitos afloramentos rochosos apresentam heterogeneidade topográfica local, propiciando grandes variações microclimáticas e, tais fatores, exercem uma forte influência na composição e estrutura das comunidades vegetais, alterando as condições do meio ambiente assim como as oportunidades e meios para o estabelecimento e coexistência dos grupos funcionais (Larson *et al.*, 2000; Szarzynsky, 2000; Kruckeberg, 2004; Jacobi *et al.*, 2007, 2015; Lavorel *et al.*, 2007; Violle & Jiang, 2009; Mucina e Wardell-Johnson, 2011).

O estabelecimento e desenvolvimento das comunidades vegetais em inselbergs - notadamente a vegetação lenhosa, composta por árvores e arbustos de porte geralmente baixo, adaptados a solos rasos, alta luminosidade e baixa disponibilidade hídrica e nutricional (Porembski, 2007; Francisco *et al.*, 2018; Couto *et al.*, 2022, 2025) - dependem, entre outros fatores, da eficiência da ciclagem de nutrientes para o sucesso de sua colonização nesses ambientes. As plantas que se desenvolvem nesses ambientes rupícolas restritivos, geralmente apresentam um crescimento lento, expressiva longevidade e capacidade de fixação as rochas, o que proporciona a ocorrência de um elevado número de espécies geograficamente restritas, altamente especializadas e ameaçadas (Alves, 1994; Porembski *et al.*, 1998; Larson *et al.*, 2000; De Paula *et al.*, 2016).

A serapilheira acumulada representa um compartimento fundamental no ciclo de nutrientes em ecossistemas florestais, funcionando como um reservatório ativo que regula a liberação de elementos essenciais para a biota do solo e para a absorção radicular (Vitousek, 1984; Veen *et al.*, 2019). Ela pode ser definida como todo o material vegetal depositado no solo pelas plantas como galhos, folhas, flores, sementes, frutos (Proctor, 1983; Caldeira *et al.*, 2008; Cunha Neto *et al.*, 2013; Inkotte *et al.*, 2019) e sua decomposição é um processo fundamental para manutenção dos ciclos biogeoquímicos (Ewell, 1976; Caldeira *et al.*, 2010). A serapilheira foliar se destaca como sendo a principal fonte de retorno de nutrientes ao sistema planta-solo-planta (Vitousek, 1984; Saiter *et al.*, 2009). Em termos de quantidade e conteúdo de nutrientes orgânicos e inorgânicos, a fração foliar é a mais representativa (Proctor, 1987, Villela &

Proctor, 1999; Espig *et al.*, 2009; Marafiga *et al.*, 2012; Godinho *et al.*, 2013; Urbano *et al.*, 2018; Gripp *et al.*, 2020), desempenhando papel essencial na dinâmica dos ecossistemas florestais pois, ao ser decomposta, torna-se fonte de nutrientes para as plantas, participa de forma ativa no incremento da fertilidade do solo, além de proteger o solo da erosão (Scheer, 2008; Paula *et al.*, 2009; Giácomo *et al.*, 2012; Urbano *et al.*, 2018). Sabe-se que as condições climáticas exercem um papel crucial na ciclagem de nutrientes (Scheer *et al.*, 2011; Dick & Schumacher, 2020). Em ambientes extremos como os inselbergs, onde o solo é escasso e a ciclagem interna de nutrientes é crucial, a qualidade e a quantidade dos estoques de nutrientes na serapilheira são determinantes para a produtividade e a resiliência da vegetação (Porembski, 2007; Freitas *et al.*, 2022).

Os serviços ecossistêmicos são influenciados pela diversidade de espécies que estão presentes no ambiente (Villela & Proctor, 1999). Hobbie (1992, 2015) afirma que as espécies exercem efeitos mais importantes no controle da fertilidade do ecossistema do que os fatores abióticos. Outros autores (Villela & Proctor, 1999; Villela *et al.*, 2006) também observaram a influência das espécies na ciclagem de nutrientes em florestas tropicais. Dessa forma, a diversidade da comunidade vegetal desempenha papéis importantes em ecossistemas naturais, seja nos padrões da ciclagem de nutrientes ou influência na fertilidade do solo (Hobbie, 1992; Haghverdi & Koock, 2019; Villela *et al.*, 2020).

A qualidade da serapilheira, definida pelos teores de nutrientes e pelas relações estequiométricas (ex., C/N, C/P, Lignina/N), é um dos principais controladores da taxa de decomposição e, consequentemente, da velocidade de liberação de nutrientes (Aerts, 1997; Freschet *et al.*, 2013). Espécies com serapilheira de alta qualidade (baixas relações C/N e C/P) tendem a acelerar a ciclagem, enquanto espécies com serapilheira de baixa qualidade (altas relações C/N e C/P) podem levar à imobilização de nutrientes e a uma ciclagem mais lenta (Berg & McClaugherty, 2008). Os valores médios globais para serapilheira são: C/N=46,5, C/P=669,4 e N/P=16 (Yuan *et al.*, 2025). Nesse contexto, a composição florística e a dominância de espécies específicas podem moldar o funcionamento biogeoquímico do ecossistema (Hättenschwiler *et al.*, 2005).

Os estudos em vegetações de inselbergs sempre foram negligenciados (Porembski, 2007), mas o cenário mudou nas últimas décadas com o desenvolvimento de estudos na África tropical e na América do Sul, que permitiram uma melhor compreensão de vegetação, porém ainda existem grandes lacunas de conhecimento no que tange aos aspectos de dados florísticos básicos da vegetação lenhosa e ecologia de inselbergs em diversas regiões do planeta (Porembski, 2012) e no estado do Espírito Santo (Couto et al., 2017). Diversos estudos (ex. Villela et al., 1998; Kindel et al., 1999; Vital et al., 2004; Nascimento, 2005; Villela et al. 2006, 2012; Silva & Villela, 2015; Martinelli et al., 2017; Camara et al., 2018; Santos et al., 2019; Gomes Junior et al., 2022) já foram desenvolvidos na Mata Atlântica abordando a temática de ciclagem de nutrientes. Mais recentemente, estudos tem sido desenvolvidos em inselbergs (Couto et al., 2013, 2016, 2017, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2025; Covre et al., 2021, 2025; Francisco et al., 2018, 2019, 2023) porém, a grande maioria relacionados a florística e fitossociologia, sejam com vegetação lenhosa, herbácea ou epífitas. Entretanto, poucos são os estudos que abordaram a temática de ciclagem de nutrientes nesses ambientes, tal como os de De Freitas et al. (2015; 2022).

Alguns trabalhos mostram a importância da espécie arbustiva *Pseudobombax petropolitanum* em vegetações lenhosas de inselbergs (Couto et al., 2016; Covre, 2021). Couto et al. (2022) concluem que esta espécie é responsável, devido a sua arquitetura e tamanho, pela manutenção da biodiversidade nos inselbergs brasileiros por apresentarem uma elevada riqueza de epífitas. O endemismo encontrado e o número de espécies ameaçadas dos epífitos nelas presentes (Couto et al., 2022), além de depositarem grande quantidade de matéria orgânica no solo (Freitas et al., 2015; 2022), por serem caducifólias (Gribel, 1988), fizeram com que esta espécie fosse considerada fundamental nos inselbergs do ES e, devido a sua importância nesses ambientes, ela foi escolhida como um dos focos do presente trabalho. Segundo Martinelli (2007), os inselbergs localizados na região sul do estado do Espírito Santo merecem destaque como áreas prioritárias para estudos florísticos para criação de áreas protegidas.

Estudos relataram uma alta abundância de *Pseudobombax petropolitanum* (Malvaceae) nos inselbergs Pedra da Aliança e Pedra Três Irmãs

(Couto et al., 2017, 2019, 2022; Covre, 2021; Francisco et al., 2018) e *Tabebuia reticulata* (Bignoneaceae) no inselberg Santa Angélica (Couto et al., 2025) em vegetação lenhosa de inselbergs na Mata Atlântica do estado do Espírito Santo. Em inselbergs, onde a comunidade vegetal é composta por espécies altamente especializadas, espera-se que as espécies dominantes exerçam uma influência diferenciada sobre esses processos. Dados preliminares indicam que o *Pseudobombax petropolitanum* e a *Tabebuia reticulata*, ambas caducifólias, possuem estratégias funcionais distintas (o *Pseudobombax* apresenta crescimento rápido, altas demandas nutricionais e baixa densidade de madeira enquanto a *Tabebuia* apresenta crescimento lento, alta densidade de madeira, abscisão foliar e floral) (Carvalho, 2008; Freitas et al., 2022; Alencar et al., 2024; Couto et al., 2025), que provavelmente se refletem na qualidade de sua serapilheira e, portanto, em sua contribuição para os estoques de nutrientes.

O conceito do Espectro de Economia Foliar descreve um contínuo de estratégias de plantas, desde aquisitivas (crescimento rápido, tecidos ricos em nutrientes) até conservativas (crescimento lento, tecidos duráveis e pobres em nutrientes) (Wright et al., 2004; Chave et al., 2009). No Cerrado, tais estratégias podem ser observadas, com espécies exibindo traços conservativos como alta densidade de matéria seca foliar, enquanto outras, frequentemente decíduas, apresentam padrões de crescimento rápido (Rossatto et al., 2009). O gênero das espécies em estudo (*Tabebuia* e *Pseudobombax*) exibem diferenças marcantes em traços funcionais chave, como a densidade da madeira, sendo 0.80 g/cm^3 e 0.32 g/cm^3 , respectivamente (Diógenes et al., 2009; De Moraes Neto, 2021). As diferenças apresentadas podem ser um fator indicativo de que a *Tabebuia* segue uma estratégia conservativa, enquanto a segunda, uma estratégia aquisitiva.

Considerando que a dominância dessas espécies variam entre os inselbergs estudados, Três Irmãos e Pedra da Aliança dominados por *P. petropolitanum*; e Santa Angélica dominado por *T. reticulata*, é plausível hipostenizarmos que exista uma variação espacial na qualidade nutricional da serapilheira entre essas formações. Assim sendo, podemos especular que a serapilheira foliar de *T. reticulata* apresentará teores de N e P mais baixos quando comparada com a de *P. petropolitanum*, refletindo sua qualidade química inferior e sua estratégia conservativa de utilização de recursos.

Dessa forma, este capítulo busca, portanto, investigar como a dominância diferencial de duas espécies-chave influencia os teores de nutrientes na serapilheira de inselbergs, testando a premissa de que a identidade das espécies dominantes é um fator crítico para a regulação da ciclagem de nutrientes nestes ecossistemas rochosos singulares. Assim sendo, conhecer o papel das principais espécies na produção da serapilheira é essencial para sua conservação, já que a serapilheira é importante fonte de retorno de nutrientes ao sistema planta-solo-planta.

Objetivo Geral

Avaliar a contribuição diferencial de *Pseudobombax petropolitanum* e *Tabebuia reticulata* para os teores e estoques de nutrientes (Corg, N, Ca, Mg, P, K, Mn,) na serapilheira produzida em três inselbergs da Mata Atlântica do Espírito Santo.

Objetivos específicos

- Quantificar os teores de Ca, Mg, N, P, K, Mn e Carbono orgânico (Corg) nas diferentes frações da serapilheira (em cada inselberg);
- Calcular os estoques de nutrientes contidos em cada fração da serapilheira por inselberg;
- Determinar se os estoques e a qualidade nutricional da serapilheira total diferem significativamente entre o inselberg dominado por *T. reticulata* (Santa Angélica) e os dominados por *P. petropolitanum* (Três Irmãos e Pedra da Aliança).

Hipóteses

1. A serapilheira foliar de *Tabebuia reticulata* (FT) apresentará concentrações e estoques de N e P mais baixos comparada com o *Pseudobombax petropolitanum* (FP), indicando uma serapilheira de qualidade química inferior, refletindo uma estratégia conservativa.
2. O inselberg Santa Angélica (dominado por *T. reticulata*) apresentará serapilheira com qualidade química inferior quando comparada com os inselbergs Três Irmãos e Pedra da Aliança (dominados por *P. petropolitanum*), o que configura um potencial para ciclagem de nutrientes mais lenta neste ambiente.

Material e Métodos

A área de estudo está descrita na seção 'Material e Métodos' geral que discorre sobre toda área de estudo da tese (página 15).

Delineamento experimental

Foram instalados cinco transectos de 50mx2m (0,2ha) em cada um dos três inselbergs (Figura 1). A localização de cada transecto foi realizada por meio das áreas que apresentavam a maior cobertura por vegetação lenhosa (menos área de rocha exposta), tendo como base informações de estudos anteriores (Couto et al., 2019, 2022, 2025; Covre, 2021), realizados nos três inselbergs. Estes transectos foram estabelecidos para estudos fitofisiológicos anteriores (Couto et al., 2019, 2022, 2025; Covre, 2021) em cada uma das áreas dos inselbergs, com exceção de Covre (2021) que utilizou parcelas de 20x20m no inselberg Pedra Três Irmãs. Nesse inselberg específico, os transectos de 50x2m foram lançados a partir das parcelas já determinada por Covre (2021). Os cinco transectos selecionados estão distribuídos entre 20 a 30 metros de distância uns dos outros, de forma a se amostrar uma área de maior distribuição em cada inselberg.

Três coletores de serapilheira de 70 x 70 cm (0.49 m²) (Villela et al., 2002), foram dispostos nos pontos 0, 25 e 50m em cada um dos transectos. Estes foram feitos de estrutura de cano PVC com rede de nylon de 1 mm, formando um saco cônico de aproximadamente 50 cm de profundidade (para facilitar a saída de água e o acúmulo de serapilheira), alocados a 50 centímetros acima do solo (Medinilla, 2017), durante a estação chuvosa (Janeiro-Fevereiro/2023).



Figura 1 - Coletor de 70x70 cm, revestido com tela de mosquiteiro e alocado a 50 cm do solo, com o auxílio de cordas em meio a vegetação lenhosa de inselbergs. Foto: o autor, Inselberg Santa Angélica.

As amostras da serapilheira foram coletadas mensalmente (26 a 45 dias) acondicionadas em sacos de papel com a correta identificação. No laboratório estas foram colocadas em estufa de circulação de ar a 60°C por 48 horas. Depois, foram triadas nas frações: 1-folhas, que posteriormente foram retriadas em Folhas mistas (FM), Folhas de *Pseudobombax* (FP) e Folhas de *Tabebeuia* (FT); 2-galhos (G) (diâmetro<2cm); 3-material reprodutivo (MR) (flores/frutos/sementes); e, 4-resto (R) (Figura 2) (Proctor, 1983; Villela et al., 2006). Por fim, todas essas frações foram pesadas em balança analítica (0,001g) para obtenção da massa seca e armazenadas.

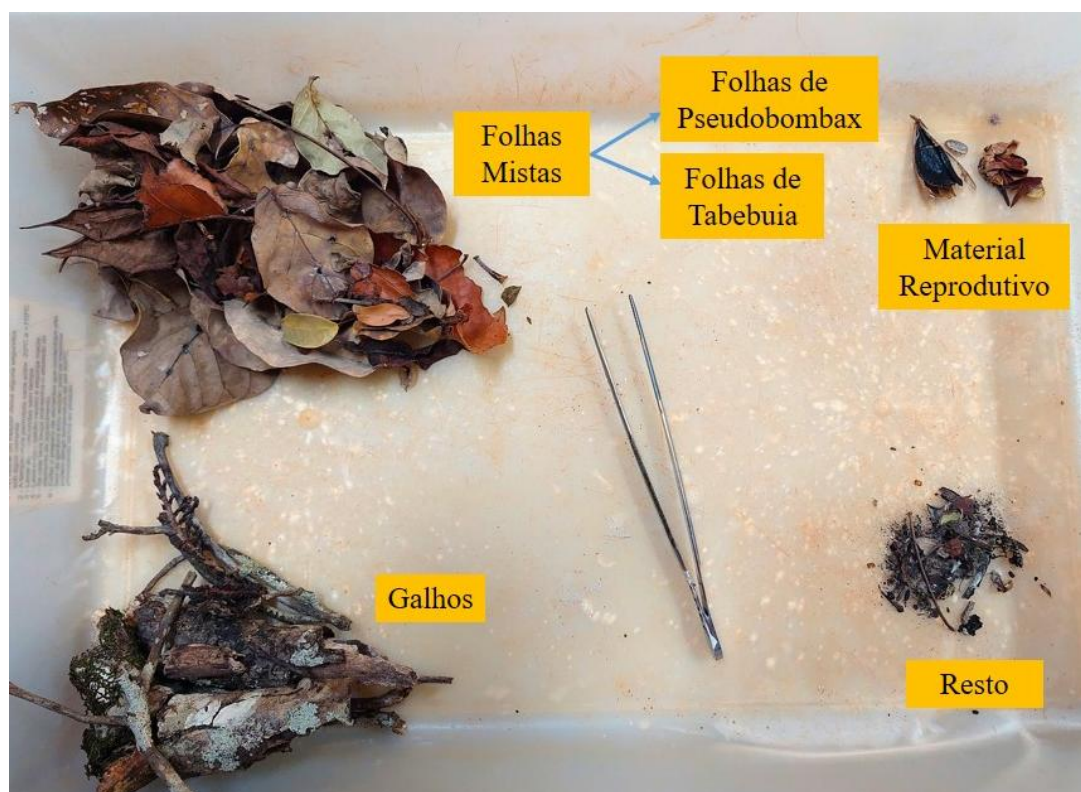


Figura 2 - Triagem da serapilheira nas frações: Folhas (FM, FP e FT), Galhos, Material Reprodutivo e Resto, sendo que a fração foliar foi retriada em Folhas de Pseudobombax, Folhas de Tabebuia e Folhas mistas para os três inselbergs estudados.

Após a composição das amostras por cada três meses, assim definido: chuvosa – CP1 (dez, jan e fev), início da seca – CP2 (mar, abr e maio), seca – CP3 (jun, jul e ago) e início da chuvosa – CP4 (set, out e nov), todo material foi homogeneizado e moído em moinho de facas tipo willey e acondicionados em sacos plásticos, corretamente identificados (Figura 1). Foram utilizados 0,2 gramas de material vegetal digeridas em solução de ácido sulfúrico concentrado (175 ml), água oxigenada 100 volumes (210 ml), selênio (0,21 g) e sulfato de lítio (7 g) (Figura 3 – 2, 3, 4 e 5) (ALLEN, 1989), para a determinação dos íons nutrientes. Após a digestão, a solução foi filtrada em papel filtro Whatman, ajustando o volume final para 100ml com água milli q e armazenado essa solução em frascos corretamente identificados para posterior determinação (Figura 3 – 6, 7). Amostras padrão de maçã, réplicas e brancos foram adicionadas aos blocos digestores. As concentrações de fósforo, potássio, cálcio e magnésio (ppm e posteriormente transformados para g kg⁻¹) foram determinados espectrofotometria de emissão por plasma induzido ICP-OES (Varian-720ES), na Central analítica do Laboratório de Ciências Ambientais da UENF.

O percentual de recuperação dos nutrientes foi calculado através da digestão ácida do padrão internacional de folhas de maçã (Standard Reference Material: apple leaves. U.S. Department of Commerce National Institute of Technology. Gaithers Burg, MD20899).



Figura 3 - Etapas para extração e determinação de nutrientes. 1 – moinho de faca tipo Willey; 2 – pó resultante da moagem das amostras compostas; 3 – pesagem do material e acondicionamento em tubos para digestão; 4 – reagentes utilizados no preparo da solução extratora; 5 – bloco digestor com os tubos, material vegetal e solução extratora; 6 – bateria de filtragem da solução resultante da digestão; e, 7 – frascos com o extrato resultante para posterior determinação dos nutrientes.

A concentração de carbono e o nitrogênio total (ppm) foram determinados em um espectrômetro de massa Thermo Finnigan Delta V Advantage (espectrômetro de massa de razão isotópica, IRMS, Thermo Scientific, Milão, Itália) acoplado a um analisador elementar orgânico Flash 2000 (Thermo Scientific, Milão, Itália). Foram usados aproximadamente 2 mg de material foliar (acondicionadas em cápsulas de estanho devidamente fechadas) em cada análise de C e N. Pee Dee Belemnite (PDB) e nitrogênio atmosférico foram usados como padrões.

O cálculo do estoque de nutrientes na serapilheira para cada fração (folhas mistas - FM, folhas de *Pseudobombax* - FP, folhas de *Tabebuia* - FT, galhos - G, material reprodutivo - MR e resto - R) foi realizado por meio da seguinte equação:

$$\text{Estoque} = (\text{Massa de serapilheira} * TE)/1000$$

Sendo: Estoque = estoque elementar na serapilheira (kg/ha^{-1}); Massa de serapilheira = massa seca de cada fração da serapilheira (Kg/ha^{-1}); TE: teor do elemento na serapilheira (g/kg).

Caracterização do solo dos inselbergs

Atributos químicos do solo de três inselbergs de origem granito-gnaissico da Mata Atlântica do Estado do Espírito Santo. Na tabela 1 é apresentado os valores médios das concentrações de macronutrientes e micronutrientes do solo para a camada de 0-10 cm centímetros de profundidade. Na tabela 2 é apresentado os valores médios dos estoques de macronutrientes e micronutrientes para a camada de 0-10 cm centímetros de profundidade. Já na tabela 3 é apresentado a média das relações estequiométricas C/N, C/P e N/P para a camada de 0-10 centímetros de profundidade.

O inselberg Santa Angélica (SA) apresentou uma concentração de nutrientes, especialmente Fósforo (P), Magnésio (Mg), Ferro (Fe) e Zinco (Zn), superior aos demais. O inselberg Três Irmãs (TI) apresentou a concentração mais baixa de P e Pedra da Aliança (PA) apresentou menores teores de K, Ca e Mg (Tabela 1).

Tabela 1.

Tabela 1 - Médias (N=15 amostras por inselberg) da concentração de macro e micronutrientes e respectivos desvios padrões para o solo (camada de 0-10cm) de três inselbergs localizados na Floresta Atlântica no Sul do Estado do Espírito Santo, onde: PA = inselberg Pedra da Aliança, TI = inselberg Três Irmãs e SA = inselberg Santa Angélica.

Atributos químicos	Inselbergs		
	PA	TI	SA
P (mg.dm^{-3})	1,23 $\pm$ 0,37	0,82 $\pm$ 0,34	2,37 $\pm$ 0,54
K (mg.dm^{-3})	45,45 $\pm$ 20,45	80,78 $\pm$ 27,69	80,39 $\pm$ 24,89
Ca ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$)	3,49 $\pm$ 2,7	3,69 $\pm$ 2,16	3,57 $\pm$ 2,1
Mg ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$)	0,36 $\pm$ 0,27	0,69 $\pm$ 0,41	1,11 $\pm$ 0,32
Mn ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$)	0,09 $\pm$ 0,06	0,04 $\pm$ 0,02	0,12 $\pm$ 0,1
Na (mg.dm^{-3})	57,38 $\pm$ 51,1	25,01 $\pm$ 22,54	64,61 $\pm$ 34,32
Fe (mg.dm^{-3})	81,98 $\pm$ 35,5	63,81 $\pm$ 60,1	156,43 $\pm$ 100,5
Zn (mg.dm^{-3})	1,09 $\pm$ 0,63	0,66 $\pm$ 0,35	1,91 $\pm$ 0,78
Cu (mg.dm^{-3})	0,25 $\pm$ 0,1	0,27 $\pm$ 0,04	0,23 $\pm$ 0,08

O inselberg Santa Angélica (SA) apresentou os estoques mais elevados para os nutrientes P, Mg, Fe e Zn. Três Irmãs (TI) apresentou elevado estoque de K, mas um estoque muito baixo de Mn, e Pedra da Aliança (PA) consistentemente exibiu os menores estoques para K, Ca e Mg (Tabela 2).

Tabela 2 - Médias (N=15 amostras por inselberg) do estoque de macro e micronutrientes e respectivos desvios padrões para o solo (camada de 0-10cm) de três inselbergs localizados na Floresta Atlântica no Sul do Estado do Espírito Santo, onde: PA = inselberg Pedra da Aliança, TI = inselberg Três Irmãs e SA = inselberg Santa Angélica.

Atributos químicos	Inselbergs		
	PA	TI	SA
P (kg.ha ⁻¹)	1,61 ±0,50	1,07 ±0,44	3,13 ±0,73
K (kg.ha ⁻¹)	59,99 ±26,08	106,62 ±35,54	106,11 ±34,09
Ca (kg.ha ⁻¹)	923,08 ±698,42	975,90 ±587,98	943,87 ±595,61
Mg (kg.ha ⁻¹)	58,14 ±43,58	111,13 ±66,28	178,49 ±52,88
Mn (kg.ha ⁻¹)	33,83 ±22,45	15,94 ±7,67	39,07 ±41,12
Na (kg.ha ⁻¹)	75,74 ±67,34	32,94 ±36,64	85,27 ±46,19
Fe (kg.ha ⁻¹)	108,22 ±45,45	84,22 ±80,53	206,48 ±137,73
Zn (kg.ha ⁻¹)	1,43 ±0,81	0,87 ±0,44	2,52 ±1,05
Cu (kg.ha ⁻¹)	0,33 ±0,13	0,35 ±0,06	0,29 ±0,11

A análise estequiométrica evidenciou que o inselberg Três Irmãs apresenta elevadas relações C/P e N/P, indicando uma forte limitação por Fósforo. Entretanto, Santa Angélica, que apresenta o teor de Carbono e Nitrogênio mais elevado, apresentou as menores relações C/P e N/P, sinalizando maior disponibilidade de P no sistema. Por fim, o inselberg Pedra da Aliança apresentou valores intermediários, porém com o menor conteúdo de matéria orgânica.

Tabela 3 - Médias (N=15 amostras por inselberg) para relações estequiométricas C/N, C/P e N/P e respectivos desvios padrões para o solo (camada de 0-10cm) de três inselbergs localizados na Floresta Atlântica no Sul do Estado do Espírito Santo, onde: PA = inselberg Pedra da Aliança, TI = inselberg Três Irmãs e SA = inselberg Santa Angélica.

Atributos químicos	Inselbergs		
	PA	TI	SA
N (kg.ha ⁻¹)	4,82 ±1,68	4,79 ± 0,97	6, 94 ±1,55
C (g.kg ⁻¹)	56,47 ±20,38	62,65 ±13,3	82,70 ±22,8

C/N	13,78 ±1,64	15,27 ±0,92	13,86 ±1,04
C/P	38,74 ±17,96	65,11 ±25,73	28,18 ±9,09
N/P	3,36 ±1,62	5,03 ±2,12	2,36 ±0,71

Análises estatísticas

Para as análises estatísticas, primeiramente os dados foram tabulados e preparados. A normalidade dos dados foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade das variâncias pelo teste de Levene. A maioria dos grupos de dados não atendeu aos pressupostos de normalidade e/ou homocedasticidade, indicando a necessidade de testes não paramétricos. Dessa forma, utilizamos Modelos Lineares de Efeitos Mistos (LMM) para as comparações temporais e espaciais (Inselberg e Composição) e Kruskal-Wallis (devido à não-normalidade e/ou heterogeneidade de variâncias da maioria dos dados) para as comparações entre frações. O teste de Dunn foi utilizado para comparar as diferenças entre frações quando a diferença foi apontada em Kruskal-Wallis.

RESULTADOS

Concentração de nutrientes foliares da serapilheira

A comparação específica entre os tipos de folhas (Mistas, *P. petropolitanum* e *T. reticulata* apontou diferenças significativas para a concentração da maioria dos nutrientes (Tabela 4), excetuando-se as concentrações de P nos três inselbergs e de Ca e Mg no PA.

Tabela 4 - Valores de *p* para a comparação entre as frações foliares (folhas mistas, folhas de *Pseudobombax* e folhas de *Tabebuia*. Valores de *p*<0.05 em negrito indicam diferenças nas concentrações ou estoques de nutrientes no compartimento foliar.

Inselbergs	Compartimento	Nutrientes						
		N	P	K	Ca	Mg	Mn	C
PA	Concentração	0.0000	0.0721	0.0134	0.2611	0.2163	0.0000	0.0070
	Estoque	0.0212	0.1292	0.5741	0.2380	0.1962	0.0050	0.1601
TI	Concentração	0.0000	0.1939	0.1707	0.0073	0.0003	0.0000	0.0001
	Estoque	0.0000	0.0000	0.0000	0.0003	0.0005	0.0000	0.0000
SA	Concentração	0.0005	0.6066	0.0000	0.3053	0.0024	0.0000	0.0846
	Estoque	0.0004	0.0038	0.0236	0.0183	0.0038	0.0000	0.0104

Fonte: o autor.

A concentração total anual de P, K, Mg e Mn e C difere significativamente ($p < 0.05$) entre os inselbergs (Tabela 5). Já as concentrações entre as frações, dentro de cada inselberg, difere significativamente (teste de Kruskal-Wallis + teste post-hoc não paramétrico de Dunn) para todos os nutrientes analisados (Tabela 6). Essa última observação sugere que cada fração da serapilheira (folhas, galhos, galhos, material reprodutivo e resto) apresenta uma assinatura química distinta.

Tabela 5 - Valores de p para a comparação entre os inselbergs da concentração e estoques totais de nutrientes na serapilheira. Valores de $p < 0.05$ em negrito indicam diferenças nas concentrações ou estoques de nutrientes entre os inselbergs (LMM) no total da serapilheira.

Inselbergs	Compartimento	Concentração de Nutrientes						
		N	P	K	Ca	Mg	Mn	Corg
PA, TI e SA	Concentração	0.5401	0.0001	0.0000	0.4448	0.0000	0.0000	0.0000
	Estoque	0.7916	0.1462	0.0746	0.6574	0.2840	0.1262	0.7768

Fonte: o autor.

As folhas mistas (FM) apresentaram teores médios de nitrogênio (N), variando de 19,02 a 20,86 g.kg⁻¹. O fósforo (P) apresentou variações mais discretas, com valores entre 0,73 e 1,12 g.kg⁻¹ nas folhas mistas, mantendo uma proporção relativamente estável entre os locais.

O potássio (K) mostrou-se particularmente elevado nas frações reprodutivas (MR), atingindo até 16,92 g.kg⁻¹ em PA, evidenciando a elevada mobilidade deste elemento e seu papel fisiológico nos tecidos jovens e reprodutivos. Por outro lado, o cálcio (Ca) apresentou teores mais padronizados entre as frações, com exceção da fração MR, que foram bem mais baixos em Ca, como esperado.

O magnésio (Mg) variou entre 0,9 e 3,2 g.kg⁻¹, sem um padrão espacial claro, enquanto o manganês (Mn) apresentou os menores valores absolutos entre os elementos analisados, com destaque para a fração “resto” (R), onde atingiu até 0,26 g.kg⁻¹ em SA.

Tabela 6 - Concentração de nutrientes (g.kg⁻¹) e desvio padrão das diferentes frações da serapilheira anual (fev/23 a jan/24), onde: FM = folhas mistas; FP = folhas de *Pseudobombax*; FT = folhas de *Tabebuia*; G = galho; MR = material reprodutivo; e, R = resto, nos três inselbergs estudados, onde: PA = Pedra da Aliança, TI = Três Irmãs e PA = Pedra da Aliança, da Floresta Atlântica do Estado do Espírito Santo.

Inselberg	Fração	N	P	K	Ca	Mg	Mn
-----------	--------	---	---	---	----	----	----

g.kg-1							
PA		20,86 ±3,55	1,12 ±0,28	8,32 ±1,46	12,93 ±2,58	2,44 ±0,41	0,25 ±0,09
TI	FM	19,41 ±3,31	0,73 ±0,24	5,93 ±1,95	11,97 ±3,58	2,41 ±1,32	0,14 ±0,05
SA		19,02 ±3,81	0,79 ±0,26	6,82 ±1,13	11,73 ±2,28	3,20 ±0,66	0,26 ±0,09
PA		12,36 ±5,45	1,00 ±0,58	10,26 ±2,48	13,75 ±4,22	2,33 ±0,75	0,09 ±0,03
TI	FP	11,33 ±2,88	0,57 ±0,27	6,65 ±3,12	12,37 ±3,51	2,37 ±0,56	0,04 ±0,01
SA		13,01 ±4,17	0,73 ±0,35	9,61 ±2,57	11,03 ±3,82	3,17 ±0,67	0,08 ±0,03
PA		-	-	-	-	-	-
TI	FT	16,05 ±6,12	0,62 ±0,26	4,89 ±1,99	15,20 ±2,85	3,18 ±0,63	0,04 ±0,009
SA		18,24 ±5,59	0,75 ±0,30	6,84 ±3,70	12,22 ±2,49	2,58 ±0,50	0,04 ±0,02
PA		11,85 ±2,81	0,51 ±0,28	5,61 ±2,06	11,72 ±4,52	0,90 ±0,32	0,09 ±0,02
TI	G	10,30 ±2,37	0,44 ±0,11	3,13 ±0,95	12,28 ±3,44	0,90 ±0,21	0,06 ±0,03
SA		10,68 ±2,58	0,43 ±0,14	5,20 ±2,02	12,47 ±3,23	1,61 ±0,46	0,38 ±0,24
PA		18,33 ±7,41	1,48 ±0,60	16,92 ±7,11	4,62 ±3,28	1,66 ±0,41	0,03 ±0,01
TI	MR	20,28 ±4,31	1,26 ±0,42	10,05 ±4,39	5,33 ±2,48	1,24 ±0,43	0,04 ±0,02
SA		15,42 ±6,90	1,04 ±0,52	12,14 ±7,88	5,99 ±3,11	2,09 ±0,53	0,06 ±0,04
PA		23,82 ±5,44	1,63 ±0,85	9,44 ±1,93	10,89 ±3,92	1,79 ±0,36	0,14 ±0,03
TI	R	22,67 ±4,46	1,26 ±0,49	5,51 ±1,53	11,92 ±4,36	2,28 ±0,59	0,10 ±0,03
SA		20,98 ±4,67	1,02 ±0,32	9,08 ±3,85	10,13 ±2,22	2,47 ±0,38	0,16 ±0,08
PA		17,45 ±5,24	1,15 ±0,43*	10,11 ±4,19*	10,78 ±3,61	1,83 ±0,61*	0,12 ±0,08*
TI	Total	16,68 ±5,01	0,81 ±0,35*	6,03 ±2,31*	11,51 ±3,27	2,06 ±0,83*	0,07 ±0,04*
SA		16,22 ±3,90	0,79 ±0,22*	8,28 ±2,41*	10,60 ±2,41	2,52 ±0,61*	0,16 ±0,13*

*indica diferença significativa ($p < 0.05$) nas concentrações de nutrientes entre os inselbergues estudados.

Fonte: o autor.

Estoque de nutrientes foliares

O estoque total de nutrientes na serapilheira não apresentou diferenças significativas entre os inselbergs (Tabela 5) e os estoques entre as frações diferem significativamente ($p < 0.001$) (teste de Kruskal-Wallis + teste post-hoc não paramétrico de Dunn) para todos os nutrientes analisados.

O nitrogênio (N) apresentou estoques totais variando entre 100,2 kg.ha⁻¹ em SA a 112,9 kg.ha⁻¹ em PA. O fósforo (P) manteve valores baixos, inferiores a 8 kg.ha⁻¹ em todos os locais. O cálcio (Ca), por sua vez, apresentou estoques expressivos, chegando a 99,7 kg.ha⁻¹ em PA e 95,7 kg.ha⁻¹ em TI, reforçando o acúmulo desse elemento em tecidos estruturais. O potássio (K) foi o terceiro nutriente mais abundante, com estoques variando entre 40,7 e 69,8 kg.ha⁻¹. O magnésio (Mg) manteve valores próximos entre os inselbergs, com média geral de 15,2 kg.ha⁻¹, enquanto o manganês (Mn) foi o elemento de menor estoque absoluto, variando entre 0,63 e 1,45 kg.ha⁻¹.

Dentro da fração foliar, foi observado diferença significativa ($p < 0.05$) para o estoque dos nutrientes N, P, K, Mn entre as três frações foliares (FM, FP, FT), em cada inselberg. Podemos observar que as frações folhas mistas (FM) e folhas de *Pseudobombax* (FP) foram as principais responsáveis pela maior parte do retorno de nutrientes ao solo (Tabela 7).

Tabela 7 - Estoque de nutrientes ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) e desvio padrão das diferentes frações, onde: FM = folhas mistas; FP = folhas de *Pseudobombax*; FT = folhas de *Tabebuia*; G = galho; MR = material reprodutivo; e, R = resto, nos três inselbergs estudados, onde: PA = Pedra da Aliança, TI = Três Irmãs e PA = Pedra da Aliança, da Floresta Atlântica do Estado do Espírito Santo.

Inselberg	Fração	N	P	K	Ca	Mg	Mn
$\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$							
PA	FM	46,85 $\pm$ 2,3	2,55 $\pm$ 0,1	19,10 $\pm$ 1,1	31,22 $\pm$ 1,7	5,61 $\pm$ 0,3	0,52 $\pm$ 0,02
TI		44,58 $\pm$ 2,1	1,62 $\pm$ 0,1	13,36 $\pm$ 0,6	25,55 $\pm$ 1,0	4,82 $\pm$ 0,2	0,30 $\pm$ 0,01
SA		36,94 $\pm$ 1,5	1,66 $\pm$ 0,1	13,73 $\pm$ 0,6	22,72 $\pm$ 0,9	6,18 $\pm$ 0,2	0,55 $\pm$ 0,02
PA	FP	23,00 $\pm$ 1,7	1,56 $\pm$ 0,1	21,28 $\pm$ 1,6	40,61 $\pm$ 3,8	4,30 $\pm$ 0,3	0,32 $\pm$ 0,03
TI		20,88 $\pm$ 1,1	0,96 $\pm$ 0,05	12,84 $\pm$ 0,8	28,55 $\pm$ 2,1	4,95 $\pm$ 0,3	0,11 $\pm$ 0,008
SA		11,35 $\pm$ 0,8	0,55 $\pm$ 0,02	8,58 $\pm$ 0,5	12,53 $\pm$ 0,9	2,77 $\pm$ 0,2	0,11 $\pm$ 0,01
PA	FT	NA	NA	NA	NA	NA	NA
TI		5,18 $\pm$ 0,4	0,22 $\pm$ 0,02	1,73 $\pm$ 0,1	5,68 $\pm$ 0,4	1,17 $\pm$ 0,1	0,01 $\pm$ 0,0008
SA		19,36 $\pm$ 1,1	0,77 $\pm$ 0,04	7,14 $\pm$ 0,4	15,29 $\pm$ 0,9	3,19 $\pm$ 0,2	0,04 $\pm$ 0,002
PA	G	18,95 $\pm$ 1,2	0,86 $\pm$ 0,06	8,33 $\pm$ 0,5	20,12 $\pm$ 1,2	1,56 $\pm$ 0,1	0,13 $\pm$ 0,006
TI		24,56 $\pm$ 1,0	1,06 $\pm$ 0,04	7,45 $\pm$ 0,3	28,92 $\pm$ 1,1	2,18 $\pm$ 0,1	0,15 $\pm$ 0,007
SA		15,04 $\pm$ 0,8	0,62 $\pm$ 0,03	6,53 $\pm$ 0,3	17,41 $\pm$ 0,9	2,23 $\pm$ 0,1	0,61 $\pm$ 0,04
PA	MR	17,02 $\pm$ 0,3	1,55 $\pm$ 0,11	18,29 $\pm$ 1,4	4,70 $\pm$ 0,3	2,01 $\pm$ 0,1	0,03 $\pm$ 0,002
TI		5,28 $\pm$ 0,3	0,27 $\pm$ 0,01	2,61 $\pm$ 0,2	1,29 $\pm$ 0,1	0,27 $\pm$ 0,01	0,01 $\pm$ 0,0006
SA		4,53 $\pm$ 0,3	0,35 $\pm$ 0,02	2,77 $\pm$ 0,2	2,40 $\pm$ 0,2	0,85 $\pm$ 0,1	0,04 $\pm$ 0,005
PA	R	7,06 $\pm$ 0,3	0,51 $\pm$ 0,02	2,80 $\pm$ 0,1	3,05 $\pm$ 0,1	0,55 $\pm$ 0,02	0,04 $\pm$ 0,001
TI		11,26 $\pm$ 0,3	0,65 $\pm$ 0,02	2,65 $\pm$ 0,06	5,68 $\pm$ 0,1	1,14 $\pm$ 0,03	0,05 $\pm$ 0,001
SA		12,99 $\pm$ 0,5	0,63 $\pm$ 0,02	8,31 $\pm$ 0,5	6,51 $\pm$ 0,2	1,77 $\pm$ 0,1	0,11 $\pm$ 0,004
Total	PA	112,88 $\pm$ 14,71	7,01 $\pm$ 0,82	69,81 $\pm$ 8,34	99,69 $\pm$ 15,29	14,04 $\pm$ 1,99	1,03 $\pm$ 0,18
	TI	111,74 $\pm$ 13,70	4,77 $\pm$ 0,48	40,65 $\pm$ 4,83	95,67 $\pm$ 11,86	14,53 $\pm$ 1,82	0,63 $\pm$ 0,10
	SA	100,20 $\pm$ 10,08	4,57 $\pm$ 0,42	47,06 $\pm$ 3,25	76,86 $\pm$ 6,75	16,98 $\pm$ 1,67	1,45 $\pm$ 0,23

* os estoques de nutrientes não diferiram entre os inselbergs, porém os estoques de nutrientes entre as frações diferiram para todos os nutrientes ($p < 0,05$).

Fonte: o autor.

Relações estequiométricas foliares e carbono orgânico

As relações estequiométricas (Tabela 8) evidenciaram o seguinte padrão: para as razões C/N, em todas as frações e inselbergs, os valores estão abaixo ou próximos de 30, indicando uma serapilheira de alta qualidade, com potencial para rápida decomposição e liberação de nutrientes. Já os valores observados para as razões C/P, entre 430-480, acima da faixa média global (~669), apontam

qualidade intermediária a alta – sugerindo que existe uma limitação por fósforo. Por fim, para as razões N/P em quase todas as frações (exceto materiais reprodutivos de PA e TI), os valores são muito acima de 20, chegando a mais de 1000 - indicando grande limitação por fósforo, ou seja, a decomposição pode ser limitada pela disponibilidade de P.

Tabela 8 - Relações estequiométricas e carbono orgânico das diferentes frações, onde: FM = folhas mistas; FP = folhas de *Pseudobombax*; FT = folhas de *Tabebuia*; G = galho; MR = material reprodutivo; e, R = resto, nos três inselbergs estudados, onde: PA = Pedra da Aliança, TI = Três Irmãs e PA = Pedra da Aliança, da Floresta Atlântica do Estado do Espírito Santo.

Inselberg	Fração	C/P	N/P	C/N	Corg
PA	FM	464	444	19	464
TI		478	752	30	477
SA		456	629	26	456
PA	FP	432	608	14	435
TI		455	1052	23	454
SA		449	811	20	449
PA	FT	NA	NA	NA	NA
TI		460	875	26	459
SA		453	695	25	453
PA	G	454	1066	27	453
TI		461	1123	24	460
SA		441	1150	27	440
PA	MR	455	387	14	454
TI		459	56	3	458
SA		443	555	16	443
PA	R	460	338	16	460
TI		448	440	20	448
SA		448	496	22	447

Fonte: o autor.

DISCUSSÃO

A análise química dos solos dos inselbergs evidenciou concentrações muito baixas de fósforo (P) disponível, com valores variando entre 0,82 e 2,37 mg.dm⁻³, caracterizando uma possível limitação edáfica por P em todos os locais amostrados. Essa deficiência é comum em solos derivados de rochas graníticas-gnáissicas da Mata Atlântica, nos quais o P encontra-se predominantemente adsorvido a óxidos de ferro e alumínio ou incorporado em minerais primários de baixa solubilidade (Soong et al., 2020). Em contraste, os teores de potássio (K) (45 - 81 mg.dm⁻³) e cálcio (Ca) (médias em torno de 3,5 cmol_c.dm⁻³) indicam nível

moderado de fertilidade em bases trocáveis, o que contribui parcialmente para compensar a escassez de P e sustentar a vegetação lenhosa sobre os afloramentos (Zhang et al., 2024). Os teores de magnésio (Mg) foram mais baixos no inselberg Pedra da Aliança ($0,36 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$) e aumentaram em Santa Angélica ($1,11 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$), refletindo heterogeneidade mineral entre os inselbergs. O ferro apresentou valores expressivos, especialmente em Santa Angélica ($\sim 156 \text{ mg}.\text{dm}^{-3}$), reforçando a hipótese de imobilização de fósforo por adsorção a óxidos de Fe (Liu et al., 2021). De modo geral, esses resultados confirmam que os solos de inselbergs apresentam fertilidade química restrita, dominada por limitações fosfatadas e enriquecimento relativo em bases, condizente com ambientes oligotróficos e altamente intemperizados.

Os teores de carbono orgânico (Corg) do solos variaram de 56,47 a 82,70 $\text{g}.\text{kg}^{-1}$, correspondendo a um elevado conteúdo de matéria orgânica, já que valores acima de 50 $\text{g}.\text{kg}^{-1}$ são raros e geralmente associados a ambientes com acúmulo de serapilheira, vegetação densa ou condições que favorecem a preservação da matéria orgânica (Kome et al., 2021; Adekiya et al., 2023). Esses valores sugerem acúmulo significativo de material orgânico na superfície (observação pessoal), favorecido pela baixa profundidade efetiva e pela lenta decomposição sob microclima mais seco dos inselbergs (Belle et al., 2022; Zhang et al., 2025). O nitrogênio (N) total acompanhou o padrão do carbono orgânico (Corg), variando entre 4,79 e 6,94 $\text{kg}.\text{ha}^{-1}$, refletindo eficiente retenção de N na camada superficial, provavelmente associado à serapilheira e à biomassa microbiana (Sayer et al., 2021; Gao et al., 2022). As relações C/N entre 13,7 e 15,3 indicam matéria orgânica com boa qualidade e tendência à mineralização, sugerindo que o N está relativamente disponível para as plantas e microrganismos decompositores (Tipping et al., 2016; Sayer et al., 2021). A baixa relação C/N e a eficiente retenção de nitrogênio na camada superficial dos solos inselbergs indicam uma matéria orgânica de alta qualidade, com N relativamente disponível para plantas e microrganismos, favorecendo a ciclagem rápida de nutrientes nesses solos. Assim, ainda que a reserva total de nutrientes seja modesta, a dinâmica do C e N denota solos biologicamente ativos, com potencial de rápida ciclagem interna desses elementos, aspecto fundamental para a manutenção da vegetação sobre substratos pobres e rasos como são os solos de afloramentos rochosos.

As relações estequiométricas reforçam a condição de limitação por fósforo nos solos dos inselbergs. As razões C/P variaram de 28,2 a 65,1, enquanto N/P oscilou entre 2,4 e 5,0, valores muito inferiores aos encontrados em ecossistemas tropicais mais férteis, evidenciando a escassez de P em relação ao C e ao N (Tipping et al., 2020). Por outro lado, as relações C/N relativamente baixas (~14-15) confirmam eficiência na decomposição da matéria orgânica e rápida mineralização de nitrogênio, corroborando a boa qualidade observada para a serapilheira (Luo et al., 2020). Essa combinação de baixos teores de P e adequada disponibilidade de N caracteriza solos desbalanceados do ponto de vista estequiométrico, onde o P constitui o principal elemento limitante à produtividade primária e à decomposição microbiana (Awoonor et al., 2023). Tais condições são típicas de ecossistemas sobre rochas expostas, nos quais o intemperismo físico predomina sobre o químico e a ciclagem de nutrientes apresenta grande dependência da serapilheira e das interações biológicas na superfície do solo (Finlay et al., 2020; Von Blanckenburg et al., 2021).

De maneira geral, as concentrações de nutrientes mostraram-se coerentes com o comportamento esperado para espécies lenhosas adaptadas a ambientes rupestres, nos quais a ciclagem de nutrientes é limitada pela baixa disponibilidade edáfica e pela elevada heterogeneidade ambiental. A concentração total de P, K, Mg e Mn na serapilheira difere significativamente entre os três inselbergs estudados (PA, TI e SA). Isso sugere que o fator local (tipo de vegetação dominante ou condições edáficas) é um forte determinante da qualidade nutricional da serapilheira. Um estudo realizado por Freitas et al. (2022), com serapilheira acumulada, encontraram concentrações de macronutrientes (N= 13,71 g.kg⁻¹, P= 1,41 g.kg⁻¹, K= 3,81 g.kg⁻¹, Ca= 12,80 g.kg⁻¹, Mg= 3,36 g.kg⁻¹) sendo esses valores semelhantes aos valores encontrados para os três inselbergs (PA, TI e SA) do presente estudo. Entretanto, as concentrações de nitrogênio (PA= 17,45 g.kg⁻¹, TI= 16,68 g.kg⁻¹ e SA= 16,22 g.kg⁻¹) e potássio (PA= 10,11 g.kg⁻¹, TI= 6,03 g.kg⁻¹ e SA= 8,28 g.kg⁻¹) foram bem superiores do que os valores (N= 13,71 g.kg⁻¹ e K= 3,81 g.kg⁻¹) encontrados no estudo de Freitas et al. (2022). Essas diferenças provavelmente refletem diretamente a composição estrutural e funcional das comunidades, especialmente a presença ou ausência de Fabaceae, e determinam a eficiência dos processos de decomposição e mineralização em cada ambiente (Martinelli

et al., 2021). Coletivamente, os resultados demonstram que, apesar de todos os inselbergs estarem submetidos a condições edáficas e microclimáticas semelhantes, a diversidade funcional pode estar desempenhando um papel central na manutenção da fertilidade e na resiliência ecológica das vegetações lenhosas sobre afloramentos rochosos da Mata Atlântica (De Paula et al., 2015; Schmitt et al., 2020). Sabe-se que comunidades com maior diversidade funcional apresentam maior capacidade de manter funções ecossistêmicas, como produtividade e ciclagem de nutrientes, mesmo sob condições ambientais adversas (Schmitt et al., 2020).

Mesmo dentro do grupo de folhas, as frações de espécies específicas (*P. petropolitanum* - FP e *T. reticulata* - FT) e a folha mista (FM) apresentam diferenças significativas nas concentrações e estoques de nutrientes. Tais resultados demonstram que as diferentes frações foliares (FM, FP, FT) possuem qualidade química e estoques de nutrientes significativamente distintos ($p < 0,05$), sendo as frações FM e FP foram as principais responsáveis pela maior parte do retorno de nutrientes ao solo evidenciando seu papel central na ciclagem biogeoquímica local.

. Esta variação comprova que a serapilheira nos inselbergs não é um recurso homogêneo, mas sim um mosaico de materiais com diferentes qualidades. Esse padrão está alinhado com a conhecida heterogeneidade ambiental dessas formações, que favorece ao estabelecimento de espécies vegetais com estratégias nutricionais diversas (Porembski, 2007). Espécies diferentes, ao depositarem folhas com uma gama de diferentes composições químicas acabam criando um ‘menu’ variado para os decompositores, que é o primeiro passo para modular a ciclagem de nutrientes (Kou et al., 2020).

As folhas de *Pseudobombax petropolitanum* (FP) e *Tabebuia reticulata* (FT) apresentaram assinaturas diferenciadas quando comparadas entre si e com a fração mista (FM). Por exemplo, a relação C/N mais baixa nas folhas mistas (FM) em todos os inselbergs, conforme Tabela 8, sugere um material de maior qualidade e potencial de decomposição mais rápido quando comparado às frações das espécies específicas (Liu et al., 2022). Em contrapartida, as relações C/P e N/P um pouco mais elevadas observadas em FP e FT (Tabela 8) indicam uma possível limitação por P nestas espécies, o que é típico de plantas adaptadas a solos oligotróficos como os dos inselbergs (Pang et al., 2018). Essa

estratégia resulta em uma serapilheira de qualidade inferior, que se decompõe mais lentamente, corroborando a premissa de que espécies de ambientes estressantes produzem tecidos recalcitrantes como estratégia de conservação de nutrientes (Aerts, 1997).

Esta dicotomia na qualidade da serapilheira é fundamental para entender a estabilidade do estoque total de nutrientes. Para os inselbergs TI e SA foi observado diferença significativa para a maioria dos nutrientes analisados quando comparados a concentração. Este equilíbrio dinâmico entre qualidade e quantidade é um componente essencial da homeostase ecológica em sistemas sujeitos a estresse (Odum & Barrett, 1971).

A significativa diferença na qualidade das frações foliares é a peça-chave que explica a resiliência dos ecossistemas que se desenvolvem sobre afloramentos rochosos, como a vegetação lenhosa de inselbergs. A diversidade funcional da vegetação, representada pela coexistência de espécies com estratégias nutricionais contrastantes, fornece a redundância necessária para manter a função ecossistêmica da ciclagem de nutrientes (Biggs et al., 2020). Logo, a estabilidade do estoque total de nutrientes nos inselbergs surge não dá uniformidade e sim da complementaridade funcional entre os componentes da serapilheira, onde a variação na qualidade de cada fração (e suas peculiaridades) assegura a estabilidade do funcionamento geral do ecossistema.

A baixa fertilidade do solo influencia a menor estrutura da comunidade de plantas lenhosas e, conseqüentemente, ambos os fatores são responsáveis pela menor produtividade primária, que se reflete na menor produção de serapilheira nos ecossistemas (Costa et al., 2020). A produção de serapilheira está diretamente relacionada com o estoque de nutrientes. Em nosso estudo, o estoque total de nutrientes na serapilheira não apresentou diferenças significativas entre os três inselbergs (PA, TI e SA) estudados, sugerindo que apesar das variações na concentração, o volume total de biomassa e, conseqüentemente, o estoque total de nutrientes, é relativamente estável no tempo e espaço. A ausência de diferenças significativas no estoque total de nutrientes entre os inselbergs indica a presença de mecanismos reguladores intrínsecos ao funcionamento da vegetação lenhosa sobre afloramentos rochosos. Embora tenham sido observadas variações nas concentrações dos nutrientes e no volume de serapilheira entre as áreas, o equilíbrio entre qualidade

química e quantidade de biomassa acumulada sugere uma dinâmica compensatória, característica de sistemas submetidos a estresse hídrico e baixa fertilidade (Wang et al., 2024). Esse padrão de equilíbrio entre qualidade e quantidade da serapilheira é amplamente reconhecido na literatura como um componente essencial da homeostase ecológica (Odum & Barrett, 1971). Em tais condições a produção e a decomposição tendem a operar de forma acoplada, promovendo homeostase funcional e mantendo a ciclagem de nutrientes relativamente constante no espaço (Odum & Barrett, 1971). Assim, mesmo variações locais na taxa de decomposição - acelerada em materiais de maior qualidade ou retardada em serapilheira mais recalcitrante - resultam em estoques finais similares, reforçando o caráter conservativo e a eficiência biogeoquímica da vegetação de inselbergs (Giweta, 2020; Wang et al., 2022).

O cálcio (Ca) apresentou comportamento distinto - estabilidade - entre as diferentes frações da serapilheira quando comparado aos demais nutrientes, refletindo sua dinâmica biogeoquímica particular. Diferentemente de nutrientes como N e Mn, que mostraram variação significativa entre frações, o Ca demonstrou menor sensibilidade à compartimentalização do material em decomposição. Esta estabilidade relativa sugere que o Ca, uma vez incorporado à serapilheira, mantém-se de forma mais homogênea entre os compartimentos, possivelmente devido à sua forte associação com estruturas vegetais recalcitrantes e menor mobilidade durante o processo decomposicional (Aerts, 1997; Ranjbar & Jalali, 2012; Bradford et al., 2016). A ausência de variação significativa em múltiplas comparações indica que a ciclagem do Ca segue um padrão mais conservativo, independentemente do tipo de resíduo vegetal analisado (Ranjbar & Jalali, 2012).

Na comparação específica entre os tipos foliares, o cálcio (Ca) não apresentou variação significativa na concentração entre as espécies dominantes na maioria dos inselbergs analisados. Esta homogeneidade na composição foliar sugere que as plantas, independentemente de sua identidade taxonômica ou estratégia ecológica, mantêm concentrações similares de cálcio em seus tecidos, possivelmente como resultado de regulação fisiológica conservativa ou de limitações impostas pela disponibilidade ambiental comum (Metali et al., 2015; Hu et al., 2023). A exceção ocorreu no inselberg Três Irmãs, onde foi detectada variação significativa, indicando que condições pedológicas ou

composições florísticas particulares podem modular o conteúdo de Ca nas folhas. Este padrão geral de estabilidade contrasta com a variabilidade observada para os outros nutrientes, destacando o caráter mais homeostático do cálcio na vegetação dos inselbergs (Sardans et al., 2021; Hu et al., 2023).

A comparação entre inselbergs revelou que o cálcio (Ca) não variou significativamente na concentração entre PA e SA, embora tenha apresentado diferenças nos estoques em TI e SA. Esta dissociação entre concentração e estoque sugere que, enquanto o conteúdo relativo de cálcio no material vegetal mantém-se similar nos diferentes afloramentos rochosos, a quantidade absoluta acumulada na serapilheira é influenciada por fatores locais como produtividade primária, taxa de decomposição diversidade microbiana (Yue et al., 2021) ou características abióticas específicas de cada inselberg. A estabilidade na concentração entre locais reforça a hipótese de que a disponibilidade de cálcio pode ser uniformemente limitante nestes ambientes, impondo um controle homeostático similar sobre a composição química foliar da vegetação, independentemente das diferenças florísticas entre os inselbergs estudados (Porembski & Barthlott, 2000; Sterner & Elser, 2003; Chapin III et al., 2011).

A serapilheira apresenta alta qualidade química (C/N baixo) e potencial para rápida decomposição, especialmente nas frações foliares e reprodutivas. Entretanto, as relações N/P bem elevadas sugerem limitação por fósforo, um padrão típico de ecossistemas sobre rocha, onde o P é escasso e fortemente retido nos minerais do solo. A maioria dos valores de C/N e C/P está próxima ou abaixo das médias globais (Zhang et al., 2019), indicando serapilheira de qualidade intermediária a alta, com potencial para decomposição relativamente rápida e boa liberação de nutrientes. Valores de N/P acima de 20 sugerem, em alguns casos, possível limitação por fósforo (Güsewell, 2004).

As relações estequiométricas da serapilheira nos inselbergs revelam padrões consistentes com ecossistemas tropicais sobre substratos oligotróficos. Os valores de C/N observados (14-30) situam-se dentro da faixa considerada de decomposição intermediária a rápida quando comparados com estudos globais sobre serapilheira florestal. Especificamente, as frações MR (Material Reprodutivo) em PA (C/N = 14) e FP (Folhas de *Pseudobombax*) no mesmo local (C/N = 14) apresentam valores notavelmente baixos, próximos aos reportados por Berg & Mcclaugherty (2008) para serapilheira de alta qualidade em florestas

tropicais. Esta condição favorece a atividade microbiana e a mineralização mais eficiente, caracterizando estas frações como material de boa qualidade nutricional. Contudo, frações como G (Galho) em PA (C/N = 27) e FM (Folhas Mistas) em TI (C/N = 30) aproximam-se dos limiares de recalcitrância mencionados por Prescott (2010), sugerindo decomposição mais lenta.

A dinâmica do fósforo no sistema evidencia claramente a condição oligotrófica característica dos inselbergs, onde os valores da razão N/P apresentam padrões bem elucidativos: as frações G (Galho) em todos os inselbergs exibiram razões N/P criticamente elevadas (1066-1150), muito superiores ao limiar de 20-25 proposto por Güsewell (2004) como indicativo de forte limitação por fósforo, confirmando a limitação fosfatada característica dos ecossistemas da Mata Atlântica sobre afloramentos rochosos. Estes valores são consistentes com estudos em solos tropicais altamente intemperizados, como os reportados por Vitousek et al. (2010) para ecossistemas sobre rochas cristalinas. Em contraste, o Material Reprodutivo (MR) em TI (N/P = 56) apresenta um padrão singular, possivelmente refletindo estratégias alocativas diferenciadas, semelhantes às observadas por Townsend et al. (2007) em espécies adaptadas a ambientes pobres em nutrientes. Os teores de Carbono Orgânico (Corg), consistentemente elevados em todas as frações (440-478), corroboram achados de Sayer et al. (2006) sobre a dominância deste elemento em serapilheira de ecossistemas tropicais, indicando que, apesar das variações nas relações estequiométricas, a base energética para decompositores mantém-se adequada. Assim sendo, embora a serapilheira apresente boa qualidade nutricional geral para a decomposição, o sistema sofre forte limitação por fósforo, particularmente nas frações lenhosas, padrão este típico de ecossistemas sobre afloramentos rochosos oligotróficos (pobre em nutrientes). A coexistência entre frações com distintas qualidades nutricionais confere resiliência ao sistema de ciclagem de nutrientes nestes ambientes restritivos.

CONCLUSÕES

Os resultados obtidos permitem concluir que as espécies dominantes *Pseudobombax petropolitanum* e *Tabebuia reticulata* contribuem de maneira diferenciada para a qualidade e o estoque de nutrientes na serapilheira dos inselbergs estudados. A acentuada limitação por fósforo observada nos solos e

nas relações estequiométricas da serapilheira modulou a qualidade química das frações, reforçando que a ciclagem de nutrientes nos inselbergs é dependente das características funcionais das espécies e da composição da serapilheira.

As frações foliares diferem significativamente entre si, revelando assinaturas nutricionais próprias para FP, FT e FM. O padrão observado também permitiu testar a Hipótese 1 (*T. reticulata* apresentaria teores inferiores de N e P quando comparada ao *P. petropolitanum*) que não foi corroborada.

Apesar das diferenças químicas entre frações e inselbergs, os estoques totais de nutrientes não diferiram significativamente entre os inselbergs PA, TI e SA, indicando uma compensação entre qualidade química e quantidade de biomassa acumulada. Entretanto, foram observados maiores concentrações e estoques dos nutrientes analisados nas frações foliares e maior conteúdo de Ca e C nos galhos.

Os resultados mostraram que o inselberg Santa Angélica (dominado por *T. reticulata*) não apresentou uma qualidade nutricional mais baixa da serapilheira. Com base na razão C/P (importante indicador de qualidade), o inselberg Três Irmãs (TI) apresenta a serapilheira com a qualidade química inferior dentre os três inselbergs. Assim, a Hipótese 2, que previa menor qualidade em SA, que não foi corroborada. Os estoques totais permaneceram equivalentes entre os inselbergs, evidenciando o mecanismo compensatório descrito na discussão.

De forma integrada, os resultados evidenciam que a serapilheira dos inselbergs funcionam como um mosaico funcional, onde as frações de alta qualidade (FM) promovem rápida ciclagem de nutrientes, enquanto frações mais recalcitrantes (FP e FT) contribuem para o acúmulo e a estabilização dos estoques ao longo do tempo.

REFERÊNCIAS

- ADEKIYA, Aruna Olasekan et al. Enhancing organic carbon content in tropical soils: strategies for sustainable agriculture and climate change mitigation. **The Open Agriculture Journal**, v. 17, n. 1, 2023.
- AERTS, Rien. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos**, p. 439-449, 1997.
- AWOONOR, Johnny Kofi; DOGBEY, Bright Fafali; SALIS, Ibrahim. Human-induced land use changes and phosphorus limitation affect soil microbial biomass and ecosystem stoichiometry. **Plos one**, v. 18, n. 8, p. e0290687, 2023.
- BELLÈ, Severin-Luca et al. Soil organic carbon stocks and quality in small-scale tropical, sub-humid and semi-arid watersheds under shrubland and dry deciduous forest in southwestern India. **Geoderma**, v. 409, p. 115606, 2022.
- AERTS, Rien. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. **Oikos**, p. 439-449, 1997.
- ALENCAR, Mery Ingrid Guimarães de et al. "Blooming" of litter-mixing effects: the role of flower and leaf litter interactions on decomposition in terrestrial and aquatic ecosystems. **Biogeosciences**, v. 21, n. 13, p. 3165-3182, 2024.
- ALLEN, S. E. et al. **Chemical analysis of ecological materials**. Blackwell Scientific Publications, 1989.
- ALVES, R. J. V. Morphological age determination and longevity in some *Vellozia* populations in Brazil. **Folia Geobotanica & Phytotaxonomica**, p. 55-59, 1994.
- BENITES, V. M. et al. Soils associated with rock outcrops in the Brazilian mountain ranges Mantiqueira and Espinhaço. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 569-577, 2007.
- BERG, Björn; MCCLAUGHERTY, Charles. **Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2008.
- BIGGS, Christopher R. et al. Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. **Ecosphere**, v. 11, n. 7, p. e03184, 2020.
- BRADFORD, Mark A. et al. Future directions: understanding the dominant controls on litter decomposition. **Journal of Ecology**, p. 229-238, 2016.
- CALDEIRA, M. V. W. et al. Quantificação de serapilheira e de nutrientes em uma Floresta Ombrófila Densa. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 29, n. 1, p. 53-68, 2008.
- CALDEIRA, M. V. W. et al. Ciclagem de nutrientes, via deposição e acúmulo de serapilheira, em ecossistemas florestais. **Tópicos em ciências florestais. Visconde do Rio Branco: Suprema**, p. 57-82, 2010.

CAMARA, R. et al. Relação entre sucessão secundária, solo e serapilheira em uma Reserva Biológica no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Ciência Florestal**, v. 28, p. 674-686, 2018.

CAMPELLO, M. S. Caracterização tecnológica de granitos ornamentais. Belo Horizonte, 123fls. **Dissertação de Mestrado** - Universidade Federal de Minas Gerais, 2000.

CARVALHO, Paulo Ernani Ramalho. **Espécies arbóreas brasileiras**, 2008.

CHAVE, Jerome et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

CHAPIN III, F. Stuart; MATSON, Pamela A.; VITOUSEK, Peter M. The ecosystem concept. In: **Principles of terrestrial ecosystem ecology**. New York, NY: Springer New York, p. 3-22, 2011.

COSTA, Alan N. et al. Linking the spatiotemporal variation of litterfall to standing vegetation biomass in Brazilian savannas. **Journal of Plant Ecology**, v. 13, n. 5, p. 517-524, 2020.

COUTO, D. R. et al. Checklist of the Bromeliaceae from Pedra dos Pontões, Mimoso do Sul, Espírito Santo, Brazil, with four first records for the state. **Biota Neotropica**, v. 13, p. 113-120, 2013.

COUTO, D. R. et al. Vascular epiphytes on *Pseudobombax* (Malvaceae) in rocky outcrops (inselbergs) in Brazilian Atlantic Rainforest: basis for conservation of a threatened ecosystem. **Rodriguésia**, v. 67, p. 583-601, 2016.

COUTO, D. R. et al. Floristic composition of a Neotropical inselberg from Espírito Santo state, Brazil: an important area for conservation. **Check List**, v. 13, n. 1, p. 2043-2043, 2017.

COUTO, D. R. et al. Surface roots as a new ecological zone for occurrence of vascular epiphytes: a case study on *Pseudobombax* trees on inselbergs. **Plant Ecology**, v. 220, n. 11, p. 1071-1084, 2019.

COUTO, D. R.; KESSOUS, I. M.; COSTA, Andrea F. A new species of *Vriesea* (Bromeliaceae) from Pedra dos Pontões, Espírito Santo, Brazil: an area of endemism for Bromeliaceae at Atlantic Forest. **Phytotaxa**, v. 433, n. 2, p. 167-173, 2020.

COUTO, D. R. et al. Floristic composition, structure and species-area relationships on a neotropical inselberg in southeastern Brazil. **Rodriguésia**, v. 72, 2021.

COUTO, D. R.; FRANCISCO, T. M.; NASCIMENTO, M. T. Commensalistic epiphyte–phorophyte networks in woody vegetation of tropical inselbergs: Patterns of organization and structure. **Austral Ecology**, 2022.

COUTO, Dayvid Rodrigues et al. A new epilithic bromeliad (*Stigmatodon*, Tillandsioideae) from Pedra dos Três Pontões, Espírito Santo, Brazil, with an

emended combination for the genus. **Plant Ecology and Evolution**, v. 156, n. 2, p. 215-224, 2023.

COUTO, Dayvid Rodrigues et al. Woody vegetation on tropical inselbergs: floristic-structural characterization and aboveground carbon storage. **Journal of Mountain Science**, p. 1-18, 2025.

COVRE, Joao Mario Comper. FLORA E ECOLOGIA DE COMUNIDADES LENHOSAS DE INSELBERGS NA BACIA DO RIO ITAPEMIRIM ESPÍRITO SANTO, BRASIL. **Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais)**, 110f., 2021.

COVRE, J. M. C.; COUTO, D. R.; DIAS, H. M.; ZORZANELLI, J. P. F. Vascular plants on inselberg landscapes in Espírito Santo state: bases for the creation of a protected area in southeastern Brazil. **Acta Scientiarum**. Biological Sciences, 43, e54760, 2021.

COVRE, João Mário Comper et al. Woody vegetation in Atlantic Forest inselbergs: floristic similarity, patterns of richness, pollination/dispersal syndromes, and influence of climatic variables. **Biota Neotropica**, v. 25, n. 3, p. e20251796, 2025.

CUNHA NETO, F. V. et al. Acúmulo e decomposição da serapilheira em quatro formações florestais. **Ciência Florestal**, v. 23, p. 379-387, 2013.

DE PAULA, Luiza FA et al. Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2239-2253, 2015.

DE PAULA, L. F. A. et al. Sugar Loaf Land in south-eastern Brazil: a centre of diversity for mat-forming bromeliads on inselbergs. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 459-476, 2016.

DE MORAES NETO, S.P. Particularidades biológicas de espécies de ipês de ocorrência no Cerrado Brasileiro. Planaltina-DF, 2021.

DICK G., Schumacher M. V. Litterfall in the Semideciduous Seasonal Forest in southern Brazil. **Floresta e Ambiente**; 27(2): e20180298, 2020.

DIÓGENES, Francisco Edislan Gurgel et al. Caracterização física e determinação do teor de extrativos da madeira de Embiratanha. **Adv. For. Sci**, v. 6, p. 755-759, 2019.

ESPIG, S. A. et al. Sazonalidade, composição e aporte de nutrientes da serapilheira em fragmento de Mata Atlântica. **Revista Árvore**, v. 33, n. 5, p. 949-956, 2009.

EWEL, J. J. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. **The Journal of Ecology**, p. 293-308, 1976.

FINLAY, Roger D. et al. Reviews and syntheses: Biological weathering and its consequences at different spatial levels—from nanoscale to global scale. **Biogeosciences**, v. 17, n. 6, p. 1507-1533, 2020.

FRANCISCO, T. M. et al. Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. **Austral Ecology**, v. 43, n. 8, p. 903-914, 2018.

FRANCISCO, T. M. et al. Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte–phorophyte network in a tropical cloud forest. **Biotropica**, v. 51, n. 4, p. 509-518, 2019.

FRANCISCO, Talitha Mayumi et al. Inselbergs from Brazilian Atlantic Forest: high biodiversity refuges of vascular epiphytes from Espírito Santo. **Biodiversity and Conservation**, v. 32, n. 7, p. 2561-2584, 2023.

FREITAS, Carlos Antônio Araújo de et al. Serapilheira acumulada em complexo rupestre de granito, Mimoso do Sul, ES. **Revista Árvore**, v. 39, n. 4, p. 671-681, 2015.

FREITAS, Carlos Antônio Araújo de et al. Contribution of Pseudobombax aff. petropolitanum to Nutrient Cycling in Woody Vegetation from a Neotropical Inselberg. **Floresta e Ambiente**, v. 29, n. 4, p. e20220034, 2022.

FRESCHET, Grégoire T. et al. Linking litter decomposition of above-and below-ground organs to plant–soil feedbacks worldwide. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 4, p. 943-952, 2013.

GAO, Decai et al. Three-dimensional mapping of carbon, nitrogen, and phosphorus in soil microbial biomass and their stoichiometry at the global scale. **Global Change Biology**, v. 28, n. 22, p. 6728-6740, 2022.

GIÁCOMO, R. G. et al. Aporte e decomposição de serapilheira em áreas de cerrado e mata mesofítica na estação ecológica de Pirapitinga-MG. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 4, p. 669-680, 2012.

GIWETA, Mekonnen. Role of litter production and its decomposition, and factors affecting the processes in a tropical forest ecosystem: a review. **Journal of Ecology and Environment**, v. 44, n. 1, p. 11, 2020.

GODINHO, T. de O. et al. Biomassa, macronutrientes e carbono orgânico na serapilheira depositada em trecho de floresta Estacional Semidecidual Submontana, ES. **Scientia Forestalis**, Piracicaba, v. 41, n. 97, p. 131-144, 2013.

GODINHO, Tiago de Oliveira et al. Quantificação de biomassa e nutrientes na serapilheira acumulada em trecho de Floresta Estacional Semidecidual Submontana, ES. **Cerne**, v. 20, p. 11-20, 2014.

GOMES JÚNIOR, D. et al. Serapilheira acumulada, estoque de nutrientes e decomposição em um fragmento de Floresta Atlântica. **Revista Ambiente & Água**, v. 17, n. 2, 2022.

GRIBEL, R. Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): a probable case of pollination by marsupials in Central Brazil. **Biotropica**, v. 20, n. 4, p. 344-347, 1988.

GRIPP, A. da R. et al. Precipitation deficits and high temperature increase leaf litterfall in open restinga vegetation, in southern Brazil. **Oecologia Australis**, 2020.

GRÖGER, A.; HUBER, O. Rock outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: their main vegetation types and floristic components. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 599-609, 2007.

GÜSEWELL, Sabine; VERHOEVEN, Jos TA. Litter N: P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of graminoid leaf litter. **Plant and Soil**, v. 287, n. 1, p. 131-143, 2006.

HAGHVERDI, K.; KOOCH, Y. Effects of diversity of tree species on nutrient cycling and soil-related processes. **Catena**, v. 178, p. 335-344, 2019.

HÄTTENSCHWILER, Stephan; TIUNOV, Alexei V.; SCHEU, Stefan. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 36, n. 1, p. 191-218, 2005.

HOBBIE, S. E. Effects of plant species on nutrient cycling. **Trends in ecology & evolution**, v. 7, n. 10, p. 336-339, 1992.

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

HU, Meng et al. Inter-and Intra-Population Variation of Foliage Calcium and Magnesium in Two Chinese Pine Species. **Plants**, v. 12, n. 3, p. 562, 2023.

INKOTTE, J. et al. Métodos de avaliação da ciclagem de nutrientes no bioma Cerrado: uma revisão sistemática. **Ciência Florestal**, v. 29, p. 988-1003, 2019.

JACOBI, C. M. et al. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 7, p. 2185-2200, 2007.

JACOBI, C. M. et al. Iron geosystems: priority areas for conservation in Brazil. **Mining in ecologically sensitive landscapes**, p. 55-78, 2015.

JERÔNIMO JÚNIOR, R. A. da C. et al. Leaf Chemistry Patterns in Populations of a Key Lithophyte Tree Species in Brazil's Atlantic Forest Inselbergs. **Forests**, v. 16, n. 7, p. 1186, 2025.

KINDEL, A. et al. Efeito do extrativismo seletivo de espécies arbóreas da Floresta Atlântica de Tabuleiros na matéria orgânica e outros atributos do solo. **Revista brasileira de ciência do solo**, v. 23, p. 465-474, 1999.

KOME, Georges Kogge; ENANG, Roger Kogge; YERIMA, Bernard Palmer Kfuban. Soil organic carbon distribution in a humid tropical plain of Cameroon: Interrelationships with soil properties. **Applied and Environmental Soil Science**, v. 2021, n. 1, p. 6052513, 2021.

KOU, Liang et al. Diversity-decomposition relationships in forests worldwide. **Elife**, v. 9, p. e55813, 2020.

KRUCKEBERG, A. R. **Geology and plant life: the effects of landforms and rock types on plants**. University of Washington Press, 2004.

LARSON, D. W.; MATTHES, U.; KELLY, P. E. Cliff Ecology. Pattern and Process in Cliff Ecosystems. Cambridge Studies in Ecology. **Cambridge University Press**, 99 Cambridge, 2000.

LAVOREL, S. et al. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?. In: **Terrestrial ecosystems in a changing world**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 149-164 2007.

LIU, Jing et al. Adsorption of phosphate and cadmium on iron (oxyhydr) oxides: A comparative study on ferrihydrite, goethite, and hematite. **Geoderma**, v. 383, p. 114799, 2021.

LIU, Jiaying et al. Litter mixing promoted decomposition rate through increasing diversities of phyllosphere microbial communities. **Frontiers in microbiology**, v. 13, p. 1009091, 2022.

LOURENCO JR, Jehova et al. Soil-associated drivers of plant traits and functional composition in Atlantic Forest coastal tree communities. **Ecosphere**, v. 12, n. 7, p. e03629, 2021.

LUO, G. et al. Soil carbon, nitrogen, and phosphorus cycling microbial populations and their resistance to global change depend on soil C: N: P stoichiometry. *mSystems*, 5 (3), e00162–e00120 [em linha]. 2020.

MARAFIGA, J. S. et al. Deposição de nutrientes pela serapilheira em um fragmento de Floresta Estacional Decidual no Rio Grande do Sul. **Revista Ceres**, v. 59, n. 6, p. 765-771, 2012.

MARTINELLI, G. Mountain biodiversity in Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 4, p. 587-597, 2007.

MARTINELLI, L. A.; LINS, Sílvia RM; DOS SANTOS-SILVA, Jéssica C. Fine litterfall in the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica**, v. 49, n. 4, p. 443-451, 2017.

MEDINILLA, P. C. **Aporte e decomposição de serapilheira em um fragmento de Cerrado sensu stricto**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Tocantins, Pós Graduação em Ciências Florestais e Ambientais, 2017.

METALI, Faizah et al. Controls on foliar nutrient and aluminium concentrations in a tropical tree flora: phylogeny, soil chemistry and interactions among elements. **New Phytologist**, v. 205, n. 1, p. 280-292, 2015.

MORFFI-MESTRE, Hernán et al. Leaf litter decomposition rates: influence of successional age, topography and microenvironment on six dominant tree species in a tropical dry forest. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 6, p. 1082233, 2023.

MONGE, M. et al. *Cololobus ruschianus* (Vernonieae, Asteraceae), a Threatened Narrow Endemic Species from Atlantic Forest Inselbergs, Espírito Santo, Brazil. **Systematic Botany**, v. 46, n. 4, p. 1114-1120, 2021.

MUCINA, L.; WARDELL-JOHNSON, G. W. Landscape age and soil fertility, climatic stability, and fire regime predictability: beyond the OCBIL framework. **Plant and Soil**, v. 341, n. 1, p. 1-23, 2011.

ODUM, E. P.; BARRETT, G. W. **Fundamentals of ecology**, 1971.

PATOINE, Guillaume et al. Tree litter functional diversity and nitrogen concentration enhance litter decomposition via changes in earthworm communities. **Ecology and Evolution**, v. 10, n. 13, p. 6752-6768, 2020.

PAULA, R. R. et al. Aporte de nutrientes e decomposição da serapilheira em três fragmentos florestais periodicamente inundados na Ilha da Marambaia, RJ. **Ciência Florestal**, v. 19, n. 2, p. 139-148, 2009.

POREMBSKI, S. et al. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity and distributions**, v. 4, n. 3, p. 107-119, 1998.

POREMBSKI, Stefan. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 579-586, 2007.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Ed.). **Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. Springer Science & Business Media, 2012.

PRESCOTT, Cindy E. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils?. **Biogeochemistry**, v. 101, n. 1, p. 133-149, 2010.

PROCTOR, J. Tropical Forest litterfall. I. Problems of data comparison. In: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C.; Chadwick, A. C. **Tropical rain forest and managemnet**. *Blackwell Scientific Publications*, p. 267-273. 1983.

PROCTOR, John. Nutrient cycling in primary and old secondary rainforests. **Applied Geography**, v. 7, n. 2, p. 135-152, 1987.

RANJBAR, Faranak; JALALI, Mohsen. Calcium, magnesium, sodium, and potassium release during decomposition of some organic

residues. **Communications in soil science and plant analysis**, v. 43, n. 4, p. 645-659, 2012.

REATTO, A.; CORREIA, J. R.; SPERA, S. T. Solos do Bioma do Cerrado: aspectos pedológicos. In **Cerrado: ecologia e flora** (SM Sano, SP Almeida, JF Ribeiro, eds.). Embrapa-CPAC, 107-149, 2008.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In **Cerrado: ecologia e flora** (SM Sano, SP Almeida, JF Ribeiro, eds.). Embrapa-CPAC, 151-212, 2008.

ROSSATTO, Davi Rodrigo; HOFFMANN, William Arthur; FRANCO, Augusto César. Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest–savanna boundary. **Functional ecology**, v. 23, n. 4, p. 689-698, 2009.

SAITER, F. Z. et al. Rain Forests: Floristics. **International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)**. Oxford: UNESCO, EOLSS Publishers, p. 203-228, 2009.

SANTOS, G. L. dos et al. Ciclagem de nutrientes em diferentes condições topográficas em Floresta Estacional Semidecidual, Pinheiral-RJ. **Ciência Florestal**, v. 29, p. 1737-1747, 2019.

SARDANS, Jordi et al. Empirical support for the biogeochemical niche hypothesis in forest trees. **Nature Ecology & Evolution**, v. 5, n. 2, p. 184-194, 2021.

SAYER, Emma J.; TANNER, Edmund VJ; LACEY, A. L. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. **Forest ecology and management**, v. 229, n. 1-3, p. 285-293, 2006.

SAYER, Emma J. et al. Altered litter inputs modify carbon and nitrogen storage in soil organic matter in a lowland tropical forest. **Biogeochemistry**, v. 156, n. 1, p. 115-130, 2021.

SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517-524, 2002.

SCHEER, M. B. Decomposição e liberação de nutrientes da serapilheira foliar em um trecho de floresta ombrófila densa aluvial em regeneração, Guaraqueçaba (PR). **Floresta**, v. 38, n. 2, 2008.

SCHEER, M. B.; GATTI, G.; WISNIEWSKI, C. Nutrient fluxes in litterfall of a secondary successional alluvial rain forest in Southern Brazil. **Revista de Biología Tropical**, v. 59, n. 4, p. 1869-1882, 2011.

SILVA, A. P. da; VILLELA, D. M. Nutrientes foliares de espécies arbóreas na Mata Atlântica: efeito do tamanho do fragmento. **Ciência Florestal**, v. 25, p. 317-325, 2015.

SCHMITT, Sylvain et al. Functional diversity improves tropical forest resilience: Insights from a long-term virtual experiment. **Journal of Ecology**, v. 108, n. 3, p. 831-843, 2020.

SOONG, Jennifer L. et al. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 2302, 2020.

STERNER, Robert W.; ELSER, James J. **Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere**. Princeton university press, 2003.

TIPPING, Edward; SOMERVILLE, Cayman J.; LUSTER, Jörg. The C: N: P: S stoichiometry of soil organic matter. **Biogeochemistry**, v. 130, n. 1, p. 117-131, 2016.

TOWNSEND, Alan R. et al. Controls over foliar N: P ratios in tropical rain forests. **Ecology**, v. 88, n. 1, p. 107-118, 2007.

URBANO, C. N. et al. Aporte de serapilheira e nutrientes ao solo em povoamentos jovens de Eucalyptus no planalto catarinense. **Revista Ecologia e Nutrição Florestal**, v. 6, p. 33-44, 2018.

VEEN, G. F. et al. The role of plant litter in driving plant-soil feedbacks. **Frontiers in Environmental Science**, v. 7, p. 168, 2019.

VELOSO, Henrique Pimenta; RANGEL-FILHO, Antonio Lourenço Rosa; LIMA, Jorge Carlos Alves. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. IBGE, 1991.

VILLELA, D. M. et al. Effect of selective logging on litter production and decomposition in an Atlantic forest, RJ, Brazil. **Anais do IV Simpósio de ecossistemas brasileiros**, v. 4, p. 253-269, 1998.

VILLELA, D. M.; PROCTOR, J. Litterfall Mass, Chemistry, and Nutrient Retranslocation in a Monodominant Forest on Maracá Island, Roraima, Brazil 1. **Biotropica**, v. 31, n. 2, p. 198-211, 1999.

VILLELA, D. M.; NASCIMENTO, M. T.; DE ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 506–516, 2006.

VILLELA, D. M. et al. Carbon and nitrogen stock and fluxes in coastal Atlantic Forest of southeast Brazil: potential impacts of climate change on biogeochemical functioning. **Brazilian journal of biology**, v. 72, p. 633-642, 2012.

VILLELA, Dora Maria et al. *Clusia hilariana*, a key species on nutrient cycling in sand dune vegetation thickets. **Oecologia australis**, v. 24, n. 2, p. 420-437, 2020.

VIOLLE, C.; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 2, p. 87-93, 2009.

VITAL, A. R. T. et al. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. **Revista Árvore**, v. 28, p. 793-800, 2004.

VITOUSEK, P. M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, v. 65, n. 1, p. 285-298, 1984.

VITOUSEK, Peter M. et al. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. **Ecological applications**, v. 20, n. 1, p. 5-15, 2010.

VON BLANCKENBURG, Friedhelm et al. Rock weathering and nutrient cycling along an erodosequence. **American Journal of Science**, v. 321, n. 8, p. 1111-1163, 2021.

WANG, Lifeng et al. Litter diversity accelerates labile carbon but slows recalcitrant carbon decomposition. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 168, p. 108632, 2022.

WANG, Shumei et al. Litter quality and decomposer complexity co-drive effect of drought on decomposition. **Forest Ecosystems**, v. 11, p. 100194, 2024.

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

YUAN, Ji et al. Global patterns of leaf litter C: N: P stoichiometry under current and future climate scenarios. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 39, n. 5, p. e2024GB008431, 2025.

YUE, Kai et al. Dynamics of calcium, magnesium, and manganese during litter decomposition in alpine forest aquatic and terrestrial ecosystems. **Ecosystems**, v. 24, n. 3, p. 516-529, 2021.

ZHANG, Menghua et al. Leaf litter traits predominantly control litter decomposition in streams worldwide. **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 10, p. 1469-1486, 2019.

ZHANG, Bei et al. Effects of natural vegetation restoration on soil physicochemical properties in tropical karst areas, southwestern China. **Forests**, v. 15, n. 7, p. 1270, 2024.

ZHANG, Bei et al. Elevational patterns of soil organic carbon and its fractions in tropical seasonal rainforests in karst peak-cluster depression region. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1424891, 2024.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta pesquisa procurou investigar os aspectos da ciclagem de nutrientes em um dos ecossistemas mais singulares e ameaçados da Floresta Atlântica: os inselbergs. Os inselbergs, afloramentos rochosos isolados que se erguem abruptamente da paisagem circundante, são ecossistemas únicos, caracterizados por condições edáficas extremas com solos rasos, pouco desenvolvidos, predominantemente arenosos, oligotróficos, superaquecidos, marcado por altas taxas de evapotranspiração, baixa retenção de água, exposição a ventos, alta insolação e grandes amplitudes térmicas. Tais condições acabam por selecionar uma biota altamente especializada e adaptada, composta por espécies litófitas que geralmente apresentam crescimento lento, longevidade expressiva e capacidade de fixação direta nas rochas, conferindo a esses ambientes uma alta biodiversidade e endemismo, funcionando como centros de diversidade e refúgios ecológicos para espécies geograficamente restritas e ameaçadas, incluindo formas de vida únicas como plantas tolerantes à dessecação e carnívoras. Os resultados aqui apresentados representam um avanço no caminho do entendimento da funcionalidade da ciclagem de nutrientes nessas "ilhas de rocha", preenchendo uma lacuna de conhecimento sobre o tema, uma vez que estudos sobre a dinâmica nutricional nesses ambientes são escassos a nível nacional.

O Capítulo 2 evidenciou que a ciclagem de nutrientes em ambientes montanhosos e de afloramento rochoso é fortemente influenciada pela altitude, que atua principalmente sobre o clima, regulando as taxas de decomposição da serapilheira e a mineralização de nutrientes. No entanto, ficou claro que os inselbergs sempre foram negligenciados nesse tipo de investigação, com a literatura concentrando-se majoritariamente em áreas cársticas e florestas montanhosas. Esta revisão não apenas contextualizou o estudo, mas também destacou a oportunidade e a relevância de se investigar a ciclagem de nutrientes especificamente nos inselbergs.

A investigação focada na espécie-chave *Pseudobombax petropolitanum* (Capítulo 3) revelou que, embora as populações desta espécie, crescendo em diferentes inselbergs, apresentarem convergência na maioria dos traços foliares

relacionados à química de carbono, nitrogênio, fósforo, cálcio e nas assinaturas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, divergências significativas foram observadas nas concentrações de potássio (K) e magnésio (Mg), bem como nas relações C/P e N/P nas folhas senescentes. Estes resultados sugerem que, apesar de a espécie apresentar uma estratégia predominantemente conservadora e similar em diferentes locais, as dinâmicas específicas de nutrientes e água podem variar entre os inselbergs, possivelmente refletindo adaptações locais ou respostas a condições edáficas e microclimáticas particulares (por exemplo: orientação da vertente). As elevadas taxas de retranslocação de nutrientes, como N e P, antes da senescência foliar confirma a eficiência desta espécie em conservar recursos em solos oligotróficos, ou seja, pobres em nutrientes.

Os dados de produção de serapilheira e aporte de nutrientes (Capítulos 4 e 5) reforçam o papel fundamental das espécies *Pseudobombax petropolitanum* (inselbergs Pedra da Aliança e Pedra Três Irmãs) e *Tabebuia reticulata* (inselberg Santa Angélica) como espécies-chave na ciclagem de nutrientes nesses inselbergs analisados. A contribuição desproporcional destas espécies, que possuem os maiores valores de importância na estrutura da comunidade lenhosa, em suas respectivas áreas, para a produção de serapilheira e para o retorno de nutrientes ao solo, corrobora a hipótese central desta tese. Elas apresentam uma grande contribuição para a produção de serapilheira e no aporte de nutrientes, modificando o ambiente edáfico por meio do enriquecendo o solo através da deposição de matéria orgânica, criando assim condições mais favoráveis para o estabelecimento e a manutenção de outras espécies.

Em suma, este trabalho demonstra que a ciclagem de nutrientes em inselbergs da Floresta Atlântica é um processo complexo, modulado pela interação entre diversos fatores, como as condições edáficas, o microclima e as diferentes estratégias ecofisiológicas das espécies lenhosas dominantes. Os achados possuem implicações diretas para a conservação e a restauração ecológica desses ambientes únicos, que enfrentam ameaças crescentes, especialmente da mineração de rochas ornamentais. A seleção de propágulos de populações locais de espécies-chave, como o *Pseudobombax petropolitanum*, que já demonstram adaptações específicas, pode ser crucial para o sucesso de futuras iniciativas de restauração. Por fim, esta tese não

apenas lança luz sobre a dinâmica funcional dos inselbergs, mas também pode servir como um ponto de partida para o desenvolvimento de pesquisas futuras que visem investigar os diferentes tipos de mecanismos que sustentam a vida nestas impressionantes fortalezas de biodiversidade que são os inselbergs.